



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ciencias Geológicas

Tesis de Licenciatura en Paleontología

**ANÁLISIS TAFONÓMICO DE UN MISTICETO
ARTICULADO DEL MIOCENO TARDÍO DE
PENÍNSULA VALDÉS (CHUBUT, ARGENTINA)**

Autor: Nicolás Daniel Farroni

Director: José I. Cuitiño

Codirector: Darío G. Lazo

Instituto Patagónico de Geología y Paleontología (CCT CONICET-CENPAT)

Laboratorio de Ecosistemas Marinos Fósiles (UBA-CONICET)

Buenos Aires, Diciembre 2020

RESUMEN

Los análisis tafonómicos de fósiles de cetáceos en Argentina son escasos. Trabajos de prospección en el NE de Chubut resultaron en el hallazgo de un misticeto preservado en la parte inferior de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) en el área de Punta Buenos Aires, Península Valdés (Chubut). Éste representa el primer registro de un esqueleto articulado para este grupo en Argentina.

El objetivo de este trabajo es determinar los procesos pre y post enterramiento (bioestratinómicos y fosildiagenéticos) que propiciaron la preservación excepcional de dicho misticeto. Para ello se realizó un estudio tafonómico con un enfoque multidisciplinario, que incluye: (1) determinación taxonómica del ejemplar y estudio de sus características ecológicas; (2) relevamiento sedimentológico, estratigráfico y paleontológico de la parte inferior de la Formación Puerto Madryn incluyendo la capa portadora del misticeto; (3) relevamiento tafonómico detallado del misticeto y de la fauna asociada; (4) análisis icnológico general de la sección estudiada y particular sobre los invertebrados fósiles asociados al misticeto; e (5) integración de datos sedimentológicos, estratigráficos, tafonómicos y paleoecológicos para arribar a una interpretación detallada de la fosilización del misticeto y su paleoambiente asociado.

Los resultados obtenidos indican que el ejemplar corresponde a un nuevo taxón de la familia Balaenidae, que murió y transitó una breve ruta bioestratinómica que puede sintetizarse en 3 etapas fundamentales: A) muerte en el mar, descomposición inicial y flotación de la carcasa; B) acumulación de gases internos, reorientación, desmembramiento y escape de gases y; C) hundimiento y depositación final sobre el lecho marino en posición ventral. Posteriormente, la región del postcráneo se reorientó lateralmente debido a procesos físicos y biológicos. El alto grado de articulación y asociación de los elementos óseos, la representatividad de ciertos elementos óseos (e.g. mandíbulas) y la moderada fragmentación de estos, indican que no hubo transporte lateral sobre el fondo. Adicionalmente, estas características permiten descartar procesos de refluotación. Además, los atributos tafonómicos (e.g., articulación, fragmentación, orientación) determinados en los invertebrados fósiles asociados y los icnogéneros registrados, refuerzan esta interpretación. No se evidencian procesos de carroñeo, sin embargo, esta actividad es sugerida en función del arribo repentino de materia orgánica y en la ausencia de la zona caudal, estructuras de colapso y/o deformación sobre el sedimento. Por último, la depositación del cadáver del balénido no generó un impacto ecológico relevante ya que la fauna registrada corresponde al tipo de comunidad característica del ambiente sedimentario donde se hallaron los restos.

La información relevada permite inferir un ambiente de plataforma de baja energía bajo condiciones de oxigenación, productividad y salinidad normal, caracterizado por un fondo blando y con una tasa de sedimentación baja a moderada combinado, probablemente, con eventos esporádicos de rápida tasa de sedimentación, que determinó un enterramiento relativamente rápido del ejemplar. Además, la intensa actividad bioturbadora de los organismos facilitó el hundimiento de la carcasa en el sustrato por remoción del sedimento. Así, los procesos fosildiagenéticos permitieron la conservación del esqueleto. Finalmente, la erosión actual, fuertemente influenciada por la acción del oleaje y las mareas, expuso el nivel fosilífero (restinga) permitiendo el relevamiento tafonómico realizado en esta Tesis de Licenciatura.

ÍNDICE

1.INTRODUCCIÓN	1
1.1. TAFONOMÍA: MARCO CONCEPTUAL	2
1.2. TAFONOMÍA DE VERTEBRADOS	4
1.2.1. <i>TAFONOMÍA DE CETÁCEOS</i>	7
1.3. CETÁCEOS: GENERALIDADES	12
1.3.1. <i>MISTICETOS</i>	13
1.3.1.1. SISTEMAS DE ALIMENTACIÓN DE LOS MISTICETOS	15
1.3.2. <i>TAFONOMÍA DE CETÁCEOS NEÓGENOS DE ARGENTINA</i>	17
1.4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPOTESIS	17
1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS	18
2. MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO	20
2.1. PENINSULA VALDÉS	21
2.2. CONTEXTO GEOLÓGICO	21
2.2.1. <i>PUNTA BUENOS AIRES</i>	21
2.2.2. <i>FORMACIÓN PUERTO MADRYN</i>	24
3. MATERIALES Y MÉTODOS	29
3.1. MATERIALES	30
3.2. MÉTODOS	31
3.2.1. <i>TRABAJO DE CAMPO</i>	31
3.2.2. TRABAJO DE GABINETE	35
4. RESULTADOS	36
4.1. TAXONOMÍA y ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS	37
4.1.1. <i>SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA</i>	37
4.2. ESTUDIOS TAFONÓMICOS	39
4.2.1. <i>TAFONOMÍA DEL BALÉNIDO (CETACEA; MYSTICETI)</i>	39
4.2.1.1. DESCRIPCIÓN DEL ESQUELETO Y CARACTERÍSTICAS TAFONÓMICAS	39
4.2.2. <i>TAFONOMÍA DE LA FAUNA DE INVERTEBRADOS ASOCIADA</i>	47

4.2.2.1. RELEVAMIENTO TAFONÓMICO	47
4.3. CONTEXTO SEDIMENTOLÓGICO	53
4.3.1. DESCRIPCIÓN SEDIMENTOLÓGICA DE LA SECCIÓN DE PUNTA BUENOS AIRES	53
4.3.2. DESCRIPCIÓN DE DETALLE DEL HORIZONTE PORTADOR	57
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	58
5.1. AMBIENTE DEPOSITACIONAL	59
5.1.1. EVOLUCION PALEOAMBIENTAL	59
5.1.2. HORIZONTE PORTADOR	63
5.2. CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS	64
5.2.1. INVERTEBRADOS Y TRAZAS FÓSILES	64
5.2.2. BALÉNIDO EN ESTUDIO	67
5.3. TAFONOMÍA	69
5.3.1. INVERTEBRADOS Y TRAZAS FÓSILES	69
5.3.2. BALÉNIDO EN ESTUDIO	74
5.3.3. RUTA TAFONÓMICA	79
5.4. CONCLUSIONES	85
6. BIBLIOGRAFÍA	86
7. ANEXOS	111
7.1. ATRIBUTOS TAFONÓMICOS DE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES	112
7.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	119
7.2.1. DIAGRAMA DE ROSETA PARA LA ORIENTACIÓN AZIMUTAL DE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES.	119
7.2.2. SIGNIFICANCIA DE PROPORCIONES: Prueba de bondad de ajuste (Chi-cuadrado) (Software: PAST 3.24, versión 2019)	119
7.2.2.1. ATRIBUTO: DISPOSICIÓN CÓNCAVO/CONVEXO DE LAS VALVAS	119
7.2.2.2. ATRIBUTO: PRESENCIA DE VALVAS DERECHAS O IZQUIERDAS	120
8. AGRADECIMIENTOS	122

1.INTRODUCCIÓN

1.1. TAFONOMÍA: MARCO CONCEPTUAL

Efremov (1940) definió inicialmente a la Tafonomía como la ciencia que estudia los procesos por los cuales restos de entidades biológicas sufren una transición desde la biósfera hacia la litósfera. Dicho autor propuso que los fenómenos biológicos y geológicos que actuaron durante la fosilización deben ser considerados al realizar las interpretaciones pertinentes relacionadas al yacimiento en estudio. De esta manera, la Tafonomía podría ser considerada una subdisciplina de la Paleontología que investiga la historia de fosilización de restos de organismos y, de manera más general, apunta a explicar cómo se ha producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil (Fernández López, 1981).

Si bien la premisa de que el registro fósil es incompleto está ampliamente aceptada, las causas de esta particularidad han sido escasamente consideradas en el desarrollo del conocimiento científico (Kidwell & Behrensmeyer, 1988). En líneas generales, a partir de 1970 se observa un incremento importante en las publicaciones relacionadas a la tafonomía y un análisis más profundo de los procesos de fosilización, a través de los cuales se ha incorporado la idea de ganancia de información tafonómica (Fernández López 1981; 1991; 2000). De hecho, Fernández López (1991) señala que los restos fósiles no deberían ser considerados como entidades (paleo)biológicas ya que los mismos no retienen sus características funcionales. En su lugar, el autor propone que el registro fósil está constituido por las evidencias conservadas de un determinado organismo, denominadas entidades tafonómicas, y que portan caracteres primarios heredados de las entidades paleobiológicas y caracteres secundarios adquiridos durante la fosilización. Además, los procesos tafonómicos juegan un rol importante en la información preservada en el registro fósil ya que pueden actuar como filtros de información paleobiológica, y al mismo tiempo desempeñar un papel activo en la estructuración de comunidades y depósitos sedimentarios (Kidwell & Behrensmeyer, 1988). Así, según Fernández López (1991; 2000), la fosilización se puede entender bajo dos modelos teóricos diferentes: 1) modificación paleobiológica y destrucción selectiva, o 2) modificación tafonómica y retención diferencial (Fig. 1.1).

Los estudios tafonómicos pueden proporcionar información comparativa en relación con los patrones de fosilización ya que un mismo tipo de esqueleto fósil logra preservarse de diferentes maneras dependiendo, por ejemplo, de las características del ambiente sedimentario, entre otras variables. Esto a su vez facilita las interpretaciones sobre la vida, los procesos *post-mortem* y la historia de enterramiento de los restos fósiles. Así, el uso constructivo de la tafonomía es fundamental en trabajos sedimentológicos y paleoambientales (Brett & Baird, 1986). Además, los restos de organismos pueden acumularse en un área determinada debido a procesos físicos (e.g. lavado de matriz) y/o biológicos (e.g. predación), de manera que los fósiles preservados no representarán necesariamente la composición ni la abundancia original de la biocenosis (Efremov, 1940). En consecuencia, y como afirma Lawrence (1971), es importante tener en cuenta el filtro tafonómico y su influencia en el registro fósil antes de abordar cualquier estudio de índole paleoecológica.

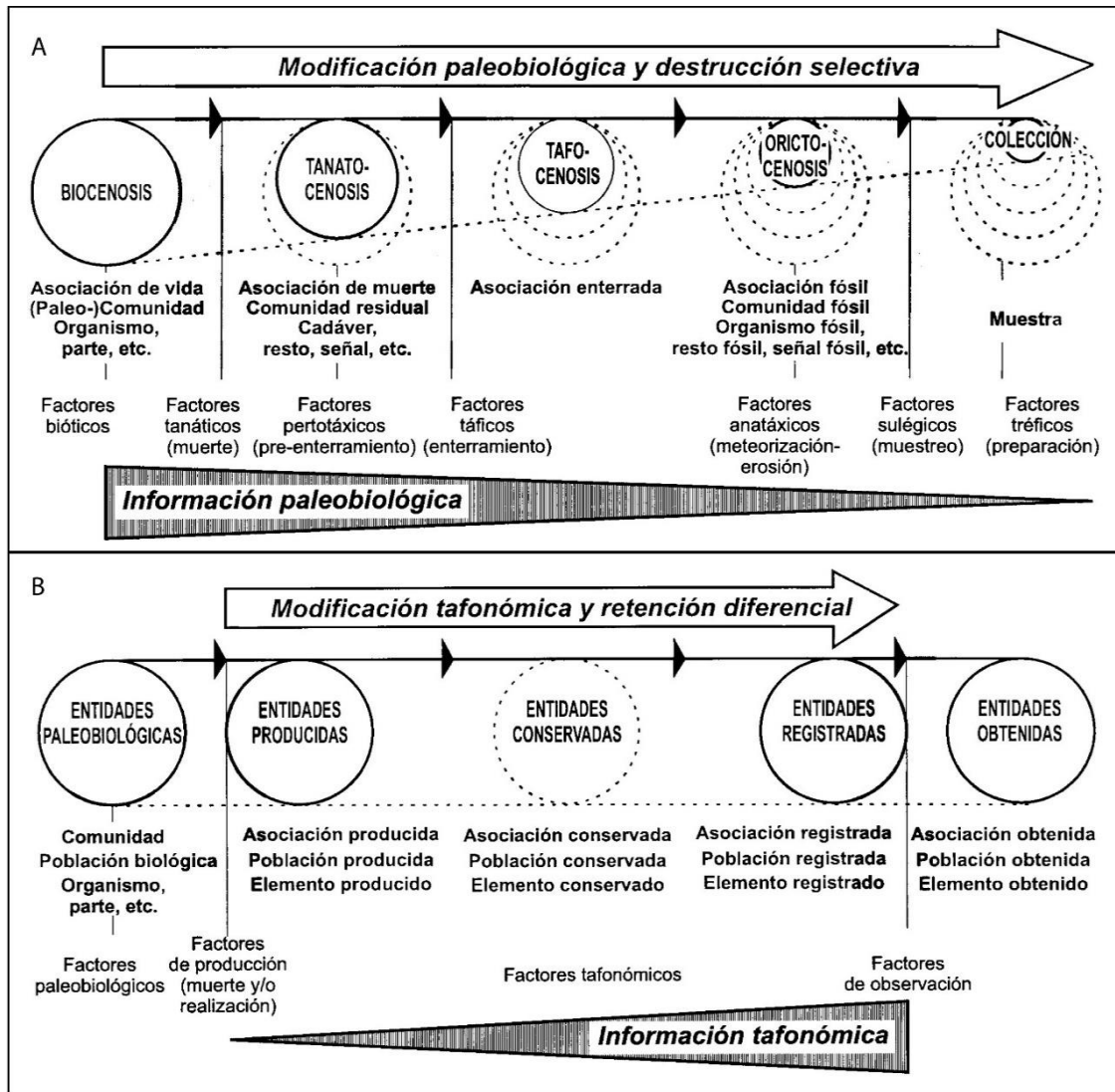


Figura 1.1. Modelos alternativos de fosilización. A: Modelo tradicional de la escuela americana: la fosilización es entendida como un proceso paleobiológico que implica pérdida o disminución de información paleobiológica. B: Propuesta alternativa de la escuela española de tipo sistemista y evolucionista que define a la fosilización como un proceso que no implica pérdida o disminución de información paleobiológica, y que es capaz de incrementar la información tafonómica. Extraído de Fernández López (2000).

Dentro de la Tafonomía se reconocen dos subdisciplinas: la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis (Fig. 1.2). La definición original de Bioestratinomía fue postulada por Weigelt (1919) como el estudio de los procesos que orientan y organizan los fósiles en los sedimentos. En la actualidad la bioestratinomía se entiende como los cambios que sufre un organismo desde su muerte hasta su enterramiento final. La Fosildiagénesis comprende las modificaciones post-enterramiento de los fósiles, que incluyen procesos de diferentes categorías como mineralización, disolución, compactación, presión litostática y deformación tectónica, entre otros (Fernández López, 2000; Fernández López & Fernández Jalvo, 2002).

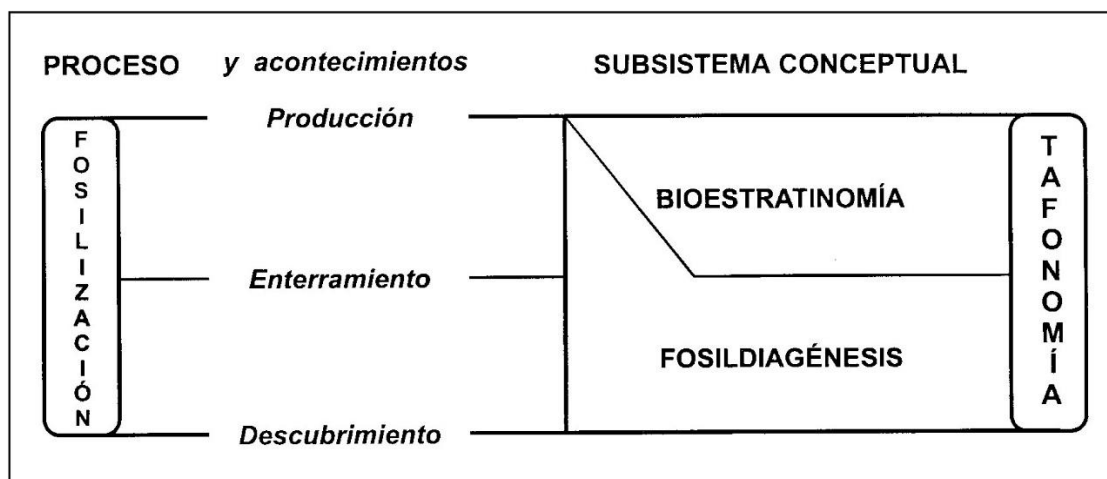


Figura 1.2. Esquema conceptual de la Tafonomía y sus subdisciplinas: La Bioestratinomía y la Fosildiagénesis. Nótese que las entidades tafonómicas resultantes pueden no haber estado sometidas a procesos bioestratinómicos. Extraído de Fernández López (2000).

1.2. TAFONOMÍA DE VERTEBRADOS

Los estudios tafonómicos sobre vertebrados fósiles se han concentrado principalmente en ambiente terrestre (Martin, 1999; Rogers & Kidwell, 2000; Casey *et al.*, 2007) y particularmente en concentraciones óseas (*bonebeds*) debido al potencial de investigación que estos ofrecen (Behrensmeyer, 1991; Brinkman, 2004; 2007). Las reflexiones de Efremov (1940) sostienen que en ambiente marino la biocenosis puede presentar un alto grado de preservación en comparación con aquellas registradas en ambientes terrestres, debido principalmente a que la fauna marina tiene mayores probabilidades de preservarse *in situ* en contraposición con la fauna terrestre que, generalmente, sufre transporte (Cadée, 1991). Weigelt (1927) fue precursor en documentar los patrones bioestratinómicos de peces, reptiles y mamíferos actuales instaurando leyes básicas para el entendimiento de las secuencias de descomposición y desarticulación. Estudios posteriores (Toots, 1965; Behrensmeyer, 1978; Brain, 1980; Hill, 1980) han desarrollado extensamente el estudio de la tafonomía en vertebrados continentales haciendo hincapié en los procesos de transporte, meteorización y sepultamiento (Martin, 1999).

En un extenso artículo sobre tafonomía de vertebrados terrestres y acuáticos, Voorhies (1969) ejecuta una metodología aplicada con el objetivo de determinar el grado de transporte de un conjunto de restos óseos. En base a restos de mamíferos actuales y de acuerdo con la susceptibilidad al transporte, el autor ordena los elementos esqueléticos en tres grupos principales (ampliamente conocidos como “grupos de Voorhies”): Grupo I (vértebras, sacro, esternón y costillas; transporte por saltación/flotación), Grupo II (tibia, fémur, húmero, falanges, radio, pelvis; transporte por tracción) y Grupo III (mandíbula y cráneo; depósitos de *lag*). Por otro lado, con una temática similar, Behrensmeyer (1978) categoriza la meteorización de huesos actuales en 6 estadios diferentes teniendo en cuenta las tasas de descomposición y los procesos subaéreos. Por último, Martill (1985) reconoce 5 categorías preservacionales (i.e. esqueletos articulados, esqueletos desarticulados, huesos y dientes aislados, huesos y dientes desgastados

y acumulación de material coprolítico) en peces y reptiles marinos, los cuales están influenciados por cambios en las corrientes, nivel de oxigenación, tipo de sustrato y tasa de sedimentación (Fig. 1.3). Con el avance en investigaciones tafonómicas sobre vertebrados se ha nutrido extensamente el conocimiento científico y se han publicado numerosos artículos que instauran las bases para entender los procesos bioestratigráficos y fosildiagenéticos que actúan en vertebrados marinos (Schäfer, 1972; Martin, 1999). En general, estas investigaciones abarcan a reptiles marinos como ictiosaurios, plesiosaurios, mosasaurios y tortugas (e.g. Martill, 1985; 1987; Hogler, 1992; Brand *et al.*, 2003; Barnes & Hiller, 2010; Beardmore *et al.*, 2012; Reisdorf *et al.*, 2012, Danise *et al.*, 2014; Danise & Higgs, 2015; Jagt *et al.*, 2020) y en menor medida a peces y mamíferos (e.g. Smith 2006; Esperante *et al.*, 2007; Martill *et al.*, 2008; Esperante *et al.*, 2009; Danise *et al.*, 2010; 2013; Belaústegui, 2011; Danise, 2011; Danise & Dominici, 2014). Sin embargo, si se apunta a vertebrados marinos, especialmente grandes reptiles y cetáceos, es correcto señalar que una buena parte de los procesos de desintegración, enterramiento y diagénesis que los afectan serían equivalentes, teniendo en cuenta que presentan un tamaño corporal similar y ocupan/ocuparon hábitats similares.

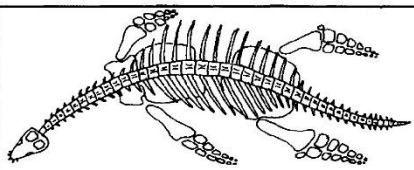
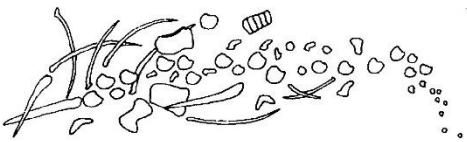
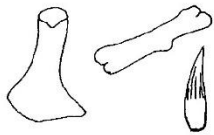

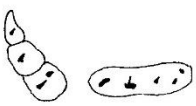
CLASIFICACIÓN	REPRESENTACIÓN GRÁFICA	
Esqueletos articulados		Huesos en posición anatómica
Esqueletos desarticulados		Todos o la mayoría de los huesos removidos
Huesos y dientes aislados		Huesos caídos de cadáveres a la deriva
Huesos y dientes desgastados		Erosionados o degradados por procesos biológicos
Acumulaciones de material coprolítico. Otolitos		Huesos pequeños en coprolitos y otolitos

Figura 1.3. Tipos de preservación, mostrando sus características principales. Extraído y traducido de Martill (1985).

Los restos fósiles de vertebrados, en conjunto con la fauna de invertebrados asociada, pueden ser útiles como indicadores paleoecológicos. Por ejemplo, a causa de que el esqueleto

de los vertebrados es interno, no es posible que la incrustación o la bioerosión de huesos ocurran antes de su muerte, descomposición y posterior exposición. Así, el hallazgo de incrustación ósea en vertebrados marinos indicaría, por ejemplo, aguas oxigenadas en el fondo marino (Martill, 1985).

Los estudios realizados sobre tafonomía de reptiles marinos han aportado información relevante en relación a diferentes aspectos de la tafonomía de vertebrados marinos en general. Por ejemplo, Wahl (2009) ha interpretado la presencia de bioerosión en restos óseos de la región postcraneal de un ictosaurio como exposición del ejemplar en el fondo marino. Por otro lado, Hogler (1992) demuestra el potencial de la tafonomía en interpretaciones paleoecológicas comparando patrones de preservación en ictosaurios y ambientes depositacionales, estableciendo tendencias ecológicas e infiriendo sobre las posibles causas de muerte. En un caso particular, Wetzel & Reisdorf (2007) muestran la importancia en la integración de datos sedimentológicos, estratigráficos, icnológicos, paleobiológicos y tafonómicos en el estudio de la disposición y preservación del cráneo de un ictosaurio. Por otra parte, Beardmore *et al.* (2012) propone metodologías de estudio para evaluar el grado de articulación y completitud en pequeños reptiles marinos del Triásico. Además, Stinnesbeck *et al.* (2014) analizan preservaciones excepcionales de ictosaurios interpretando su alto grado de conservación y abundancia como resultado de una breve historia bioestratinómica y un rápido enterramiento. Por último, McKean & Gillette (2015) analizaron una concentración de vertebrados marinos que contienen restos de plesiosaurios, tortugas, peces y tiburones. A partir de un análisis en detalle, los autores evaluaron la historia tafonómica de los individuos, aportando nuevos datos paleoambientales (e.g. energía, tipo de sustrato) y sugiriendo un control estratigráfico en los estilos de preservación observados. Adicionalmente, diversos autores han explorado el impacto de la depositación de carcassas de reptiles marinos (i.e. plesiosaurios e ictosaurios) en la paleoecología del fondo marino analizando la composición, estructura y sucesión de las paleocomunidades sustentadas por dichos cadáveres y, explicando de esta manera, la heterogeneidad y diversidad ligada a la muerte y depositación de grandes carcassas (Hogler, 1994; Barnes & Hiller, 2010; Danise *et al.*, 2014).

En lo referente a tafonomía de mamíferos fósiles, los trabajos se han concentrado en formas terrestres. Sin embargo, algunos autores han dedicado sus estudios al entendimiento de los procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos en mamíferos marinos (Schäfer, 1972; Boessenecker & Perry, 2011). Uno de los trabajos clásicos en este tema es el de Schäfer (1972), quien ha dedicado gran parte de su trabajo científico a la descripción observacional en detalle de los procesos tafonómicos que afectan a vertebrados en ambientes marinos actuales (mamíferos, aves y peces). Por ejemplo, en relación con los pinnípedos ha registrado los estadios de descomposición y los modos de preservación revelando el camino bioestratinómico transitado por estos organismos. En el contexto de este grupo, Boessenecker y Perry (2011) lograron interpretar depresiones circulares en fósiles de pinnípedos como marcas de dientes, proponiendo como organismos productores diferentes grupos de mamíferos. Si bien en este caso particular no es posible concluir por un tipo de comportamiento en particular (predación, carroñeo) es importante tener en cuenta que el análisis tafonómico de marcas de dientes puede dar luz sobre relaciones tróficas (predador-presa).

1.2.1. TAFONOMÍA DE CETÁCEOS

El conocimiento científico sobre la tafonomía de cetáceos fósiles y actuales es relativamente escaso y se concentra en el trabajo de unos pocos autores. Schäfer (1972) ha sido pionero en este tipo de análisis describiendo los procesos tafonómicos previos al enterramiento en formas actuales. Además, los estudios realizados en ambiente marino profundo se han focalizado principalmente en el impacto ecológico que genera la depositación de un gran cadáver en un ambiente escaso en nutrientes, no así sobre los procesos tafonómicos que conducen a la depositación sobre el fondo (Smith & Baco, 2003; Danise *et al.*, 2014; Jenkins *et al.*, 2018). Por otro lado, los estudios tafonómicos de cetáceos fósiles se han centrado principalmente en depósitos del Neógeno, especialmente de Italia (Dominici *et al.*, 2009; Danise *et al.*, 2010; 2012; Danise & Dominici, 2014;) y España (Esperante *et al.*, 2009; Belaústegui *et al.*, 2011), con algunos casos importantes en Perú (Brand *et al.*, 2004; Esperante *et al.*, 2007; 2015; Esperante & Poma, 2015; Bianucci *et al.*, 2018) y otros excepcionales en Chile (Pyenson *et al.*, 2014). En Argentina, por el contrario, los antecedentes sobre estudios tafonómicos de cetáceos fósiles son escasos y muy recientes (Cuitiño *et al.*, 2019) (Tabla 1.1).

En líneas generales se conoce que los cetáceos pueden recorrer cuatro rutas tafonómicas distintas, que dependen de su anatomía (e.g. configuración del esqueleto, contenido de grasa, volumen torácico), modo de vida, hábitat y tipo de cuenca: (i) flotación y varamiento, (ii) hundimiento y eventual refluotación por descomposición interna y acumulación de gases, con posible varamiento ulterior (Schäfer, 1972), (iii) hundimiento sin refluotación o (iv) varamiento en vida seguido de muerte por asfixia (Fig. 1.4). Es importante señalar que la refluotación está sujeta a ciertas circunstancias que pueden modificar las rutas anteriormente mencionadas dado que depende de las condiciones del fondo y de la columna de agua. Por ejemplo, en fondos marinos profundos la presión hidrostática sobre la carcasa inhibe la refluotación (Danise *et al.*, 2011).

Un trabajo destacable en relación a las rutas tafonómicas transitadas por tetrápodos marinos es el de Reisdorf *et al.* (2012). En particular, los autores discuten sobre diferentes factores ambientales (i.e. temperatura, presión hidrostática, densidad, nivel del mar) y paleobiológicos (volumen torácico, contenido de grasa) que controlan los procesos bioestratigráficos en ictiosaurios, y los hacen extensivos a otros grupos de tetrápodos marinos (e.g. cetáceos). De la misma manera, recientemente y enfocado especialmente en cetáceos, Moore *et al.* (2020) explican los diferentes destinos de las carcasas en un trabajo recopilador donde se discuten los roles de la profundidad, la presión hidrostática, las corrientes, las mareas, los vientos superficiales, la temperatura y la tasa de descomposición en el comportamiento del cadáver (e.g. flotabilidad negativa/positiva, hundimiento, deriva) (Fig. 1.5).

Autor/es	Año	Título	Fuente
MARCO CONCEPTUAL - TRABAJOS PIONEROS			
Weigelt, J.	1927	<i>Resente Wirbeltierleichen und ihre Paläobiologische Bedeutung</i>	Leipzig by Verlag von Max Weg
Schäfer, W.	1972	<i>Ecology and Palaeoecology of Marine Environments</i>	University of Chicago Press
Smith & Baco	2003	<i>Ecology of whale falls at the deep-sea floor</i>	Oceanography and Marine Biology: An Annual Review
Smith	2006	<i>Bigger is better: the role of whales as detritus in marine ecosystems</i>	Whales, whaling and ocean ecosystems.
NEÓGENO DE PERÚ			
Esperante et al.	2002	<i>Taphonomy of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Peru</i>	Current topics on taphonomy and fossilization. International Conference, Taphos 2002.
Esperante & Brand	2002	<i>Preservation of baleen whales in tuffaceous and diatomaceous deposits of the Pisco Fm, southern Peru</i>	First International Palaeontological Congress (IPC2002)
Brand et al.	2004	<i>Fossil whale preservation implies high diatom accumulation rate in the Miocene–Pliocene Pisco Formation of Peru.</i>	Geology
Esperante et al.	2007	<i>Exceptional occurrence of fossil baleen in shallow marine sediments of the Neogene Pisco Formation, Southern Peru</i>	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology
Esperante & Poma	2014	<i>Taphonomy and palaeopathology of two mysticete whales, upper Miocene Pisco Formation, Peru</i>	Spanish journal of palaeontology
Esperante et al.	2015	<i>Taphonomy and paleoenvironmental conditions of deposition of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, southern Peru: A new fossil-lagerstätte.</i>	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology
Bianucci et al.	2018	<i>Taphonomy and palaeoecology of the lower Miocene marine vertebrate assemblage of Ullujaya (Chilcatay Formation, East Pisco Basin, southern Peru)</i>	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology
NEÓGENO DE ITALIA			
Dominici et al.	2009	<i>Mediterranean fossil whale falls and the adaptation of mollusks to extreme habitats</i>	Geology
Danise et al.	2010	<i>Mollusk species at a Pliocene shelf whale fall (Orciano Pisano, Tuscany).</i>	Palaaios
Danise et al.	2012	<i>Evidence of microbial activity from a shallow water whale fall (Voghera, northern Italy)</i>	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology
Danise & Dominici	2014	<i>A record of fossil shallow-water whale falls from Italy</i>	Lethaia
NEÓGENO DE ESPAÑA			
Esperante et al.	2009	<i>Taphonomy of a Mysticeti whale in the Lower Pliocene Huelva Sands Formation (Southern Spain)</i>	Geologica Acta
Belaústegui et al.	2011	<i>Taphonomy and paleoenvironmental setting of cetacean remains from the Middle Miocene of Tarragona (NE Spain)</i>	Geobios
NEÓGENO DE CHILE			
Pyenson et al.	2014	<i>Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea</i>	Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences
NEÓGENO DE ARGENTINA			
Cuitiño et al.	2019	<i>Factors affecting the preservation and distribution of cetaceans in the lower Miocene Gaiman Formation of Patagonia, Argentina</i>	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

Tabla 1.1. Detalle geográfico y cronológico de la literatura publicada sobre tafonomía de cetáceos.

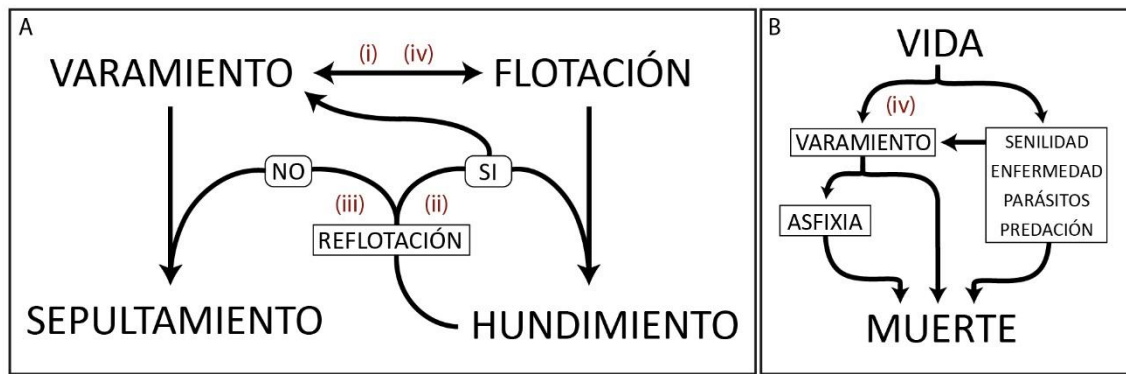


Figura 1.4. A: Diagrama de flujo de las diferentes rutas tafonómicas posibles que puede transitar un cetáceo hasta el momento de su enterramiento final: (i) flotación y varamiento, (ii) hundimiento y refloating, (iii) hundimiento sin refloating y (iv) varamiento en vida. Nótese los caminos alternativos que resultan como consecuencia de diferentes circunstancias (e.g. flotación luego de un varamiento debido a la acción del oleaje y las mareas) complejizando la ruta tafonómica definitiva. B: Causas de muerte más frecuentes en cetáceos actuales.

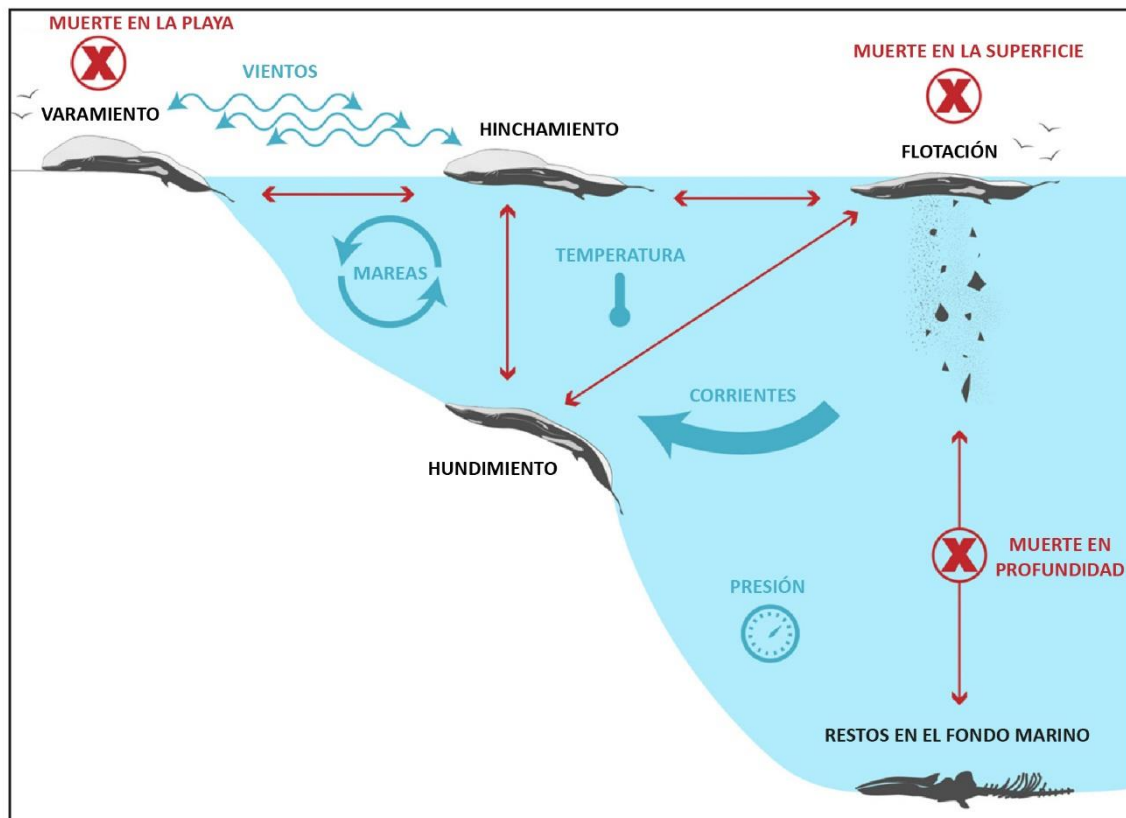


Figura 1.5. Esquema de las rutas tafonómicas que puede transitar un cetáceo propuesto por Moore *et al.* (2020) (extraído y traducido). Nótese como las variables físicas y el sitio de muerte controlan el destino del cadáver, determinando si el mismo sufrirá varamiento, flotación o hundimiento.

Los cetáceos pueden permanecer a la deriva durante semanas luego de su muerte, hasta que los procesos de desintegración adquieran significancia. Schäfer (1972) hace referencia a la ley de la mandíbula postulada por Weigelt (1927) donde se sostiene que la misma se desprende tempranamente en el proceso de desarticulación debido a que no posee una superficie de fijación amplia y firme. Posteriormente el cráneo se separa del resto del esqueleto y ambas

partes pueden seguir rutas tafonómicas diferentes ya que hidrodinámicamente no son equivalentes. Además, Weigelt (1927) desarrolla la ley de las costillas en la cual establece una relación espacial entre éstas y la columna vertebral una vez que el individuo se depositó en el fondo oceánico o en la costa. Bajo este panorama, la etapa bioestratinómica del cadáver estará determinada por las características del ambiente (profundo, intermedio, somero) y dependerá tanto de factores biológicos (contenido en grasa, tamaño del cetáceo, presencia de carroñeros, etc.) como físico-químicos (tasa de sedimentación, energía de las corrientes de agua, contenido en oxígeno, topografía, etc.) (Belaústegui, 2011).

Los estudios realizados en ambientes marinos profundos (>1000 metros) actuales señalan que la depositación de cadáveres de cetáceos de gran tamaño (entendido como aquellas formas con largos corporales mayores a los 12 metros) generan un impacto ecológico importante en áreas que normalmente son escasas en recursos (Smith, 2007). Esto determina en gran medida los procesos bioestratinómicos que pueden afectar al ejemplar. En particular con cetáceos, Smith & Baco (2003) proponen, a partir de un estudio recopilatorio y experimental, una sucesión ecológica en 4 estadios, a saber: 1) Estadio de carroñeros móviles; donde el tejido blando es removido del cadáver por grandes acumulaciones de necrófagos; 2) Estadio de enriquecimiento oportunista; en el cual macrofauna heterotrófica coloniza los huesos y sedimentos circundantes ricos en materia orgánica; 3) Estadio sulfofílico; donde grupos quimioautotróficos avanzan sobre los huesos en la medida que emiten sulfuro durante la descomposición anaeróbica de los lípidos y el colágeno y 4) Estadio arrecifal; luego de la descomposición del material blando del cetáceo ocurre una colonización de organismos suspensívoros que utilizan el esqueleto como sostén para su desarrollo. Es importante destacar que la condensación tafonómica (*time-averaging*) puede dificultar la interpretación de la sucesión paleoecológica, pudiendo ser muy compleja la subdivisión de los estadios en el registro (Miller, 1986). De todas maneras, en la última década se han publicado numerosos artículos haciendo foco en esta clase de investigaciones (e.g. Danise *et al.*, 2010; 2011; 2013; Belaústegui, 2011; Danise & Dominici, 2014). Por otro lado, Dominici *et al.* (2009) y Danise & Dominici (2014) afirman que los procesos que actúan en ambientes someros son más diversos que en ambientes profundos siendo, en ciertas circunstancias, difícil reconocer una fauna específica asociada al cetáceo.

En un trabajo integrador, Esperante *et al.* (2009) analizan los atributos tafonómicos de un esqueleto fósil incompleto de cetáceo misticeto. En este trabajo se estudian los procesos bioestratinómicos que actuaron sobre el fósil basándose en las observaciones de Schäfer (1972) sobre organismos actuales, e interpretan una exposición prolongada debido al grado de daño superficial de los huesos, además del bajo número de elementos preservados y la presencia de bivalvos epifaunales. Teniendo en cuenta la fauna registrada, la icnología asociada y la litología, los autores infieren un enterramiento en plataforma somera en condiciones de baja tasa de sedimentación. Los huesos desarticulados pero asociados en posición anatómica refuerzan la interpretación de una energía baja a moderada. En un escenario diferente, Esperante *et al.* (2007) estudian depósitos excepcionales de 37 ejemplares de cetáceos. El alto grado de articulación y completitud de los elementos esqueléticos, además del registro de estructuras sumamente frágiles como las filas de láminas en la maxilar (barbas compuestas de queratina), sugieren una mineralización temprana y rápido soterramiento de los individuos. Estas observaciones se soportan, también, por la ausencia de indicios de exposición, meteorización

pre-enterramiento, actividad carroñera, bioerosión e incrustación. Estudios como los de Esperante *et al.* (2002; 2007; 2009), Dominici *et al.* (2009) y Danise *et al.* (2010; 2013), demuestran el potencial del análisis tafonómico en las interpretaciones sedimentológicas, paleoambientales y paleoecológicas, y ofrecen un aporte fundamental al registro fósil de cetáceos.

En los últimos años se ha generado una línea de investigación que examina los controles físicos en la preservación de cetáceos en ambientes de plataforma silicoclástica, relacionando las posibles rutas tafonómicas con la estratigrafía secuencial (Peters *et al.*, 2009; Boessenecker *et al.*, 2014). En líneas generales, Boessenecker *et al.* (2014) argumenta a partir del análisis de tafofacies, tafonomía comparada, estratigrafía secuencial y sedimentología, que los cambios en las condiciones depositacionales determinan el grado de preservación y la generación de *bonebeds*. Además, éstos últimos pueden marcar límites de secuencias. Los autores observan que las tafofacies se ordenan en un continuo determinado por el grado de preservación y relacionado con las unidades depositacionales, donde en los cortejos sedimentarios de nivel alto del mar (HST) se observa un pasaje de tafofacies con bajo grado de preservación (plataforma somera, alta energía) a alto grado de preservación (plataforma profunda, baja energía). En los cortejos sedimentarios transgresivos (TST) el patrón es opuesto. Así, existe una clara tendencia preservacional onshore-offshore controlada por procesos físicos que actúan sobre la abundancia, distribución, composición y tafonomía de los fósiles a lo largo de secuencias estratigráficas (Peters *et al.*, 2009; Boessenecker *et al.* 2014).

Recientemente se ha estudiado en detalle la actividad de un género de anélidos poliquetos de la familia Siboglinidae (i.e. género *Osedax*) y su efecto negativo en la preservación de cetáceos. Este organismo ha desarrollado una simbiosis con una bacteria del Orden Oceanospirillales que metaboliza el material orgánico de los huesos de vertebrados (colágeno y lípidos). Los primeros registros de estos organismos corresponden a trazas del Cretácico Superior de Inglaterra sobre huesos de plesiosaurios y tortugas (Danise & Higgs, 2015). A lo largo del Cenozoico, *Osedax* spp. ha utilizado como fuente de alimento huesos de peces, aves y cetáceos. La evidencia de esta actividad en cetáceos fósiles ha crecido en los últimos años y se han podido establecer tendencias de manera que el consumo de los huesos por parte del anélido es bajo en ambientes costeros, moderado en ambientes de plataforma somera y alto en ambiente profundo (Dominici *et al.*, 2009; Kiel, 2010; Higgs, 2011). Adicionalmente, en un caso reciente (Shipps *et al.*, 2019) se ha logrado determinar que *Osedax* spp. muestra preferencias por áreas de baja densidad del esqueleto.

Es importante mencionar que los cetáceos conforman una fuente de alimento importante para predadores y carroñeros. Por otro lado, en la actualidad la actividad predatoria contra otros mamíferos marinos está protagonizada por la orca (*Orcinus orca*), con intérpretes menos regulares como la falsa ballena asesina (*Pseudorca crassidens*), la orca pigmea (*Feresa attenuata*) y diferentes especies de tiburones (Jefferson *et al.*, 1991; Werth, 2000; Heithaus y Dill, 2002). Estos últimos, además, pueden alimentarse de cetáceos mediante el carroñeo (Leclerc *et al.*, 2011; Fallows *et al.*, 2013). En el registro fósil, los fiseteroideos del Mioceno (e.g. *Lyviatan*) podrían haber desarrollado estrategias de predación similares a las orcas actuales (Lambert *et al.*, 2010b). Las evidencias de predación/carroñeo por parte de tiburones son

abundantes y se identifican como marcas de dientes, asociación de éstos con huesos de ballenas o incrustados en ellos (Deméré & Cerutti, 1982; Ehret *et al.*, 2009; Govender & Chinsamy, 2013; Uhen, 2004). Discernir entre predación y carroñeo en el registro fósil es una tarea compleja, sin embargo, generalmente los carroñeros tienden a ser relativamente pequeños resultando en marcas débiles y poco pronunciadas en comparación con las marcas de predación (Aguilera *et al.*, 2008). Además, las marcas de carroñeo no suelen tener una orientación definida, caracterizándose por su distribución caótica en contraposición con las marcas de predación las cuales suelen mostrar un patrón determinado por la naturaleza del ataque (Bianucci *et al.*, 2010). Adicionalmente, los huesos cuya disposición anatómica en vida no permiten su exposición a mordeduras de predadores solo pueden sufrir marcas durante el carroñeo, cuando el cuerpo del individuo ha sido desmembrado (Lambert & Gigase, 2007).

1.3. CETÁCEOS: GENERALIDADES

Los cetáceos comprenden un grupo de mamíferos acuáticos con una peculiar historia evolutiva. Son, junto con los sirénidos, uno de los únicos grupos de mamíferos que se han adaptado completamente a la vida en el agua. En la actualidad son el grupo dominante de mamíferos acuáticos, tanto en términos de diversidad específica como morfológica. Los cambios de diversidad taxonómica y ecológica a lo largo del tiempo geológico sugieren tres radiaciones adaptativas. En primer lugar, la radiación del Eoceno temprano-medio, la cual involucró a los cetáceos arcaicos o arqueocetos, e implicó una migración desde un ambiente fluvial-costero marino a un ambiente de océano abierto. En segundo lugar, la radiación del Oligoceno temprano marcó el origen y diversificación a los cetáceos modernos o Neoceti (cetáceos con barbas o Mysticeti y cetáceos con dientes u Odontoceti) mediante la aparición de innovaciones evolutivas importantes. Por último, la radiación del Mioceno medio-tardío se asocia a la diversificación de los grupos actuales de misticetos y odontocetos (Fordyce, 2018). Los arqueocetos, aparecen en el registro fósil durante el Eoceno temprano, y comprenden una diversidad de formas (agrupadas en 5 familias) que documentan una serie de cambios en el plan corporal, incluyendo los miembros locomotores, los huesos del cráneo y los sistemas sensoriales (principalmente la audición) y de alimentación, asociadas con la transición desde un ambiente terrestre (fluvial) a un ambiente marino (Uhen, 2010; Marx *et al.*, 2016). Por otro lado, los odontocetos son un grupo monofilético diverso de cetáceos dentados, agrupados en 3 superfamilias (Delphinoidea, Ziphoidea y Physeteroidea) que incluyen a los delfines verdaderos, monodóntidos, marsopas, ballenas picudas, cachalotes y delfines de río. Los odontocetos son estructuralmente muy dispares, en términos de su tamaño corporal, morfología (la forma, el tamaño y la composición del aparato de alimentación y los dientes, la anatomía de la región facial, diferentes especializaciones en el sistema acústico y en el sistema de senos aéreos) y estrategias de alimentación (predadores, succionadores, o una combinación de ambos) (Cranford *et al.*, 1996; Werth, 2000; Hooker, 2009). Se diversificaron ampliamente durante el Mioceno temprano (Hooker, 2009) y llegan a la actualidad con aproximadamente 75 especies distribuidas en 10 familias (Physeteridae, Kogiidae, Ziphiidae, Platanistidae, Delphinidae, Phocoenidae, Monodontidae, Iniidae, Pontoporiidae, Lipotidae) (Fordyce, 2018). Los misticetos, los cuales se originan en el Eoceno tardío-Oligoceno temprano, están representados por formas dentadas

(todas extintas) y formas con barbas (que son los grupos con representantes en la actualidad). Este último grupo es de interés en el desarrollo de la presente tesis, ya que el ejemplar objeto de estudio corresponde taxonómicamente a este grupo de cetáceos.

1.3.1. *MISTICETOS*

El origen de los misticetos representa una de las mayores transiciones evolutivas dentro de la historia de los cetáceos. La adquisición de las barbas y el desarrollo de un sistema de alimentación por filtración, marcó la colonización de un nuevo nicho ecológico que permitió una exitosa diversificación del grupo (Deméré *et al.*, 2008). Sin embargo, los primeros grupos de misticetos que se registran, están representados por formas con dientes en el estadio adulto, que se agrupan en 3 familias: Llanocetidae, Mammalodontidae y Aetiocetidae. Estas formas comparten ciertas características anatómicas con los arqueocetos (i.e. dentición heterodonta, leve telescopización del cráneo y narinas externas retraídas), como con los misticetos con barbas (i.e. expansión del proceso transversal del maxilar y éste a su vez con márgenes laterales delgados) (Fitzgerald, 2006; 2010; 2011; Deméré & Berta, 2008), y presentan una disparidad de morfotipos que sugiere una gran diversidad de estrategias alimentarias, y por ende de ocupación de nichos ecológicos durante el Oligoceno (Marx *et al.*, 2016 y citas allí incluidas).

Los primeros misticetos con barbas (=Chaeomysticeti) aparecen en el Oligoceno temprano y se diversifican en al menos 4 linajes, entre los cuales se encuentran los grupos que llegan hasta la actualidad: Eomysticetidae, Balaenidae, Cetotheriidae, Balaenopteroidea. Estas formas no retienen dientes en su estado adulto (Deméré *et al.*, 2008), y en su lugar desarrollaron una estructura queratinosa organizada en placas que pende del paladar, las barbas, las cuales utilizan para filtrar el alimento. Debido a su bajo potencial de fosilización el origen de las barbas está escasamente documentado en el registro fósil (Esperante *et al.*, 2007). Los primeros misticetos con barbas se ubican dentro de la familia extinta Eomysticetidae (Fig. 1.6). Este grupo presenta una combinación de caracteres que se consideran intermedios entre los misticetos dentados y los misticetos con barbas, evidenciada por ejemplo en la retención de dientes y alveolos no funcionales (Boessenecker & Fordyce, 2015a; b). Los eomisticétidos simbolizan un momento clave en la evolución temprana del mecanismo de alimentación por filtración, si bien las estrategias utilizadas por este grupo son aún poco claras (e.g. Marx & Fordyce, 2015; Boessenecker & Fordyce, 2015a; b).

Los Balaenidae son el clado de misticetos con representantes actuales que divergió más tempranamente en la historia evolutiva de los misticetos. A pesar de su larga historia evolutiva, originándose en el Mioceno temprano y diversificándose hacia el Plioceno (e.g. Bisconti, 2000; 2003; 2005; Buono *et al.*, 2017, Tanaka *et al.* 2020) presentan en la actualidad una diversidad taxonómica baja (en comparación por ejemplo con los balenopteridos), estando representados por sólo cuatro especies distribuidas en dos géneros: *Eubalaena* (*E. glacialis*, del Atlántico Norte; *E. japonica*, del Pacífico Norte y *E. australis*, del Atlántico Sur) y *Balaena* (*B. mysticetus*) (Berta *et al.*, 2006; Kenney, 2018). Presentan una morfología que los diferencia claramente de los otros grupos de misticetos tales como cráneo con un rostro fuertemente arqueado dorsoventralmente, la cabeza ocupa aproximadamente un tercio del largo corporal, poseen

barbas numerosas y largas, carecen de aleta dorsal, presentan labios inferiores grandes y arqueados y carecen de surcos ventrales en la cabeza (Mcleod *et al.*, 1993; Marx *et al.*, 2016). Entre las particularidades osteológicas de este grupo se destacan además un proceso coronoide de la mandíbula reducido, una bulla timpánica comprimida dorsoventralmente (ver Fig. 1.7 para mayor detalle), cinco dígitos en la aleta pectoral y vértebras cervicales fusionadas (Bisconti, 2005; Marx, 2011). Por último, el género *Eubalaena* se distingue además por un patrón único e individual de callosidades en la cabeza (parches de piel engrosados) donde pueden encontrarse crustáceos anfípodos (ciámidos) (Payne *et al.*, 1981; Payne & Dorsey, 1983; Marx *et al.*, 2016).

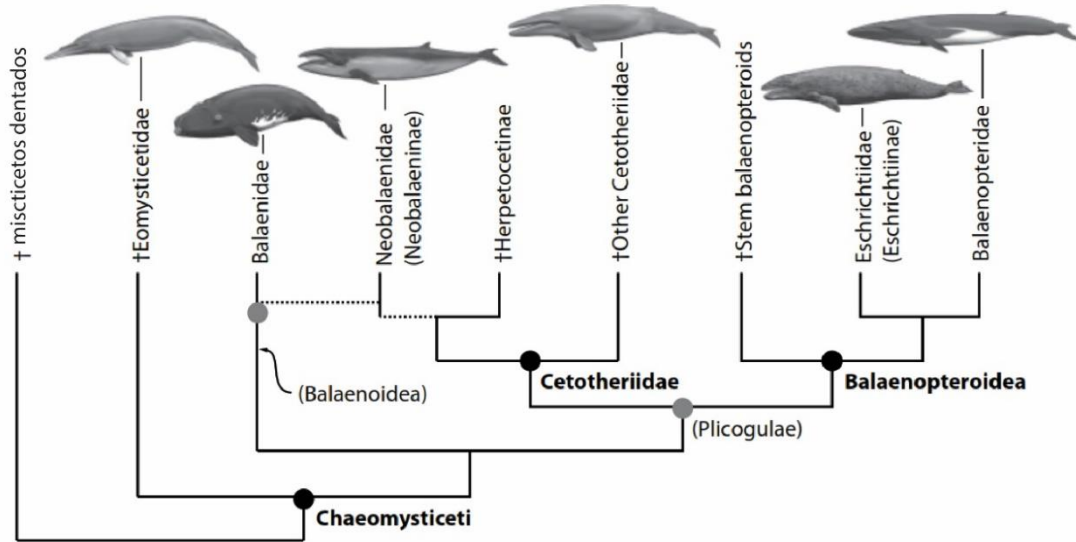


Figura 1.6. Filogenia simplificada de Chaemysticeti. Extraído de Marx *et al.* (2016).

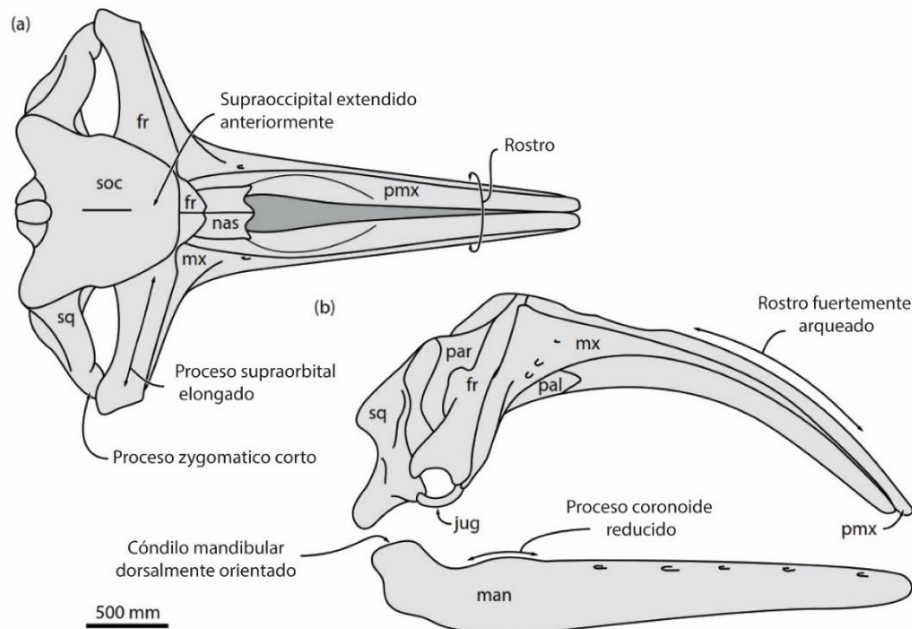


Figura 1.7. Cráneo de *Balaena glacialis* en vista dorsal (a) y lateral (b). fr, frontal; jug, jugal; man, mandíbula; mx, maxila; nas, nasal; pmx, premaxila; pal, palatino; par, parietal; soc, supraoccipital; sq, escamoso. Extraído y traducido de Marx *et al.* (2016).

La familia Cetotheriidae, la cual reúne a una diversidad de formas, todas extintas con excepción de *Caperea marginata* (Fordyce & Marx, 2013), con tamaños corporales relativamente pequeños (4 – 6m) y con una arquitectura craneal distintiva (Marx *et al.*, 2016), se diversifica en el Mioceno y se extienden hasta el Pleistoceno temprano-medio (Boessenecker, 2013). El único representante actual de esta familia es la ballena franca pigmea (*Caperea marginata*), que está caracterizada por presentar una aleta dorsal pequeña y una serie de surcos longitudinales en la garganta (Kemper, 2018). Las relaciones filogenéticas de este taxón son aún materia de debate, debido a su particular estructura anatómica y escaso registro fósil (Mioceno tardío) (e.g. Fitzgerald, 2012; Buono *et al.*, 2013; Fordyce & Marx, 2013).

Los Balaenopteroidea representan el grupo más diverso de misticetos con más de 30 especies extintas y actuales. La diversidad pasada de este grupo contrasta con la actual, con sólo 10 especies distribuidas en 3 géneros y dos familias (Balaenopteridae y Eschrichtiidae). Los balenoptéridos presentan tamaños corporales que van desde los 9-10 metros (*Balaenoptera acutorostrata*) a los 25-33 metros de largo aproximadamente (ballena azul; *Balaenoptera musculus*) (Perrin *et al.*, 2018; Sears & Perrin, 2018). En líneas generales, están caracterizados por presentar cuerpos estilizados, una aleta dorsal reducida, una cabeza relativamente corta y numerosos surcos ventrales en la garganta (Bouetel, 2005; Bannister, 2009). El registro fósil de este grupo abarca desde el Mioceno medio/tardío hasta la actualidad, con una clara diversificación durante el Mioceno tardío-Plioceno. Por su parte los eschrichtidos están representados en la actualidad por una única especie, la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y su registro fósil se remonta al Pleistoceno (Berta *et al.*, 2006). Externamente, se distinguen por carecer de aleta dorsal y en su lugar presentar una joroba (Barnes & McLeod, 1984). Entre los rasgos esqueléticos más característicos, se encuentra la presencia de tuberosidades en la región posterior del cráneo, para la inserción de la musculatura del cuello, y la casi ausencia de telescopización del supraoccipital (Marx *et al.*, 2016).

1.3.1.1. SISTEMAS DE ALIMENTACIÓN DE LOS MISTICETOS

Las barbas son una innovación clave (Hunter, 1998) que promovieron el desarrollo de un sistema de alimentación por filtración basado en la captación de grandes cantidades de pequeñas presas (zooplankton). Los misticetos modernos han desarrollado diferentes estrategias de alimentación por filtración (i.e. filtración activa o engullición, filtración pasiva y succión) (Fig. 1.8) que se encuentran asociadas a diversas modificaciones anatómicas presentes fundamentalmente en el cráneo y en la mandíbula (e.g. morfología del rostro y su interdigitación con los huesos craneales, morfología del proceso coronoideo y angular de la mandíbula) (Bouetel, 2005). Así, las especializaciones vinculadas a los métodos de alimentación constituyen un set de características fundamentales para la sistemática de este grupo, diferenciando a las familias actuales de Balaenopteridae (rorcuales), Eschrichtiidae (ballena gris), Neobalaenidae (ballena franca pigmea) y Balaenidae (ballenas francas).

Los balenoptéridos, caracterizados por un rostro recto, barbas cortas, lenguas reducidas, mandíbulas rotadas y dislocadas, y una articulación temporomandibular sinovial ausente, desarrollaron un sistema de filtración activo que consiste en la captura de grandes volúmenes

de agua incluyendo a las presas (Fig. 1.8b). Posteriormente la boca se cierra y el agua es expulsada a través del cierre de esta, quedando las presas atrapadas en las barbas. Este modo de alimentación puede ser acompañado y facilitado por estrategias de predación ejecutadas en conjunto (2-9 individuos) como se observa en las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) (Lambertsen *et al.*, 1995; Bouetel, 2005).

La familia Eschrichtiidae corresponde a los únicos mysticetos con barbas que se alimentan de organismos que habitan el fondo por medio de la succión oral (Fig. 1.8c) y posterior expulsión del agua (Werth, 2000). Este grupo comparte características anatómicas con los balenopteridos (i.e. barbas cortas y marcada interdigitación de los huesos rostrales y craneales) y los balénidos (rostro arqueado y proceso coronoide y angular reducidos) (Bouetel, 2005; Johnston *et al.*, 2010).

En el caso de los balénidos y neobalénidos, capturan su alimento desplazándose lentamente con la boca abierta entre las acumulaciones de krill, de manera que se genera un flujo unidireccional de agua (Fig. 1.8a). Luego, el alimento es retenido en las barbas gracias al cierre de la boca y la expulsión del agua por acción de la lengua (Werth, 2004). Los caracteres que permiten esta estrategia de alimentación son: rostro muy arqueado, barbas largas y numerosas, lengua muy desarrollada, labios grandes y leve interdigitación de los huesos rostrales y craneales (Lambertsen *et al.*, 2005).

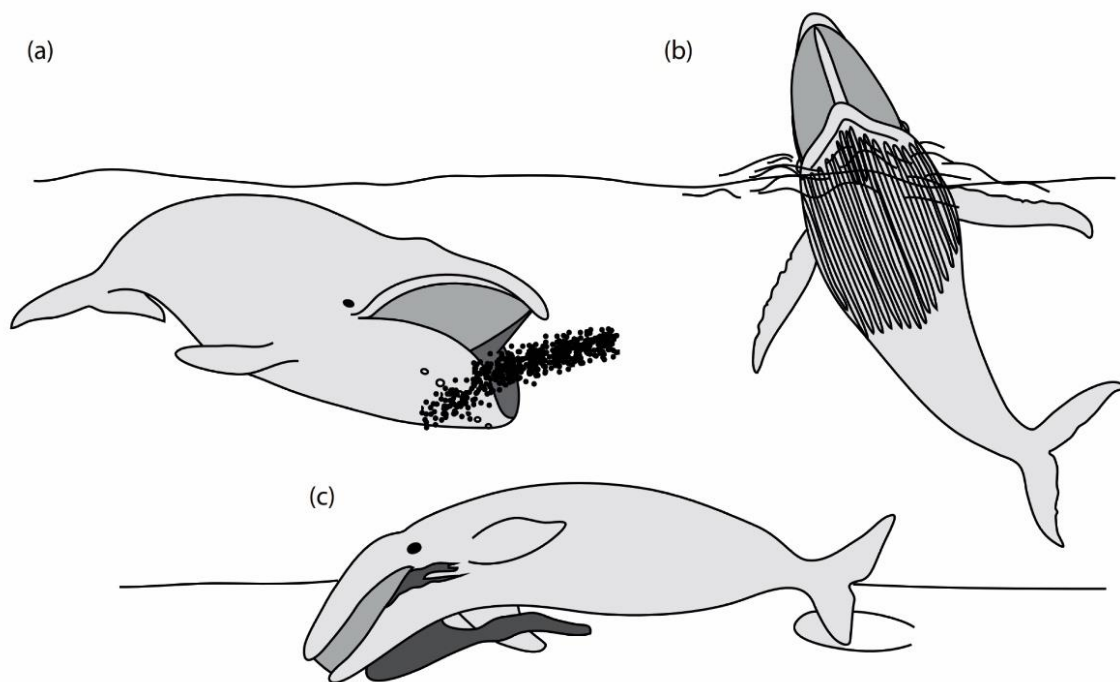


Figura 1.8. Métodos de alimentación en cetáceos modernos. A: filtración pasiva (e.g. balénidos y neobalénidos). B: filtración activa (e.g. balenopteridos). C: succión oral (e.g. eschrichtidos). Extraído de Marx *et al.* (2016).

1.3.2. TAFONOMÍA DE CETÁCEOS NEÓGENOS DE ARGENTINA

En Argentina, los antecedentes en estudios tafonómicos de cetáceos se reducen a un trabajo reciente (Cuitiño *et al.*, 2019). Los autores proponen diversos factores (i.e. paleoambientales, paleobiológicos y paleoecológicos) que controlaron el estado preservacional de odontocetos (principalmente) y misticetos de la Formación Gaiman (Mioceno temprano).

En el área de Península Valdés, el Neógeno de Argentina está representado por las formaciones Gaiman (anteriormente mencionada) y la formación Puerto Madryn (Mioceno tardío). En particular, los afloramientos del Mioceno tardío exhiben un gran potencial de investigación fundamentado en su riqueza paleontológica y excelente estado de preservación. En los últimos años se han hallado numerosos restos de cetáceos en esta unidad, entre otros vertebrados e invertebrados, lo cual amerita estudios tafonómicos en detalle para comprender los procesos físicos y biológicos que controlaron su preservación y aportar, de esta manera, al conocimiento sobre la dinámica paleoambiental y paleoecológica del Neógeno de Patagonia.

1.4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPOTESIS

Esta Tesis de Licenciatura tiene como objetivo principal el análisis tafonómico de un ejemplar de cetáceo misticeto articulado, hallado en sedimentitas marinas de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) en la Península Valdés, noreste de la provincia de Chubut, Argentina. Este caso en particular, representa un modo de preservación excepcional en comparación con otros registros de la unidad donde los cetáceos suelen hallarse como restos de huesos aislados (mayoritariamente cráneos y mandíbulas), ocasionalmente fragmentados y con elementos postcraneales asociados, de manera que se propone describir en términos tafonómicos y paleoecológicos el ejemplar e interpretar las posibles rutas tafonómicas y el impacto paleoecológico que generó su depositación en el fondo marino.

La investigación realizada durante esta tesis involucró un estudio multidisciplinario, reuniendo aspectos de la taxonomía, paleobiología, paleoecología, tafonomía y sedimentología. Así, la presente Tesis de Licenciatura está estructurado en distintos capítulos que incluyen: identificación taxonómica del ejemplar, explorando sus características paleoecológicas, así como también los restos de invertebrados asociados, un análisis tafonómico detallado evaluando las modificaciones físicas y/o biológicas pre y post enterramiento en conjunto con la información paleoicnológica presente, estimando el impacto de la depositación del cadáver en el fondo marino, y un análisis de las facies sedimentarias portadoras para ilustrar y comprender los procesos sedimentarios ocurridos en el ambiente depositacional (ver sección 1.5 – ESTRUCTURA DE LA TESIS).

En base a los objetivos generales planteados anteriormente, este trabajo se propone los siguientes objetivos particulares:

- i. Identificar taxonómicamente al cetáceo y describir sus características paleoecológicas (i.e. modo de vida).
- ii. Describir el esqueleto del cetáceo en términos tafonómicos utilizando una batería de atributos seleccionados para tal fin.
- iii. Describir la asociación de invertebrados fósiles preservados en las inmediaciones del esqueleto del cetáceo en búsqueda de posibles interacciones pre y/o post-mortem.
- iv. Describir la bioerosión e incrustación registradas en los invertebrados asociados al esqueleto del cetáceo.
- v. Describir la sedimentología y estratigrafía del nivel portador y realizar un perfil sedimentológico de detalle para la determinación del ambiente de depositación asociado a la preservación excepcional del ejemplar.
- vi. Interpretar la/s posible/s ruta/s tafonómica/s seguida/s por el ejemplar hasta su depositación final.
- vii. Analizar los procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos que operaron sobre el cetáceo y comparar con hallazgos similares de otras cuencas sedimentarias neógenas.

Los resultados de esta investigación pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

1. Luego de su muerte, el cetáceo fue sepultado rápidamente en un ambiente costero, ya sea por aporte sedimentario desde el continente o por una abundante descarga de ceniza, dado el alto grado de articulación y asociación de los elementos óseos.
2. El grado de articulación y completitud del ejemplar indica que no hubo procesos de refluotación.
3. La depositación del cadáver del cetáceo no generó un impacto ecológico relevante ya que, en líneas generales, la disponibilidad de nutrientes en un ambiente marino somero es alta.
4. El ejemplar corresponde a un misticeto cetotérido basado en la presencia de un proceso posterior del periótico relativamente largo y una cavidad paraoccipital alargada.

1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente Tesis de Licenciatura estará estructurada en distintos capítulos que incluyen:

- **Capítulo 1:** Introducción a la tafonomía de vertebrados marinos y detalle de las características y particularidades del grupo cetáceo en estudio (taxonomía, anatomía y paleoecología).
- **Capítulo 2:** Marco geológico: detalle del contexto geográfico y geológico del área del estudio.
- **Capítulo 3:** Descripción de los materiales objeto de estudio y de la metodología aplicada en campo y laboratorio para su análisis.
- **Capítulo 4:** Resultados del análisis taxonómico preliminar y tafonómico detallado del cetáceo fósil y la fauna asociada. Detalle del relevamiento icnológico y sedimentológico de la secuencia, incluyendo el nivel portador.
- **Capítulo 5:** Discusión y conclusiones sobre los resultados, evaluando las modificaciones físicas y/o biológicas pre y post enterramiento en conjunto con la información icnológica presente y determinando el impacto de la depositación del cadáver en el fondo marino, sumado al análisis de las facies portadoras para ilustrar y comprender el ambiente depositacional.
- **Capítulo 6:** Literatura citada a lo largo de toda la Tesis de Licenciatura.
- **Capítulo 7:** Anexos: detalle sobre matrices de estudio y salidas de los análisis estadísticos ejecutados.

2. MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

2.1. PENINSULA VALDÉS

Península Valdés es un área natural protegida declarada como Patrimonio de la Humanidad en 1999 por la UNESCO, debido a la gran concentración de hábitat naturales para la conservación de especies y concretamente a su importancia en la crianza de la ballena franca austral. Está ubicada en la costa patagónica de Argentina, entre los paralelos 42°05' y 42°53'S y los meridianos 63°05' y 64°37'O (Fig. 2.1), y cubre un área de aproximadamente 3600 km². Limita hacia el norte con el Golfo San Matías, hacia el este y el sur con el Océano Atlántico, y hacia el oeste con el Golfo Nuevo y el Golfo San José. Su conexión con el continente es a través del Istmo Carlos Ameghino con una extensión de 11 km de ancho y 30 km de largo. La región es considerada parte de la estepa patagónica y está caracterizada por un ambiente semidesértico, con escasas precipitaciones y clima frío (Bouza & Bilmes, 2017). Sin embargo, desde sus costas y hacia el interior de la península se registra una interesante dinámica de ambientes que hacen de esta región un sitio único en el mundo por su geología, su fauna y su flora particular (Fig. 2.2). Históricamente esta región ha sido área de estudio de grandes eminencias (Darwin, 1846; C. Ameghino, 1890; F. Ameghino, 1897; 1906; Ihering, 1907; Frenguelli, 1926; Feruglio, 1949, entre otros). Ellos sentaron las bases del conocimiento sobre el Cenozoico de la Patagonia. Posteriormente, los estudios de Bertels (1970), Di Paola & Marchese (1973); Camacho (1974; 1979a; b; 1980), Riggi (1979a; b; 1980), Scasso & del Río (1987), del Río (1988; 1990; 1991; 1992; 2000), del Río *et al.* (1999a; b; 2001; 2018), Scasso *et al.* (2001), Casadío *et al.* (2005), y Fuentes *et al.* (2019) han provisto los detalles sedimentológicos, estratigráficos y paleontológicos para comprender la evolución paleoambiental y la composición y estructura de las paleocomunidades. La geología de superficie de Península Valdés es relativamente simple, aunque en subsuelo existe registro de rocas sedimentarias del Paleozoico, Cretácico y Paleógeno (Caramés *et al.*, 2004; Continanzia *et al.*, 2011). En superficie afloran rocas sedimentarias y sedimentos que abarcan desde el Mioceno temprano hasta el Holoceno. El contenido fosilífero de las rocas Miocenas está caracterizado por restos de mamíferos incluyendo cetáceos, tortugas, aves, peces óseos, numerosos taxones de invertebrados y trazas fósiles (Haller, 2017; Cuitiño *et al.*, 2017 y referencias citadas allí). La estratigrafía de Península Valdés se detalla en la tabla 2.1. El área de estudio se ubica en la zona de la Reserva Natural de la Defensa Punta Buenos Aires, al noroeste de Península Valdés (Chubut, Argentina) y dentro del Campo Los Abanicos de la Armada Argentina, en la que se observa una gran diversidad de fauna y flora típica de la región (Fig. 2.1, 2.2). La región de Punta Buenos Aires comprende un sitio excepcional para el estudio de la geología y paleontología del Neógeno en Patagonia.

2.2. CONTEXTO GEOLÓGICO

2.2.1. PUNTA BUENOS AIRES

En Punta Buenos Aires afloran depósitos de la Formación Gaiman (Mioceno temprano) y de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío), los cuales representan un sitio clave para el estudio de su estratigrafía, sedimentología y contenido fosilífero. Ambas unidades se

depositaron en el marco de dos transgresiones importantes de la historia geológica cenozoica que afectaron a Península Valdés; la transgresión Patagónica del Mioceno temprano y la transgresión Paranense (=Enterrriense) del Mioceno tardío (Fig. 2.3) (Malumián & Náñez, 2011; Cuitiño *et al.*, 2017).

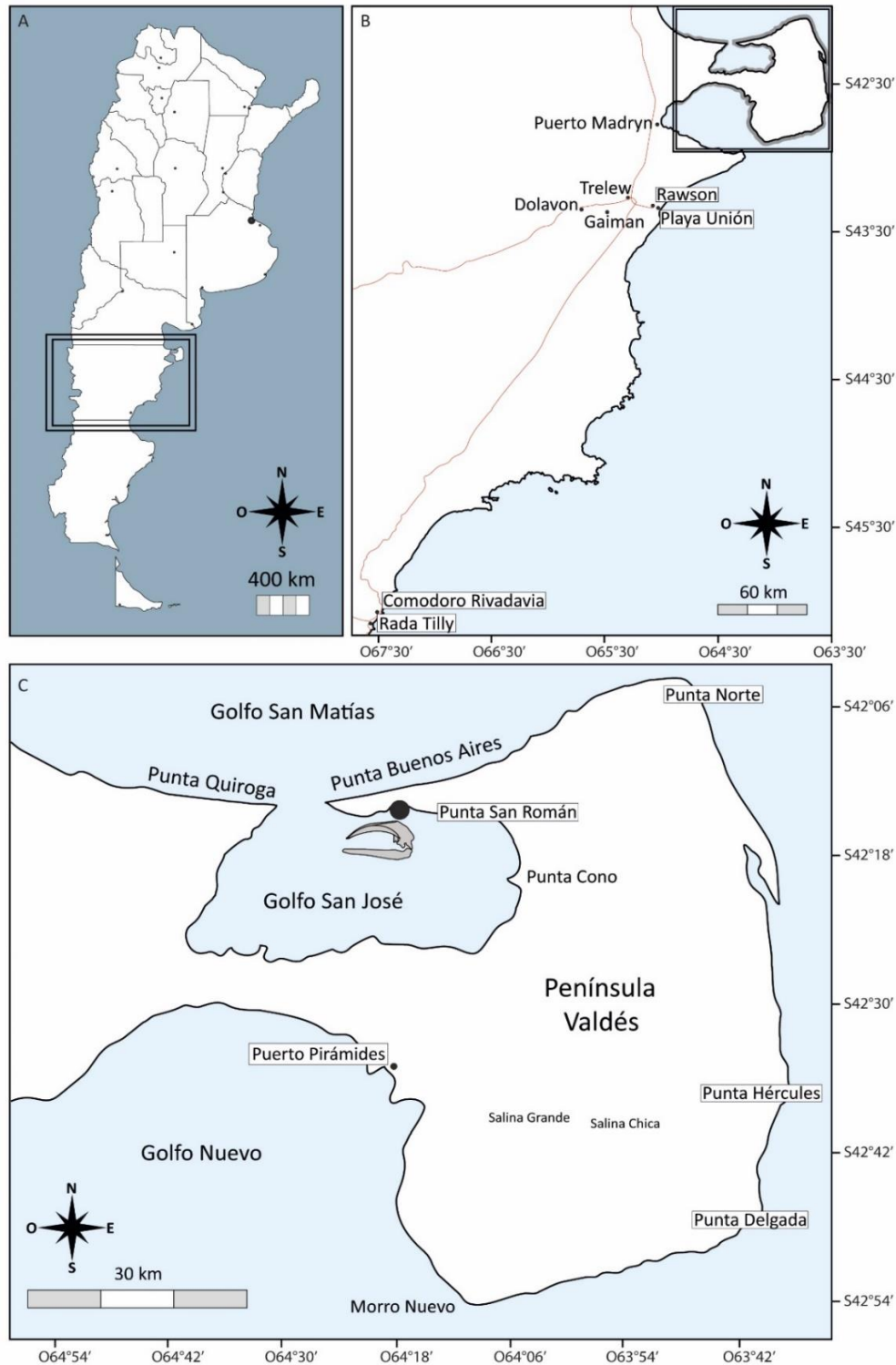


Figura 2.1. Ubicación del área de estudio. A: Mapa de Argentina, recuadro indica la ubicación de la provincia de Chubut. B: Detalle del este de la provincia de Chubut indicando las principales ciudades cercanas a la costa atlántica patagónica, recuadro indica la ubicación de Península Valdés. C: Detalle de Península Valdés, señalando las principales áreas y la ubicación del sitio de estudio.



Figura 2.2. Punta Buenos Aires. A: Estepa característica de la Patagonia extraandina Argentina. B: Acantilados de la costa atlántica evidenciando la exposición de los afloramientos de la Formación Puerto Madryn en el Faro Punta Buenos Aires. C: Lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*). D: Cormoranes roqueros (*Phalacrocorax magellanicus*). E: Quilimbay (*Chuquiraga avellanedae*). F: Ballena franca austral (*Eubalaena australis*). G: Lobos y elefantes marinos. H: Piquillín (*Condalia microphylla*).

En particular, la transgresión Paranense (Fm. Puerto Madryn) incluye depósitos de ambientes marinos someros y estuarios, ampliamente distribuidos en América del Sur (Hernández *et al.*,

2005; Marengo, 2015) y, en Patagonia específicamente afloran en el noreste de la provincia de Chubut (e.g. Península Valdés) y este de la provincia de Río Negro (Scasso & del Río, 1987; Malumián & Náñez, 2011).

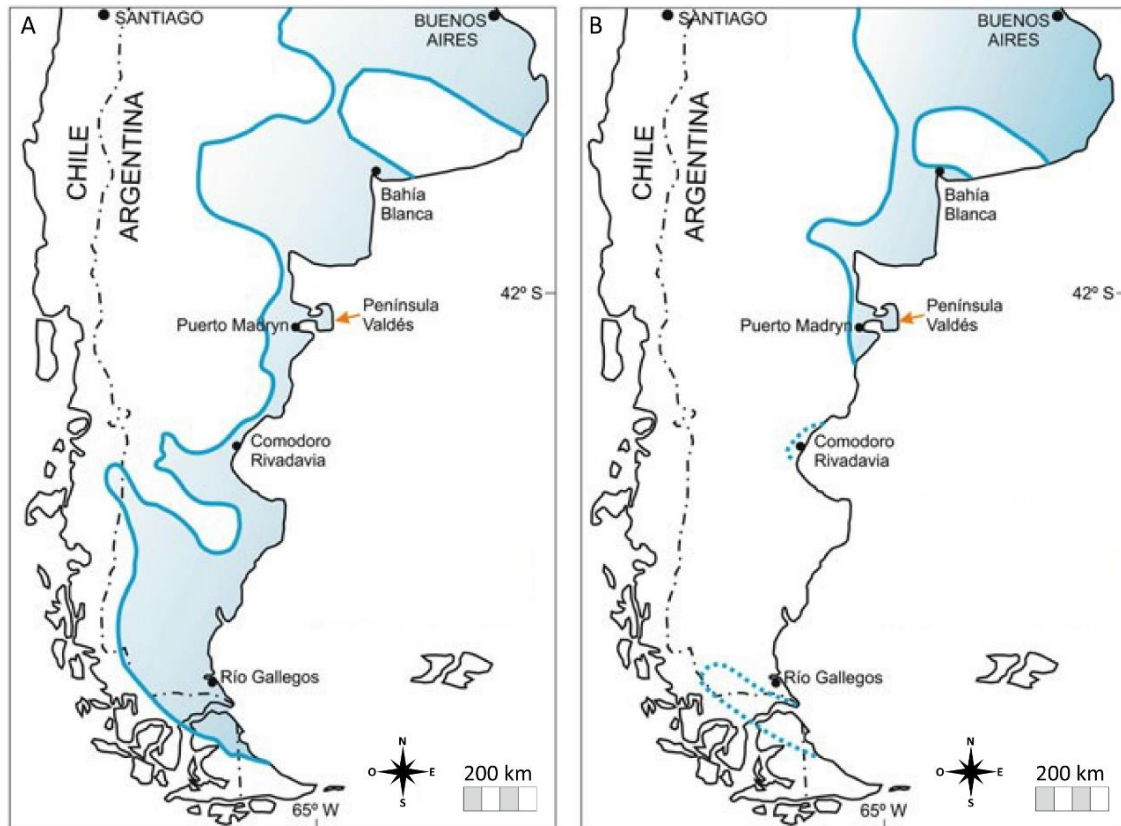


Figura 2.3. Mapa de Argentina mostrando la distribución de los depósitos asignados a las transgresiones del Mioceno. A: Transgresión Patagónica (Mioceno temprano). B: Transgresión Paranaense (Mioceno tardío). Extraído y modificado de Cuitiño *et al.* (2017).

2.2.2. FORMACIÓN PUERTO MADRYN

Las primeras observaciones sobre los afloramientos que hoy son consideradas como Formación Puerto Madryn fueron realizadas por Darwin (1846) y Malaspina (1885), y posteriormente fueron analizados por Carlos Ameghino (1890), quien describió formalmente sus estratos identificando tres unidades cronoestratigráficas (i.e. Paranaense, Mesopotamiense y Patagónica). La correcta posición estratigráfica de estas unidades fue aporte de Florentino Ameghino (1897), quien denominó la “Formación Entrerriense”, caracterizada por una fauna dominante de *Ostrea patagonica* y *Ostrea alvarezi*, entre otros (Haller, 2017). Posteriormente, Ihering (1907) asignó los depósitos con esta fauna a la “Formación Rionegrense”, de manera que Roveretto (1921) se propuso definir los límites entre ambas unidades. Así, los sedimentos del área parecían tener un sentido estratigráfico. La Formación Puerto Madryn fue nominada por Haller (1978) a partir del estudio de los sedimentos del *Entrerriense* aflorantes en Península Valdés y alrededores de Puerto Madryn. Cabe aclarar, que la variabilidad en la nomenclatura utilizada por diferentes autores reside en la naturaleza de su definición donde los autores de los trabajos más antiguos tendieron a definir unidades con sentido cronoestratigráfico

(*Patagoniense*, *Entrerriense* y *Rionegrense*), mientras que posteriormente la tendencia fue definir estos depósitos en un contexto litoestratigráfico (Formación Gaiman y Formación Puerto Madryn) (Scasso & del Río, 1987).

EDAD. A lo largo de la historia se han propuesto diferentes edades para los depósitos de la Formación Puerto Madryn. Inicialmente, estudios realizados por Ihering (1907) situaban estos sedimentos en el Mioceno temprano, mientras que posteriormente observaciones en ostrácodos y foraminíferos permitieron asignar estos estratos al Mioceno tardío (García, 1970; Malumian & Masiuk, 1973). Además, en base a evidencia en vertebrados fósiles, una edad miocena media fue propuesta por Cozzuol *et al.* (1993), Cozzuol (1996) y Riva Rossi (1997). Sin embargo, la propuesta de García (1970) fue sostenida a lo largo de la literatura por diversos autores (Masiuk *et al.*, 1976; Zinsmeister *et al.*, 1981; del Río, 1988; Scasso *et al.*, 2001; Martínez & del Río, 2002; del Río, 2004; Palazzesi & Barreda, 2004; Dozo *et al.*, 2010; Fuentes *et al.* 2016; 2019). En particular, los trabajos de Zinsmeister *et al.* (1981) y Scasso *et al.* (2001) han argumentado la edad propuesta en estudios de datación a través de isótopos de $^{40}\text{K}/^{39}\text{Ar}$ y de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, con edades promedios de 9.41 Ma y 10.1 Ma, respectivamente. De la misma manera, la consistencia en los resultados fue ratificada con estudios recientes de datación a través de isótopos de estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) los cuales muestran un amplio rango de edades sintetizados en cinco intervalos temporales que abarcan desde el Serravaliano tardío hasta el Messiniano (11.9 – 6.00Ma). Para la Formación Puerto Madryn obtuvieron tres rangos temporales que se concentran principalmente en el Tortoniano (i.e. 11.9 – 10.4 Ma, Serravaliano tardío – Tortoniano; 10.2 – 9.82 Ma, Tortoniano; 9.40 – 9.05 Ma, Tortoniano) y que confirman definitivamente una edad Miocena tardía para estos depósitos. Cabe destacar, que las edades absolutas obtenidas (Serravaliano tardío – Tortoniano) por del Río *et al.* (2018) son también soportadas por la presencia de dinoflagelados clave (i.e. *Labrynthodinium truncatum* subsp. *truncatum* y *Habibacysta tectata*) y taxones diagnósticos de nanofósiles calcáreos (Fuentes *et al.*, 2016; 2019).

SEDIMENTOLOGÍA, ESTRATIGRAFÍA Y PALEOAMBIENTES. La localidad tipo de la Formación Puerto Madryn se encuentra en Barrancas Blancas, en los alrededores de la ciudad de Puerto Madryn, y está constituida por una sucesión de 150 metros de espesor de areniscas finas de colores grises y amarillentos, pelitas y limolitas blanquecinas y potentes espesores coquinoideos con matriz arenosa o limosa. Estos depósitos están limitados hacia el techo por los Rodados Patagónicos y otros depósitos modernos, y hacia la base por la Formación Gaiman (Tabla 2.1) (del Río, 2001 y referencias citadas allí; Haller, 2017). Los estudios estratigráficos realizados por Scasso & del Río (1987) para la región de Península Valdés y alrededores, sitúan la depositación de las Formaciones Gaiman y Puerto Madryn en el marco de un ciclo sedimentario que finalizó con una regresión marina. Así, del Río *et al.* (2001) han logrado explicar la acumulación de estos sedimentos a lo largo de la secuencia, identificando las fases transgresivas, de mar alto y regresivas en un completo estudio sobre la malacofauna de la Formación Puerto Madryn. Posteriormente, Cuitiño *et al.* (2017) propusieron un ciclo sedimentario levemente modificado en relación a del Río *et al.* (2001), definiendo una fase de máxima inundación entre las fases transgresivas y regresivas. La fase transgresiva se encuentra mejor representada en los sedimentos aflorantes en el Istmo Carlos Ameghino, donde alcanza espesores de 30 metros de depósitos de *nearshore* a plataforma. La fase de máxima inundación, con espesores de 10-15

metros, corresponden a depósitos de plataforma que representan la profundidad máxima alcanzada durante la depositación de la Formación Puerto Madryn. Por último, la fase regresiva representa una retirada gradual del mar, y sus depósitos alcanzan espesores de hasta 100 metros en los afloramientos de Puerto Pirámides. Adicionalmente, a lo largo de todo el ciclo, los autores reconocen ciclos de menor jerarquía que interpretan como pequeñas transgresiones. Los depósitos de la Formación Puerto Madryn afloran también en los acantilados que rodean los golfos San José (e.g. Punta Cono, Punta San Román) y Nuevo (e.g. Puerto Pirámides, Morro Nuevo), y en las costas norte, este y oeste de Península Valdés (e.g. Punta Buenos Aires, Punta Norte, Punta Cero, Punta Delgada, Punta Hércules). Además, exposiciones de menor desarrollo han sido identificadas en el borde sur de las depresiones Salinas Grande y Chica (Fig. 2.1c).

Los estudios enfocados en la discusión de los paleoambientes, y en la transición entre estos, representados en la Formación Puerto Madryn han sido abordados reiteradas veces en la literatura: desde análisis que han aportado al conocimiento con importantes contribuciones que discutieron el origen marino y/o continental de la unidad (Windhausen, 1921; Frenguelli, 1927; Feruglio, 1949), hasta trabajos posteriores que han permitido interpretar estos sedimentos como depósitos acumulados en un mar cálido en cercanías de la costa y en regresión (Haller & Mendía, 1980; Mendía & Bayarsky, 1981; Haller, 1982; Mendía, 1984). En un extenso trabajo sobre la secuencia marina del Cenozoico superior de Península Valdés, Scasso & del Rio (1987) realizaron un análisis paleoambiental y faunístico del área en donde sus resultados permitieron interpretar un ambiente de plataforma de baja energía que someriza hacia facies depositadas en un ambiente con dominio alternativo de mareas y tormentas. Sin embargo, estudios recientes enfocados en la integración de datos sedimentológicos, estratigráficos y paleontológicos permitieron a Cuitiño *et al.* (2017) definir 4 asociaciones de facies para los depósitos de la Formación Puerto Madryn en el área de Península Valdés. En la sección inferior de la unidad, los depósitos granocrecientes aflorantes en la región oeste de Península Valdés (i.e. areniscas finas a gruesas, niveles de conchillas, conglomerados, con estratificación *hummocky*, paralela y entrecruzada; asociación de facies 1), han sido interpretados como depósitos de *nearshore* acumulados en un ambiente de *shoreface* dominado por oleaje. Estos sedimentos culminan en bancos de conchillas densamente empaquetadas que son ubicados en un régimen de alta energía representando el *shoreface* superior. Por otro lado, la asociación de facies 2 fue interpretada como un ambiente de plataforma marina, caracterizados por sedimentos que gradan desde pelitas hasta areniscas finas, altamente bioturbados (icnofacies *Cruziana*) y con intercalaciones de niveles ricos en conchillas y pelitas con laminación. Además, estos sedimentos fueron depositados en un contexto de baja tasa de sedimentación y buena oxigenación. Los depósitos de la asociación de facies 3 corresponden a un subambiente de canales de marea que se interpreta a partir de niveles de conchillas conglomerádicas que gradan a pelitas. Estos sedimentos muestran características típicas de mareas tales como orientaciones bipolares de las paleocorrientes y estratificación heterolítica, entre otros. Por último, en la sección superior de la unidad, la asociación de facies 4 compuesta por areniscas y pelitas con diversas estructuras sedimentarias (e.g. heterolítica, laminación paralela, estratificación entrecruzada), se interpreta como un ambiente de planicies de mareas asociado a los sistemas de canales de mareas. De esta manera, los autores logran interpretar los cambios ambientales registrados en la Formación Puerto Madryn desarrollando así la evolución paleoambiental en el contexto de la transgresión Paranense del Mioceno tardío.

Ma	Edad			Unidad geológica	Litología	Espesor máximo (m)	
3	CENOZOICO	NEÓGENO	PLIOCENO → PLEISTOCENO	Rodados patagónicos	Grava	4	
5							
6			MIOCENO TARDÍO	Messisiano	HIATO		
8							
10				Tortoniano	Formación Puerto Madryn (1)	Areniscas, limolitas, pelitas y coquinas	80 (350)
12			MIOCENO MEDIO	Serravaliano	HIATO		
14				Langhiano			
16							
18			MIOCENO TEMPRANO	Burdigaliano	Formación Gaiman (2)	Arcilitas, limolitas, pelitas tobáceas, tobas y areniscas	20 (280)
20							
22		Aquitaniiano	HIATO				
24	PALEÓGENO	OLIGOCENO	Rupeliano → Chattiano		Pelitas, areniscas, limolitas calcáreas, margas, arcilitas	(140)	
26							

Tabla 2.1. Estratigrafía de Península Valdés. Entre paréntesis se indican espesores de datos de subsuelo. (1) Edades de la Formación Puerto Madryn ajustadas a del Río *et al.* (2018). (2) Edad Aquitaniano – Burdigaliano? Propuesta en base a evidencia paleontológica y estratigráfica (Cuitiño *et al.*, 2017). Extraído, traducido y modificado de Haller (2017).

La integración de la información obtenida por Cuitiño *et al.* (2017) con análisis tafonómicos de los invertebrados fósiles preservados en estos depósitos (del Río *et al.*, 2001) permite comprender las condiciones de desarrollo de la fauna. En particular, los estudios de del Río *et al.* (2001) afirman que los grupos fósiles de moluscos de la Formación Puerto Madryn se desarrollaron en “condiciones someras marinas abiertas y de salinidad normal, en profundidades

oscilantes entre la zona intermareal y la plataforma media e interna, registrándose ciclos de profundización desde profundidades situadas en el foreshore a ambientes de baja energía de plataforma interna". Adicionalmente, a partir del análisis de palinofacies y nanofósiles calcáreos, Fuentes *et al.* (2019) proponen que los depósitos de la Formación Puerto Madryn fueron depositados en un ambiente de plataforma interna con tendencia regresiva e infieren la presencia de aguas continentales que avanzan progresivamente hacia el área depositacional, de manera que puede entremezclarse una influencia deltaica en el paleoambiente registrado. Además, a partir del estudio de las especies de dinoquistes registradas, los autores infieren condiciones de mar cálido con influencia de aguas antárticas.

CONTENIDO FOSIL. El contenido fosilífero de la Formación Puerto Madryn es abundante y, en líneas generales, exhibe un buen estado de conservación. Su distribución en la unidad está sujeta a las fases sedimentarias anteriormente descritas, lo que es de esperar en un escenario paleoambiental en constante cambio (Cuitiño *et al.*, 2017). Incluye macro y microfósiles marinos (moluscos, briozoos, crustáceos, braquiópodos, equinoideos y foraminíferos), vertebrados marinos (peces elasmobranquios y osteíctios, aves anseriformes, sphenisciformes y ciconiiformes, cetáceos misticetos y odontocetos, y pinípedos) y continentales (peces siluriformes y perciformes, aves gruiformes, falconiformes, anseriformes y ciconiformes, y mamíferos xenartros, litopternos y roedores), trazas fósiles (icnogéneros de las icnofacies *Cruziana*, *Skolithos*) y palinomorfos (esporas, polen, dinoflagelados). En particular, la asociación de fósiles de vertebrados marinos está provista de características modernas en comparación con la fauna fósil del Mioceno temprano (Formación Gaiman) de manera que su estudio ha aportado conocimiento al proceso de recambio faunístico conocido para esta época. Esto último también se observa en el registro fósil de cetáceos, ya que se registra un cambio en la composición del grupo con la extinción de linajes arcaicos (e.g. stem-odontocetos, odontocetos Kentriodontidae y platanistoideos) (Lydekker, 1893; Viglino *et al.*, 2018a; 2018b; Gaetán *et al.*, 2019) y la diversificación de linajes modernos (odontocetos Physeteroidea, Ziphiidae y Delphinoidea) (Buono & Cozzuol, 2013; Cuitiño *et al.*, 2017 y referencias citadas allí). En particular, los misticetos están representados principalmente por balénidos y neobalénines (Buono, 2014), siendo los balenopteridos un grupo raro en esta unidad.

PUNTA BUENOS AIRES. En el área de Punta Buenos Aires, la Formación Puerto Madryn yace sobre la Formación Gaiman mediante una discordancia erosiva. La Formación Gaiman sólo se expone durante marea baja en la base de algunos acantilados. Los depósitos de la Formación Puerto Madryn en esta región afloran en los acantilados costeros, conformando una faja continua sobre el margen norte de Península Valdés, desde Punta Buenos Aires hasta Punta Norte, sitio donde alcanza 32 metros de espesor (Haller *et al.*, 2001). Además, los estudios de Noriega & Cladera (2008) permiten registrar una secuencia de 50 metros de espesor de la Formación Puerto Madryn en el área de Punta Buenos Aires (Figura 2.2B). Por otro lado, el conocimiento sobre el contenido fósil que caracteriza a la Formación Puerto Madryn en el área de Punta Buenos Aires es escaso y está restringido al registro de un ave ciconida (*Leptoptilos patagonicus*; Noriega & Cladera, 2008). Sin embargo, próximo a Punta Buenos Aires, en Punta San Román se han hallado parte de un esqueleto de foca verdadera (Phocidae: *Kawabonias benegasorum*; Cozzuol, 2001) y un pez óseo (Ophidiidae: *Genypterus valdesensis*, sp. nov.; Riva Rossi *et al.*, 2000).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. MATERIALES

El análisis realizado en esta Tesis de Licenciatura se efectuó sobre un ejemplar de cetáceo misticeto y sobre los invertebrados y trazas fósiles asociados, los cuales se registran en la parte inferior de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) en el área de Punta Buenos Aires, Península Valdés (Chubut, Argentina). El objeto de estudio se encuentra preservado en una restinga afectada por las mareas, expuesto en planta y en sección, y sometido a una constante erosión actual debida al avance del mar (Fig. 3.1, 3.2). Los datos de campo se colectaron, en gran medida, durante una campaña paleontológica en el año 2016 donde se realizó el relevamiento tafonómico integral y un perfil sedimentario de detalle. Adicionalmente, se realizó una campaña de extracción del cetáceo en el año 2018 donde se afinaron algunas observaciones previas. Además, se evaluó en detalle la geología de la sección de Punta Buenos Aires, conteniendo al nivel portador, con el objetivo de contextualizar el objeto de estudio en un marco paleoambiental y estratigráfico.

El relevamiento taxonómico sobre los invertebrados fósiles asociados al misticeto permitió contabilizar 151 individuos que incluyen a cf. *Ostrea alvarezi* (n=78), *Amusium paris* (n=28), ostras indeterminadas (n=26), cf. *Ostrea patagonica* (n=10), *Aequipecten paranensis* (n=4), *Pachymagas* sp. (n=1), cirripedios (n=3) y briozoos del orden Cheilostomata (n=1) (ver Capítulo 7 – Anexos). Por otro lado, las trazas fósiles analizadas en la presente Tesis de Licenciatura a lo largo de todo el intervalo estratigráfico estudiado comprenden icnogéneros tales como *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp., *Meandropolydora* isp., *Oichnus* isp., *Thalassinoides* isp., *Chondrites* isp., *Helicodromites* isp., *Protovirgularia* isp., *Asterosoma* isp., *Cylindrichnus* isp., *Siphonichnus* isp., *Scolicia* isp., *Skolithos* isp. y *Planolites* isp.



Figura 3.1 (arriba). Vista general del nivel estudiado en planta. Se observa la disposición general del ejemplar de cetáceo estudiado, parcialmente excavado, sobre la plataforma de abrasión de olas (restinga), y al fondo el Golfo San José. Fotografía tomada durante la campaña paleontológica efectuada en el 2016 donde se realizó el relevamiento tafonómico integral.



Figura 3.2. Vista general del área de estudio durante marea alta. Fotografía tomada durante la campaña paleontológica efectuada en el 2018 donde se realizó la extracción del cetáceo y revisión de datos previos. Nótese el ejemplar (flechas rojas) y la excavación bajo el agua.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. TRABAJO DE CAMPO

Para cumplimentar los objetivos planteados en el Capítulo 1 se llevaron a cabo una serie de tareas de campo en un orden determinado, a saber:

DESTAPE PARCIAL Y DELIMITACIÓN DEL CETÁCEO. En primer lugar, se procedió al destape del cetáceo con herramientas neumáticas (martillos) y de mano (piquetas, mazas, picos, palas, pinceles y cinceles) (Fig. 3.3). La delimitación se definió teniendo en cuenta el contorno general del ejemplar y en función de observaciones anatómicas. Durante este trabajo se prestó especial atención a la fauna de invertebrados asociada en proximidad del cetáceo (relevados hasta una distancia de un metro del esqueleto), como así también a las trazas fósiles que se presentaran ya que forman parte del estudio integral.

RELEVAMIENTO ANATÓMICO. El destape, principalmente del cráneo y mandíbulas, permitió realizar el relevamiento de información anatómica para realizar la determinación taxonómica del ejemplar. Además, la evaluación de las características del postcráneo permitió analizar determinados datos paleobiológicos del cetáceo en estudio.

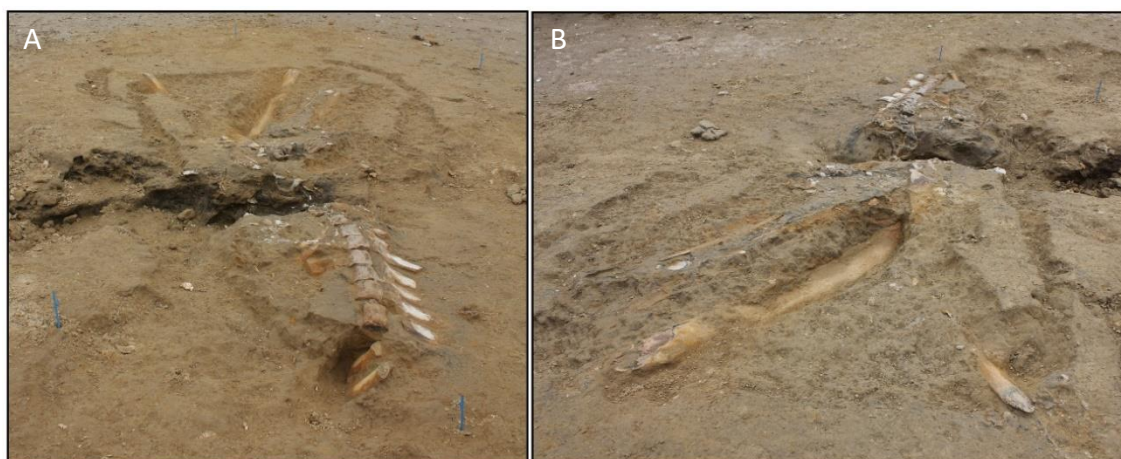


Figura 3.3. Destape parcial y delimitación del cetáceo previo al armado de la grilla. A: Vista del esqueleto post craneal. B: Vista de las mandíbulas y huesos del cráneo. Estacas azules miden 30cm. Fotografía tomada durante la campaña paleontológica efectuada en el 2016.

ARMADO DE LA GRILLA, ESQUEMA Y FOTOGRAFIA. La delimitación definitiva del ejemplar fue continuada por el armado de una grilla con parcelas de 50cm x 50cm con estacas y sogas, marcando cada parcela alfanuméricamente. La grilla se ubicó de forma que las filas y columnas quedaran orientadas N-S y E-O respectivamente. De esta manera, se logró realizar un mapa de sitio a mano alzada, identificando y rotulando cada uno de los elementos óseos observados. Adicionalmente, y de manera complementaria, se realizó un relevamiento de fotografía ortogonal a la superficie, parcela por parcela, y fotos de detalle, para la confección posterior de un mapa del sitio (Fig. 3.4). En cada una de las parcelas se realizó un conteo de invertebrados y un relevamiento tafonómico de los mismos.

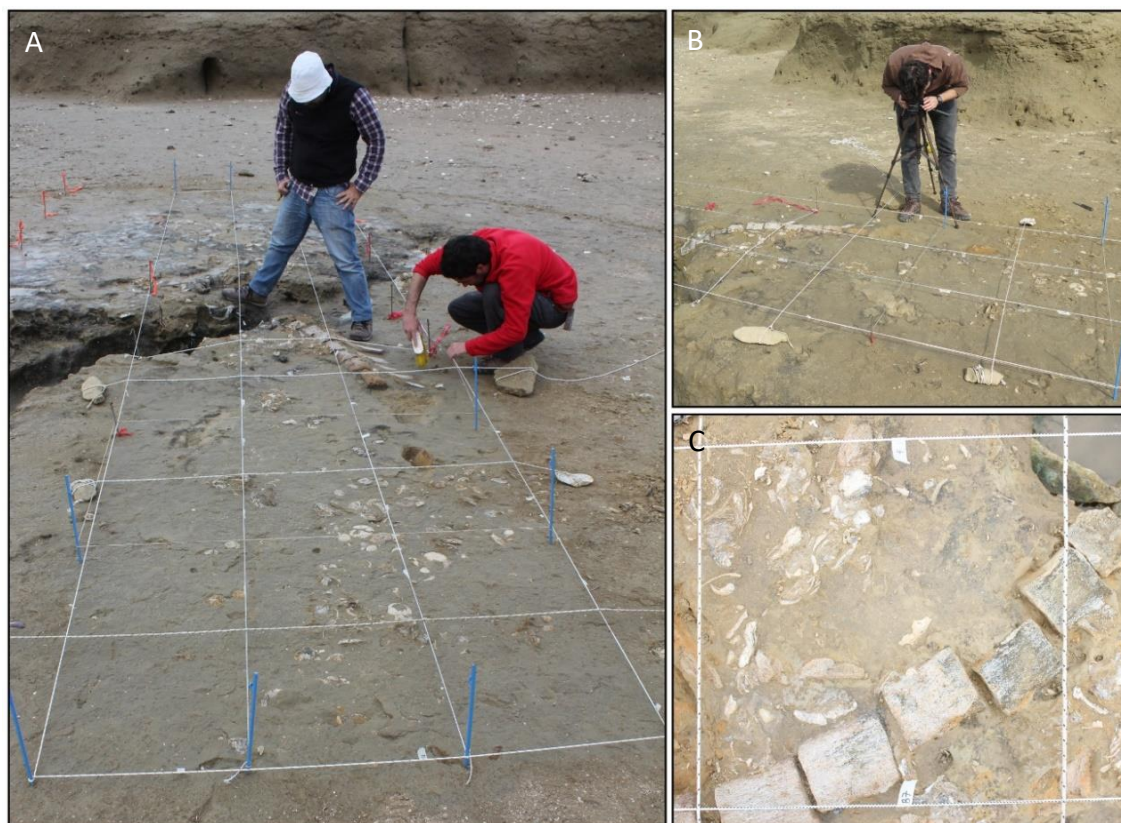


Figura 3.4 (arriba). A: Armado de grilla. B: fotografía ortogonal a la superficie. C: parcela de 50cm x 50cm mostrando vertebras articuladas. Fotografía tomada durante la campaña paleontológica efectuada en el 2016.

RELEVAMIENTO TAFONÓMICO DEL MISTICETO. Se evaluaron los atributos tafonómicos de los elementos esqueléticos del cetáceo teniendo en cuenta su disposición, grado de articulación y asociación de los elementos óseos, fragmentación, abrasión, completitud, meteorización, bioerosión e incrustación (Fig. 3.5A). El grado de articulación fue categorizado siguiendo las clasificaciones de Behrensmeyer (1991) y Cuitiño *et al.* (2019). Las categorías desarrolladas por Behrensmeyer (1991) han sido realizadas para vertebrados terrestres mientras que Cuitiño *et al.* (2019) efectuaron una adaptación cualitativa de dicha clasificación enfocado en vertebrados marinos, a saber: 1) elementos postcraneales aislados y abradidos; 2) elementos postcraneales aislados; 3) elementos craneales aislados; 4) elementos postcraneales asociados; 5) elementos postcraneales y craneales asociados; 6) esqueleto articulado. Por otro lado, para evaluar la representatividad de los elementos óseos preservados y el grado de completitud del ejemplar, se contabilizaron los mismos y se compararon sus proporciones con representantes actuales de cetáceos misticetos cercanamente emparentados, según la determinación taxonómica (ver Capítulo 4 – Resultados), siguiendo la metodología aplicada por Liebig *et al.* (2003; 2007). Adicionalmente, se eligió a *Caperea marginata* (Neobalaeninae) para algunas comparaciones por presentar una morfología cercana a los balénidos actuales pero un tamaño corporal (i.e. largo total) mucho menor, y más cercano al observado para el ejemplar fósil objeto de estudio.

DETERMINACION TAXONÓMICA DE FÓSILES ASOCIADOS Y TAFONOMÍA. Se determinó la composición taxonómica de fósiles circundantes caracterizando, además, sus atributos tafonómicos para el armado de una matriz de datos tafonómica. Para ello se determinó el grado de fragmentación, articulación, bioerosión, incrustación, orientación en planta (azimut) y en corte, y, para bivalvos, disposición convexa/cóncavo de las valvas y presencia de valva izquierda y/o derecha (Fig. 3.5B). La matriz obtenida se utilizó para representar los casos en proporciones. Por último, los atributos de orientación en planta (azimut), la disposición convexa/cóncavo y la presencia de valva izquierda y/o derecha fueron evaluados estadísticamente mediante test de Chi-Cuadrado.



Figura 3.5. Relevamiento tafonómico. A: evaluación de los atributos sobre los elementos esqueléticos del cetáceo fósil. B: determinación taxonómica y relevamiento tafonómico de los invertebrados fósiles. Fotografía tomada durante la campaña paleontológica efectuada en el 2016.

CONTEXTO SEDIMENTARIO. Por último, se levantó un perfil sedimentario de detalle conteniendo al nivel portador del cetáceo, incluyendo litología, contactos, estructuras sedimentarias y tipo, abundancia y fábrica del contenido fósil, incluyendo trazas. Adicionalmente se colectaron muestras representativas a lo largo de la sección estudiada para la realización de láminas delgadas para evaluar la composición y el contenido de cenizas y poder realizar comparaciones entre los distintos niveles muestreados (Fig. 3.6).



Figura 3.6 (arriba). Relevamiento sedimentológico y paleontológico sobre los niveles de la sección estudiada para la elaboración de un perfil sedimentario de detalle. A: Nivel 1 y base del Nivel 2. No se observa el contacto entre los niveles por la presencia de bivalvos. B: Niveles 4, 5 y 6. C: Muestras tomadas para el estudio de corte delgados. Fotografías tomadas durante la campaña paleontológica efectuada en el año 2016.

3.2.2. TRABAJO DE GABINETE

MAPA DEL SITIO Y CONTORNOS. Se obtuvieron un total de 38 imágenes parcela por parcela, cuyos lados coinciden con la orientación N-S y E-O. Las parcelas de 50cm x 50cm, ordenadas alfanuméricamente, fueron ajustadas manualmente con la utilización del software Adobe Photoshop (versión 2015). El ensamble se realizó manteniendo las proporciones anatómicas determinadas en el trabajo de campo y evitando el redimensionamiento automático en búsqueda de la máxima coincidencia fotográfica. El fotomosaico resultante se procesó en el software Adobe Illustrator CC (versión 2015) para la delimitación de los contornos de los elementos óseos preservados del cetáceo fósil en estudio, al cual finalmente se le agregó la rotulación de los elementos óseos identificables, fundamentado en las observaciones de campo y en la bibliografía.

TAFONOMÍA Y PALEOECOLOGÍA DEL CETÁCEO. El análisis de la literatura permitió generar el marco conceptual para el análisis interpretativo de los atributos relevados sobre el ejemplar y realizar comparaciones tafonómicas con casos similares. Adicionalmente, se realizaron comparaciones con otros registros de formas patagónicas (e.g. MPEF-PV 1122).

ARMADO DE MATRIZ TAFONÓMICA DE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES Y ANALISIS ESTADÍSTICO. Los datos obtenidos en campo se procesaron en Microsoft Excel (2016) mediante el armado de una matriz de datos tafonómicos, con el objetivo de evaluar su estructura, distribución porcentual y significancia mediante test estadísticos (prueba de Chi Cuadrado, Watson). Adicionalmente, se realizó una búsqueda bibliográfica para realizar comparaciones con casos de estudio similares.

PERFIL SEDIMENTARIO. La sección estudiada fue subdividida en 6 niveles en base a criterios sedimentológicos, estratigráficos y paleontológicos. Los datos levantados en campo fueron procesados en CorelDraw Graphics Suite (versión 2015) para el armado de un perfil sedimentario. Adicionalmente, se realizaron observaciones de cortes delgados de las muestras tomadas en campo con un microscopio petrográfico Zeiss Axioplan en el IPGP (CENPAT-CONICET, Puerto Madryn), con el fin de analizar la composición y estimar abundancia de ceniza de los niveles.

4. RESULTADOS

Este capítulo está estructurado en tres ejes principales inherentes a los resultados de esta tesis: I) aborda la determinación taxonómica del ejemplar en estudio, así como también algunos aspectos paleobiológicos del mismo; II) presenta los resultados de los estudios tafonómicos del cetáceo en estudio, así como también de la fauna de invertebrados asociada; y III) presenta el contexto sedimentológico del nivel portador del cetáceo.

4.1. TAXONOMÍA y ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS

4.1.1. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Cetacea Brisson, 1762

Neoceti Fordyce & Muizon, 2001

Mysticeti Gray, 1864 sensu Cope, 1869

Chaeomysticeti Mitchell, 1989

Balaenidae Gray, 1825

gen sp. Indet

EJEMPLAR PV-06 (nro. de campo): el ejemplar fósil objeto de estudio en esta Tesis de Licenciatura corresponde a un esqueleto casi completo y articulado (incluyendo cráneo, mandíbulas, esqueleto postcraneal y aletas pectorales, ver más detalle en las siguientes secciones). Dicho material se encuentra ubicado actualmente en las instalaciones del CCT CONICET-CENPAT a la espera de ser preparado, mientras que su repositorio final aún no está definido.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: 42°15'4.10'' de Latitud Sur y 64°18'41.40'' de Longitud Oeste, Punta Buenos Aires, Península Valdés (Chubut, Argentina). Nivel 2 de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío).

COMENTARIOS SOBRE LA ASIGNACION TAXONÓMICA Y COMPARACIONES: Sobre la base de las observaciones preliminares realizadas en el cráneo del ejemplar, se pudo determinar la presencia de surcos y forámenes palatales en la superficie ventral del maxilar, estructuras vinculadas con la vascularización de las barbas, lo cual permite asignar el mismo a un cetáceo misticeto. Asimismo, basado en el estudio de la región auditiva, específicamente de los huesos tímpano-perióticos del ejemplar encontrados asociados al ejemplar, se identificaron caracteres diagnósticos (i.e. bulla timpánica con leve compresión dorsoventral y cuerpo del periótico lateral a la pars cochlearis hipertrofiado lateroventralmente), que permiten asignarlo la familia Balaenidae. Además, la anatomía del tímpano -periótico muestra una importante similitud con

un ejemplar de Balaenidae proveniente de la Formación Puerto Madryn (Playa Pardelas, MPEF-PV 1122; CH-P33-01, Puerto Pirámides) correspondiente a un nuevo taxón (Buono, 2014).

MADUREZ FÍSICA DEL EJEMPLAR: La presencia de las epífisis vertebrales completamente fusionadas al cuerpo vertebral en las vértebras torácicas y lumbares y caudales indicaría que se trata de un espécimen subadulto-adulto (Perrin, 1975).

TAMAÑO CORPORAL: El largo total del esqueleto preservado *in situ* es de 2,3m (faltando algunas vértebras lumbares y casi toda la serie caudal), sugiriendo que se trata de un balénido de pequeño tamaño (<5m probablemente) en contraposición con los 12-16m que presentan las formas actuales de *Eubalaena* y *Balaena*.

4.1.2. RELEVANCIA DEL EJEMPLAR EN ESTUDIO EN LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS BALAENIDAE

El registro fósil de los balénidos abarca desde el Mioceno temprano, con su mayor diversificación hacia el Plioceno, reconociéndose al menos seis géneros extintos: *Balaenella*, *Balaenula*, *Peripolocetus*, *Archaeobalaena*, *Antwerpibalaena* y *Morenocetus* (Kellog, 1931; Bisconti, 2000; 2003; 2005; Buono *et al.*, 2017; Tanaka *et al.*, 2020; Lavigerie *et al.*, 2020). Existe un registro de balénido para el Oligoceno tardío de Nueva Zelanda (Fordyce, 2002), pero el mismo requiere una descripción formal aún. A pesar de su ocurrencia temprana en el registro fósil, gran parte de la historia evolutiva del grupo está caracterizada por un hiato importante durante la mayor parte del Mioceno (Bisconti, 2003; Buono *et al.*, 2017). En líneas generales, el registro Mioceno está restringido a dos lugares geográficos: Argentina, con *Morenocetus parvus* (Cabrera, 1926; Buono *et al.*, 2017), el balénido más antiguo conocido (Mioceno temprano, Fm. Gaiman), y varios ejemplares asignables a distintos taxones del Mioceno tardío, entre los que se encuentra un nuevo taxón (Fm. Puerto Madryn y Fm. Paraná) (Cozzuol, 1993; 1996; Agnolin & Lucero, 2004; Buono, 2014); y California (USA), con *Peripolocetus vexillifer* (Sharktooth Hill, Mioceno medio; Kellog, 1931; Deméré & Pyenson, 2016). El registro Plioceno es, en cambio, más abundante con al menos cinco géneros extintos (*Balaenella*, *Balaenula*, “*Balaenotus*”, *Archaeobalaena*, *Antwerpibalaena*) y los primeros registros de los géneros con representantes actuales (*Balaena* y *Eubalaena*) (Bisconti 2000; 2003; 2005; Westgate & Whitmore Jr., 2002; Kimura, 2010; Bisconti *et al.*, 2017; Tanaka *et al.*, 2020; Lavigerie *et al.*, 2020).

El ejemplar objeto de estudio en esta tesis constituye el primer esqueleto articulado y con un alto grado de completitud de un misticeto conocido para el Neógeno de Argentina, y el primer balénido fósil conocido a nivel mundial de estas características. Todos estos aspectos hacen del mismo un ejemplar único que permitirá numerosos estudios anatómicos y sistemáticos, en particular de la anatomía postcraneal la cual es escasamente conocida en balénidos extintos.

Por otro lado, este esqueleto articulado brinda una oportunidad única de llevar adelante los estudios tafonómicos propuestos en esta tesina, los cuales se detallan a continuación.

4.2. ESTUDIOS TAFONÓMICOS

4.2.1. TAFONOMÍA DEL BALÉNIDO (CETACEA; MYSTICETI)

4.2.1.1. DESCRIPCIÓN DEL ESQUELETO Y CARACTERÍSTICAS TAFONÓMICAS

Los trabajos realizados durante el trabajo de campo referentes al armado de la grilla, esquema y fotografía ortogonal a la superficie de las parcelas (ver Capítulo 3) permitieron, mediante el análisis computacional realizar el ajuste de las cuadrículas (Fig. 4.1).

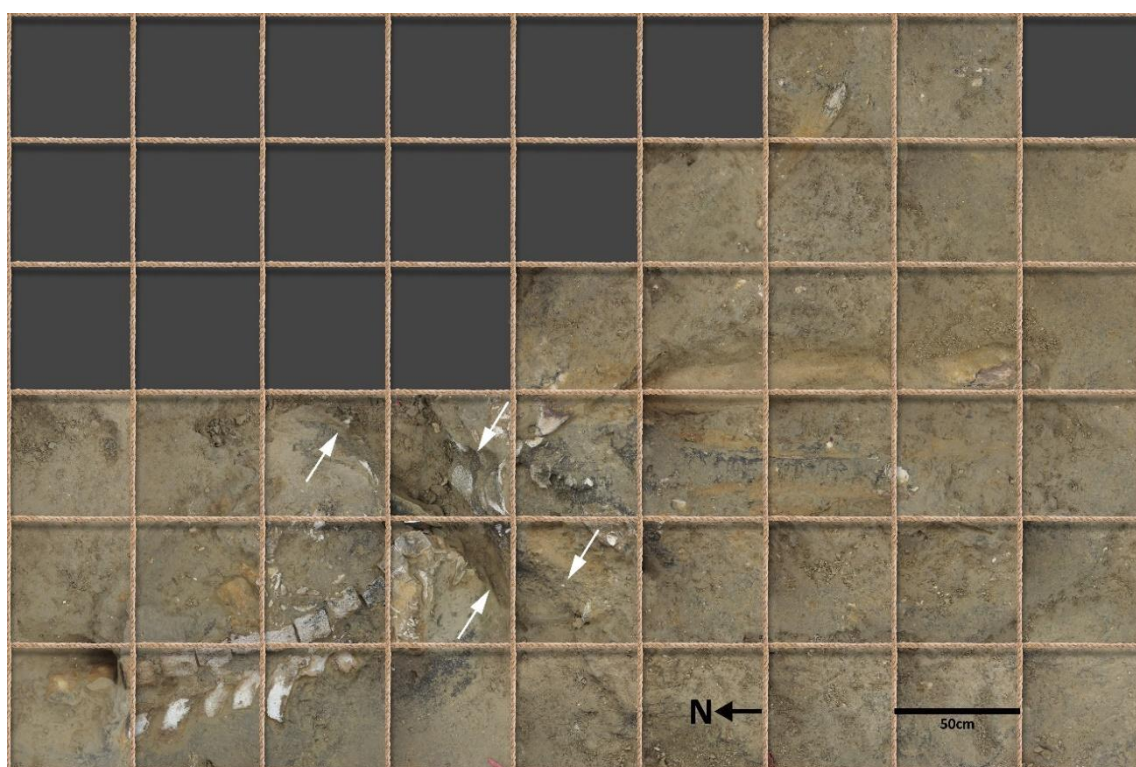


Figura 4.1. Ajuste de cuadrículas en Adobe Photoshop. Las flechas blancas indican el inicio y fin de una cárcava resultado de la erosión constante debido al efecto de las mareas (procesos actuales), dividiendo al balénido en dos bloques bien diferenciados: postcráneo (izq.) y cráneo (der.).

El procesamiento del fotomosaico dio como resultado un mapa del sitio preciso con los contornos de los elementos óseos correctamente delimitados e identificados (Fig. 4.2, 4.3).

DISPOSICIÓN Y FRAGMENTACIÓN. El esqueleto fósil (Fig. 4.3) se encuentra representado por huesos del cráneo, timpano-periótico, mandíbulas (md), maxilas (mx), vértebras, costillas y una escápula fragmentada (Fig. 4.3, 4.4, 4.5, 4.6). En planta, el cráneo yace en posición ventral hacia arriba fundamentado en la exposición de la superficie ventral de las maxilas (evidenciado por la presencia de surcos y forámenes palatales nutricios de las barbas) y en la presencia de huesos del basicráneo (e.g. fragmento del periótico derecho *in situ*). Por su parte, la región postcraneal se encuentra situada sobre su lado derecho (vista lateral) teniendo en cuenta la orientación de las espinas neurales (Fig. 4.3, 4.4F).

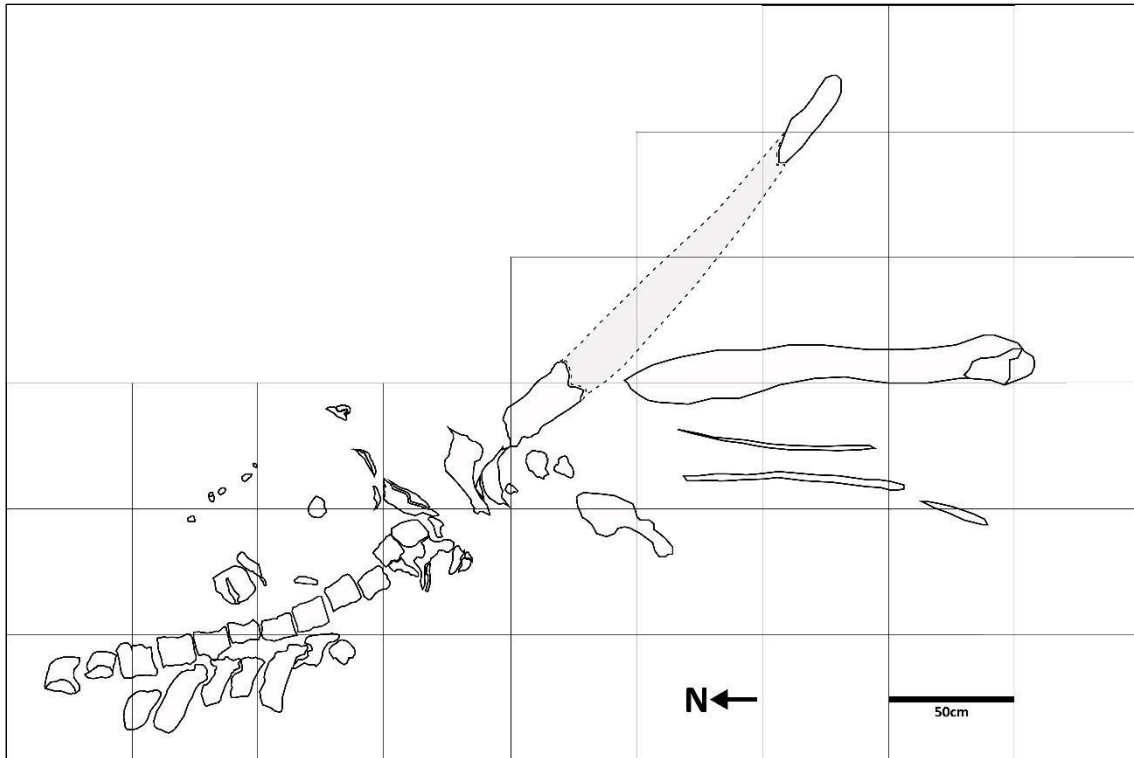


Figura 4.2. Contornos de los elementos óseos

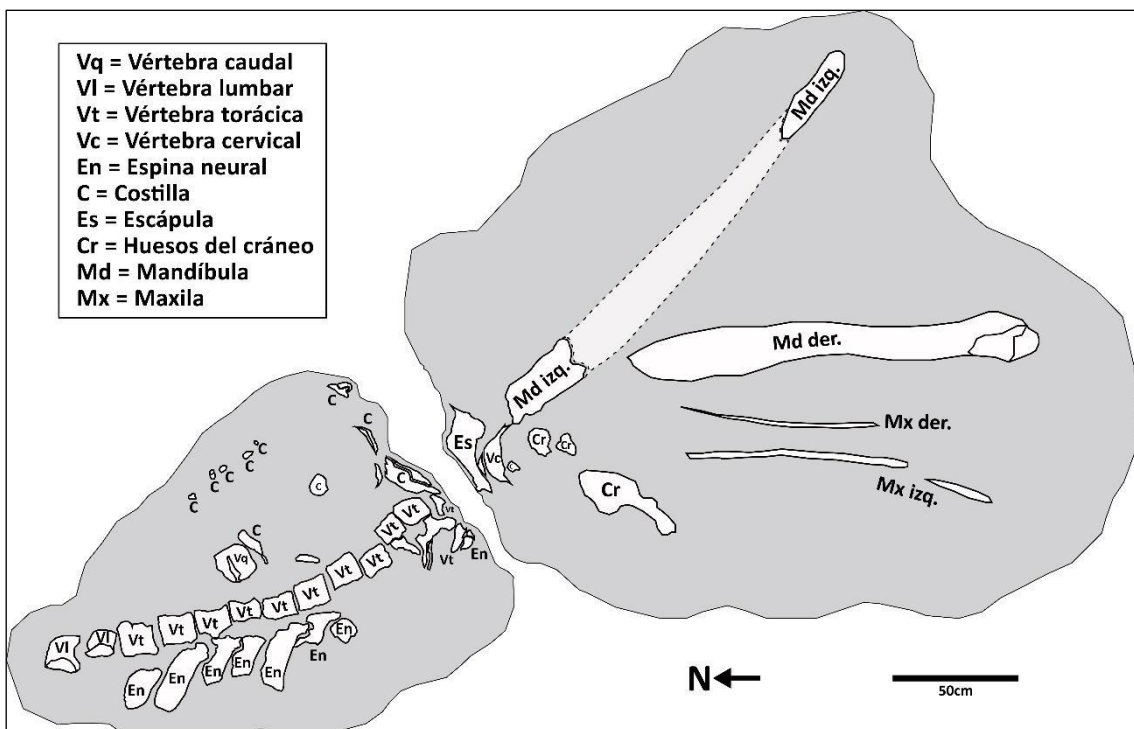


Figura 4.3. Mapa del sitio en donde se señalan los elementos óseos identificados en la cara expuesta.

La mandíbula izquierda se encuentra completa con su sínfisis mandibular preservada (Fig. 4.5B, C), mientras que la mandíbula derecha se halla fracturada en su extremo anterior exhibiendo relleno sedimentario (Fig. 4.5A). Ambas se disponen con su cara interna o medial en planta. Se identifican vértebras cervicales en sección transversal (n=1) (Fig. 4.4E), torácicas (n=12) (Fig. 4.4C), lumbares (n=2) (Fig. 4.4D) y una vértebra caudal (Fig. 4.4A, B), en planta. Se

hallan preservadas las espinas neurales en el caso de algunas vértebras torácicas (Fig. 4.4F) y lumbares, y los procesos transversos en algunas vértebras lumbares. Salvo excepciones, (e.g. vértebra caudal) el eje vertebral está alineado con el cráneo y posee una inclinación de 12° respecto a la horizontal en dirección anteroposterior (cráneo-caudal). En cuanto a las costillas, se observan sus extremos fracturados, probablemente por procesos erosivos actuales (e.g. mareas), emergiendo del sustrato (Fig. 4.4H, I), por lo que se infiere una disposición levemente inclinada en el mismo.

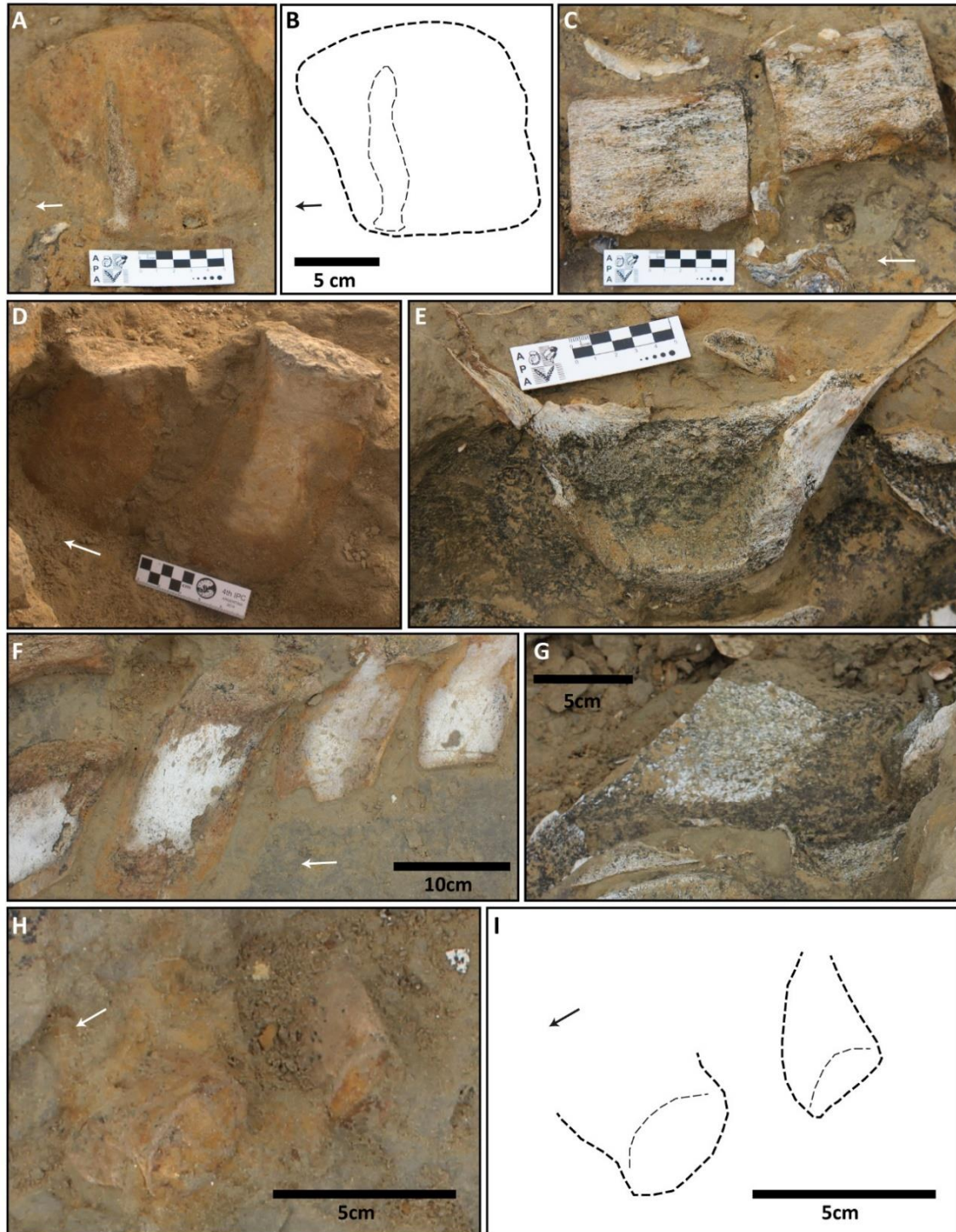


Figura 4.4 (arriba): Vistas de detalle de los elementos óseos del postcráneo identificados. A: vértebra caudal. B: líneas punteadas delimitan el contorno de la vértebra y la base de la espina neural. C: vértebras torácicas con alto grado de alteración superficial debido a procesos meteóricos actuales. D: vértebras lumbares E: vértebra cervical. F: espinas neurales en disposición lateral; nótese la capa externa (blanquecina) del hueso preservada. G: fragmento de escápula H: costillas fracturadas en su extremo distal. I: líneas punteadas delimitan el contorno de las costillas. Flechas indican la dirección del eje anteroposterior (los elementos óseos en E y G se disponen en sección en dirección a la región craneal).

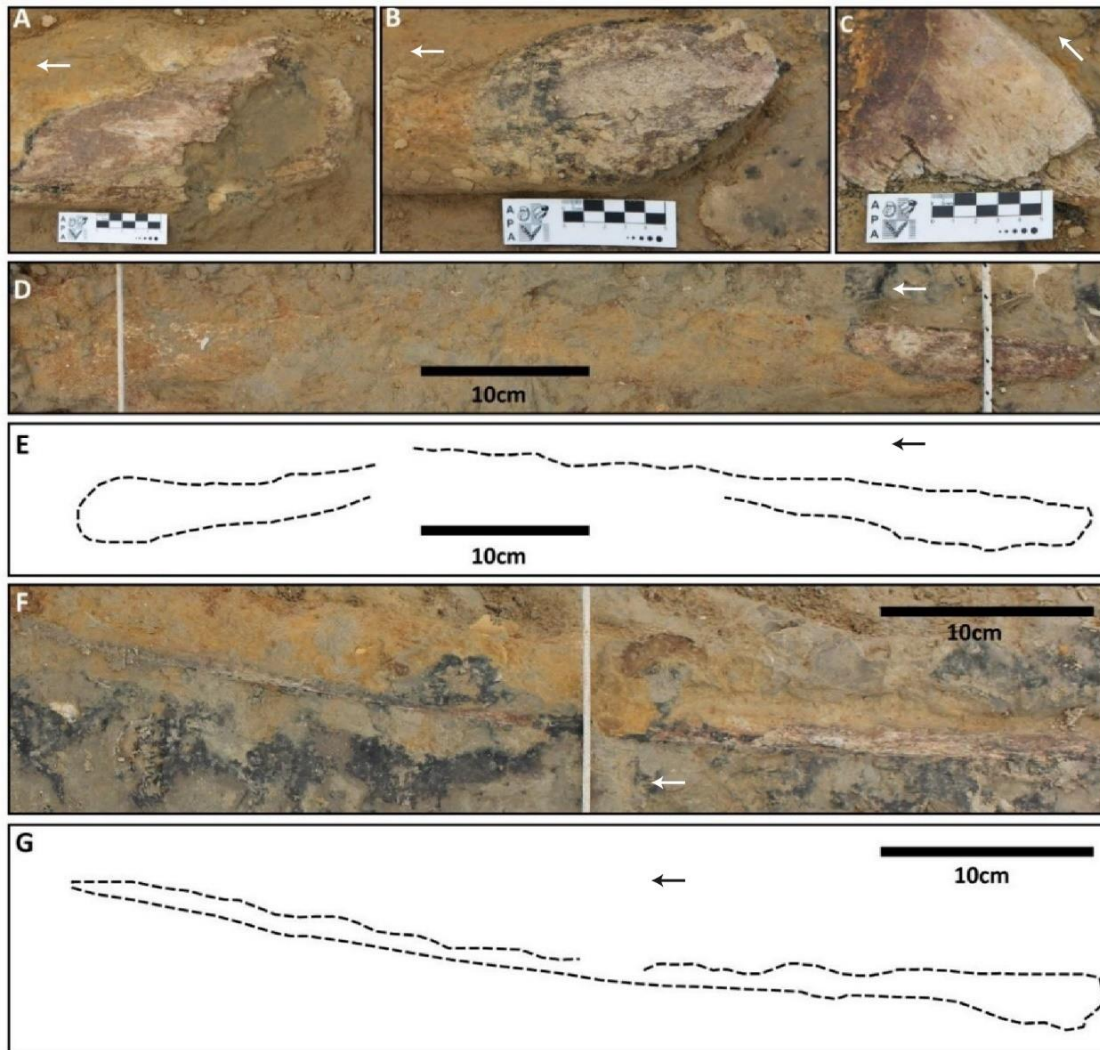


Figura 4.5. A: mandíbula derecha (extremo anterior fragmentado exhibiendo relleno sedimentario). B: sínfisis de la mandíbula izquierda. C: mandíbula izquierda (extremo posterior). D: maxila izquierda. E: líneas punteadas delimitan el contorno de la maxila izquierda. F: maxila derecha. G: líneas punteadas delimitan el contorno de la maxila derecha. Flechas indican la dirección del eje anteroposterior.

ARTICULACIÓN Y ABRASIÓN. El ejemplar se caracteriza por un alto grado de articulación, según la clasificación que propone Behrensmeyer (1991) para vertebrados terrestres, y se sitúa en la categoría 6 (esqueleto articulado) de Cuitiño *et al.* (2019), enfocado en vertebrados marinos. No se observan evidencias de desgaste mecánico y el único elemento óseo desarticulado (i.e. vértebra caudal) (Fig. 4.3, 4.4A, B) permanece en asociación con el resto del ejemplar (categoría

4 de Cuitiño *et al.*, 2019: elementos postcraneales asociados). Las vértebras lumbares y torácicas están dispuestas anatómicamente, fundamentado en comparaciones con esqueletos actuales (Marx *et al.*, 2016 y referencias citadas allí). En líneas generales, los balénidos actuales (e.g. *Balaena mysticetus*) y los Neobalaeninae (e.g. *Caperea marginata*) presentan una serie de costillas caracterizadas por grandes diferencias inter e intraespecíficas tanto en morfología como longitud (Fig. 4.7) (Eschricht & Reinhardt, 1861; Buchholtz, 2011). Teniendo en cuenta que el fragmento de costilla más distante se encuentra a 60 cm del eje vertebral, la totalidad de las costillas del ejemplar en estudio están dentro de los parámetros anatómicos en asociación con las vértebras y, probablemente, articuladas con estas.

COMPLETITUD. Se identificaron 47 elementos esqueléticos preservados en el balénido objeto de estudio, a saber: caja craneana (o huesos del cráneo, computado como un elemento), 2 mandíbulas, 2 maxilas, 1 escápula, 11 costillas, 1 vértebra cervical, 12 vértebras torácicas, 2 vértebras lumbares, 1 vértebra caudal y 7 huesos indeterminados. Así, la relación esquelética cráneo: md: mx: vértebras: costillas: cintura escapular/aleta del ejemplar, sin considerar huesos chevrones, húmero, radio, cubito, falanges, carpales, metacarpales, huesos innominados (vestigio de cintura pélvica y fémures) y huesos indeterminados, es de **1:2:2:16:11:1**.

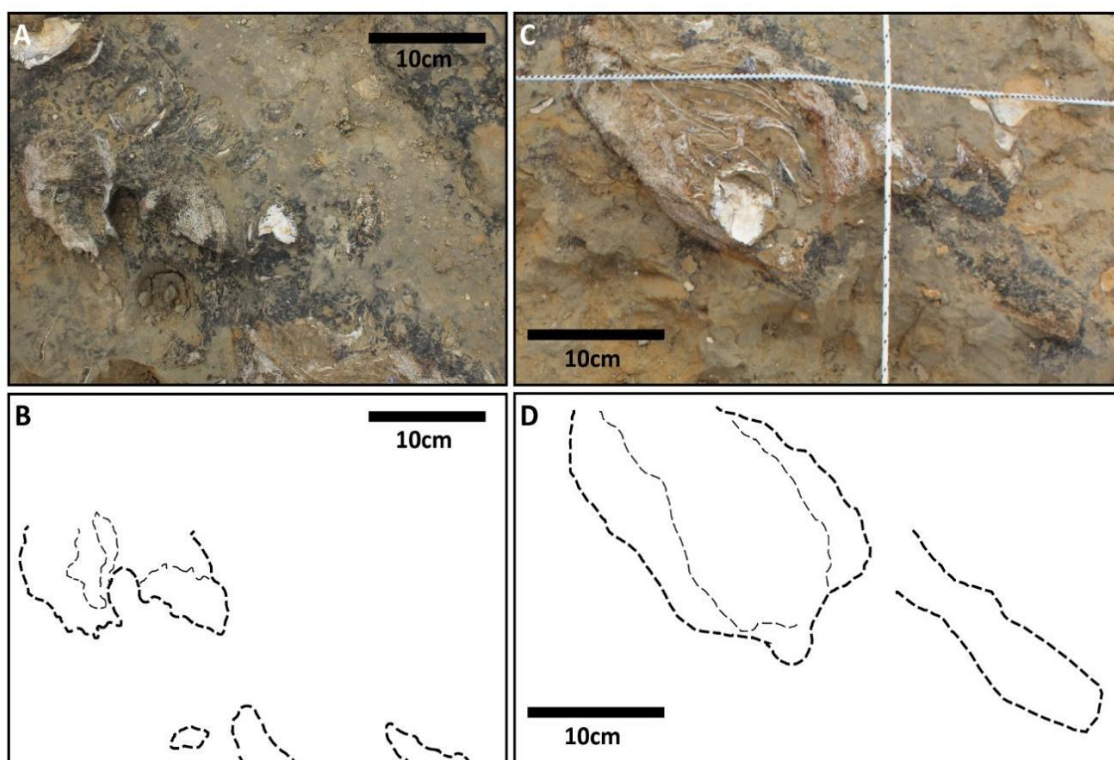


Figura 4.6: A, C: vista en planta de huesos del cráneo (basicráneo; escamoso), nótese el apilamiento de conchillas de bivalvos desarticuladas en C. B, D: líneas punteadas delimitan los contornos de los elementos óseos del cráneo identificados.

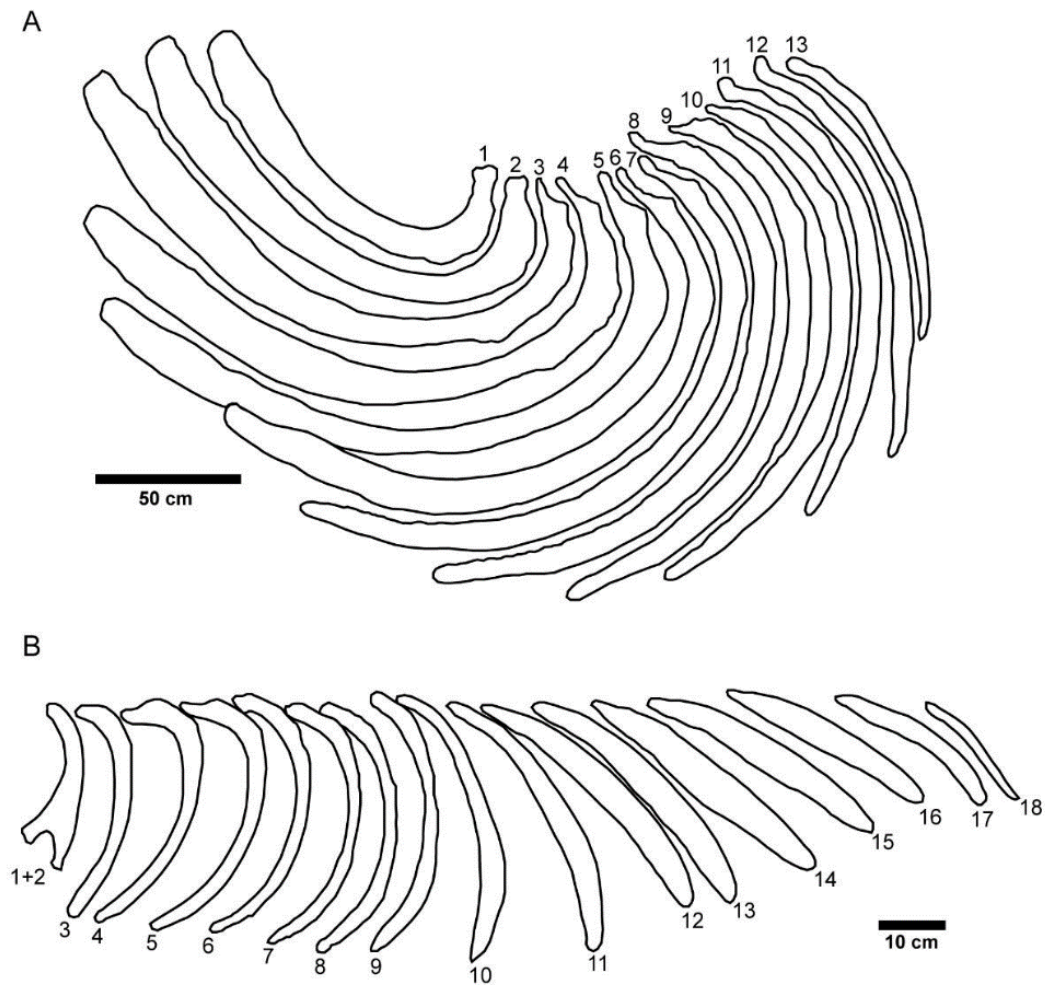


Figura 4.7. A: Serie izquierda de costillas de *Balaena mysticetus* (modificado de Eschricht & Reinhardt, 1861). B: Serie izquierda de costillas de *Caperea marginata* (modificado de Buchholtz, 2010). Nótese la variabilidad morfológica de las costillas.

A modo comparativo, en los balénidos actuales se registran 94 elementos esqueléticos en *Balaena mysticetus* (Eschricht & Reinhardt, 1861) con una relación de vértebras:costillas 55:26; 99 (58:28) en *Eubalaena japonica* (Omura, 1958; Omura *et al.*, 1971); 100 (57:30) en *E. glacialis* y *E. australis* (William C. Cummings, 1985); y 89 (40:36) en el Neobalaeninae *Caperea marginata* (Kemper, 2009; Buchholtz, 2011) (Tabla 4.1). En todos los casos, el número de elementos de la cintura escapular y aleta es de 8.

	Caso de estudio Balaenidae indet.	<i>Balaena mysticetus</i>	<i>Eubalaena japonica</i>	<i>Eubalaena glacialis</i> <i>Eubalaena australis</i>	<i>Caperea marginata</i>
Caja craneana	1	1	1	1	1
Mandíbulas	2	2	2	2	2
Maxilas	2	2	2	2	2
Vértebras	16	55	58	57	40
Costillas	11	26	28	30	36
Miembros Cinturas	1	8	8	8	8
TOTAL	33	94	99	100	89
RELACIÓN	1:2:2:16:11:1	1:2:2:55:26:8	1:2:2:58:28	1:2:2:57:30:8	1:2:2:40:36:8

Tabla 4.1: Elementos óseos presentes en el caso de estudio y en representantes actuales de mysticetos Balaenidae y Neobalaeninae.

Las variaciones observadas dependen del número de vértebras caudales, ya que, en líneas generales el número de vértebras torácicas y lumbares se mantiene constante. Además, no se consideran huesos chevrones, falanges, carpales y huesos innominados (cintura pélvica, fémures). Se puede observar que el caso de *Caperea marginata* es particular, siendo el número total de vértebras muy inferior en comparación con las demás especies tenidas en cuenta (40 vs 55-58), pero con un número superior de costillas (36 vs 26-30). Así, el máximo número de vértebras y costillas por cráneo es 58 (*Eubalaena japonica*) y 36 (*Caperea marginata*), respectivamente, conformando una relación esquelética hipotética máxima de **1:2:2:58:36:8**. Por otro lado, el número mínimo de vértebras y costillas por ejemplar es de 40 (*Caperea marginata*) y 26 (*Balaena mysticetus*), respectivamente, conformando una proporción esquelética hipotética mínima de **1:2:2:40:26:8**.

De esta manera, para el caso de estudio de este trabajo, el cráneo, las mandíbulas y las maxilas se hallan representados en un 100%. Las costillas abarcan un 30,5% del número máximo esperado y un 42,3% del número mínimo esperado (n=16 vs n=58 y n=16 vs n=40, respectivamente). Por otro lado, las vértebras están representadas en un 27,6% en relación con el número máximo esperado y un 40% en comparación con el número mínimo esperado. Por último, los huesos de la cintura escapular y aletas están representados en un 12,5% (Fig. 4.8). Los huesos no incluidos en el análisis (huesos chevrones, falanges, carpales, metacarpales, húmero, radio/cubito, huesos innominados y huesos indeterminados) corresponden a un grupo de elementos óseos con un bajo potencial de preservación, susceptibles a una rápida desarticulación y caracterizados por una pobre supervivencia a lo largo de los procesos bioestratigráficos y fosildiagenéticos (Voohries 1969, Korth 1979, Fernández Jalvo 2016).

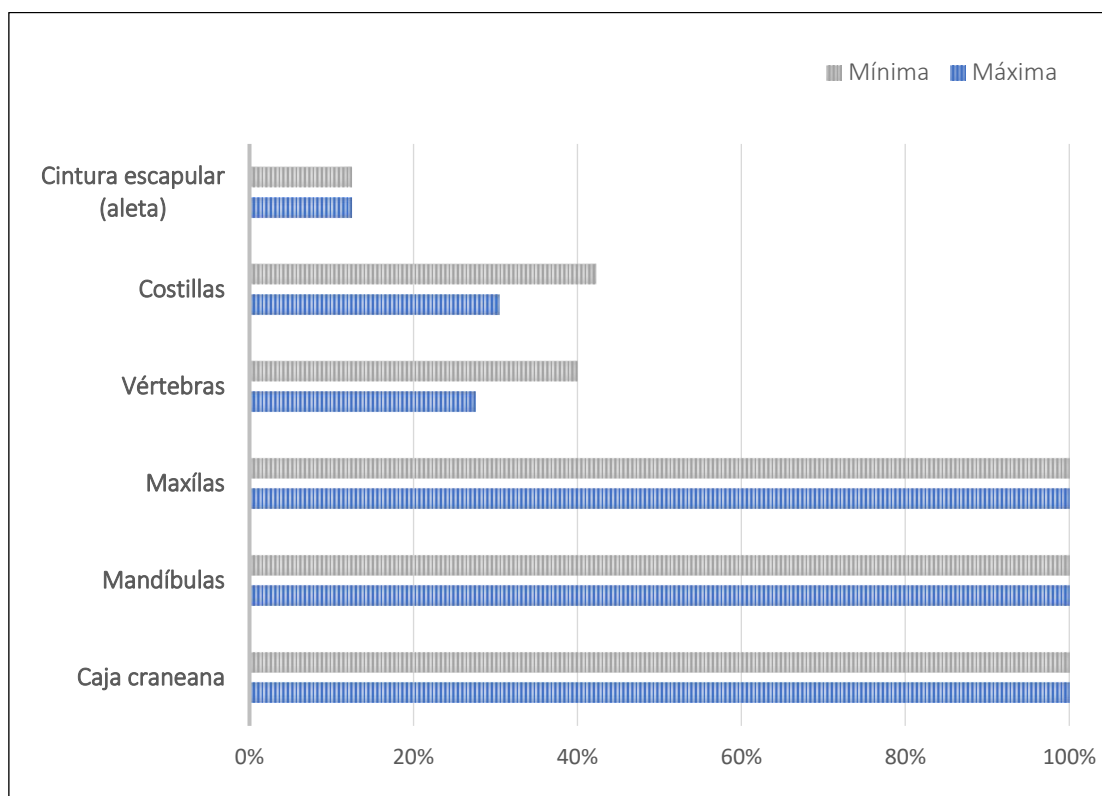


Figura 4.8. Representatividad máxima y mínima de los elementos óseos del balénido en estudio.

METEORIZACIÓN. Parte de los restos se hallan deteriorados significativamente por procesos meteóricos actuales (Fig. 4.4C) debido a la cercanía al mar del nivel portador. La erosión actual constante, producida por el efecto de las olas y mareas, generó una cárcava que separa el cráneo del esqueleto postcraneal (Fig. 4.1), precisamente en la región de las vértebras cervicales, resultando en un incremento de los procesos destructivos. En esa área deberían hallarse huesos de las aletas y cintura escapular (escápula), vértebras cervicales y, probablemente, costillas. Es posible detectar la preservación de la capa externa del hueso en algunas espinas neurales (Fig. 4.4F) indicando una alteración superficial baja de los elementos óseos previa al enterramiento del ejemplar. Sin embargo, durante el destape del esqueleto no se ha identificado esta capa en otros elementos óseos, de manera que es posible inferir una situación intermedia, donde la meteorización previa al sepultamiento estuvo presente afectando a gran parte del balénido.

BIOEROSIÓN E INCRUSTACIÓN. No se observan marcas de predación o carroñeo en las caras expuestas de los restos esqueléticos. De la misma manera no se registran evidencias de bioerosión e incrustación sobre los mismos. Sin embargo, cabe aclarar que, la futura preparación del esqueleto en laboratorio puede permitir la observación de estos atributos en las superficies óseas que no fueron posible relevar en el trabajo de campo.

4.2.2. TAFONOMÍA DE LA FAUNA DE INVERTEBRADOS ASOCIADA

El nivel portador del balénido contiene invertebrados (n=151) en las inmediaciones del ejemplar, de características epifaunales y filtradores, entre los que se destacan bivalvos, braquiópodos y cirrípedos. Esta asociación se caracteriza por la abundancia de cf. *Ostrea alvarezii* d'Orbigny, 1842 (52%), *Amusium paris* (del Rio, 1992) (19%) y ostras indeterminadas (17%). En menor proporción se registran cf. *Ostrea patagonica* d'Orbigny, 1842 (7%), pectínidos del género *Aequipecten* (2%), cirrípedos balanomorfos (2%) y braquiópodos terebratulídeos del género *Pachymagas* (1%) (Fig. 4.9, 4.10A).

4.2.2.1. RELEVAMIENTO TAFONÓMICO

El relevamiento tafonómico de los invertebrados asociados sobre cada una de las cuadrículas permitió cuantificar las características preservacionales de los invertebrados fósiles asociados (ver Capítulo 7 - Anexos). Se contabilizaron 151 individuos con un empaquetamiento disperso a suelto (*sensu* Kidwell & Holland, 1991). En líneas generales, los bivalvos se presentan con una fragmentación baja (46%), notándose un alto porcentaje de ejemplares completos (41%) y casi siempre desarticulados (94%) (Fig. 4.10B, D).

La ausencia de interferencia entre conchillas permitió medir la orientación en corte, observándose un 67% de las valvas dispuestas paralelas al plano de estratificación, mientras que un 20% se orientan en forma oblicua y el 13% restante yacen en posición vertical (Fig. 4.10E). Adicionalmente, sobre las valvas paralelas al plano se determinó que un 42% se presentan convexas hacia arriba, mientras que un 30% se disponen cóncavas hacia arriba, no pudiéndose determinar este atributo en el 28% restante. Así, de la totalidad de las valvas donde se pudo determinar la orientación, el 59% se disponen convexas hacia arriba mientras que el 41% restante se disponen cóncavas hacia arriba (Fig. 4.11A). La orientación azimutal del eje dorsoventral de las valvas muestra una distribución polimodal (n=100; Fig. 4.11B). Del total de los bivalvos, no fue posible discernir entre valvas izquierdas o derechas en la mitad de los ejemplares. De todas maneras, en aquellas que se pudo identificar (n=72), el 65% corresponden a valvas derechas mientras que el 35% restante a valvas izquierdas (Fig. 4.10F). Las proporciones medidas de la orientación en corte y de la presencia de valvas izquierdas o derechas, fueron evaluados mediante pruebas de chi-cuadrado. En el primer caso los resultados no muestran diferencias significativas ($p\text{-valor} > 0,05$) mientras que en el segundo caso las diferencias son significativas ($p\text{-valor} < 0,05$) (ver Capítulo 7 - Anexos).

La bioerosión presente es relativamente baja, observándose que en el 32% de los casos está ausente y en otro 32% la misma es leve (Fig. 4.12A). Además, sobre los ejemplares que presentan bioerosión, ésta se encuentra distribuida en ambas superficies (externa e interna) de las valvas (Fig. 4.12B). Por otro lado, en la figura 4.13 se observa la distribución de tamaños de las valvas, medidos como longitud máxima del eje dorsoventral, en donde se observa una dominancia de las clases de tamaños de 32-64mm y 64-128mm.

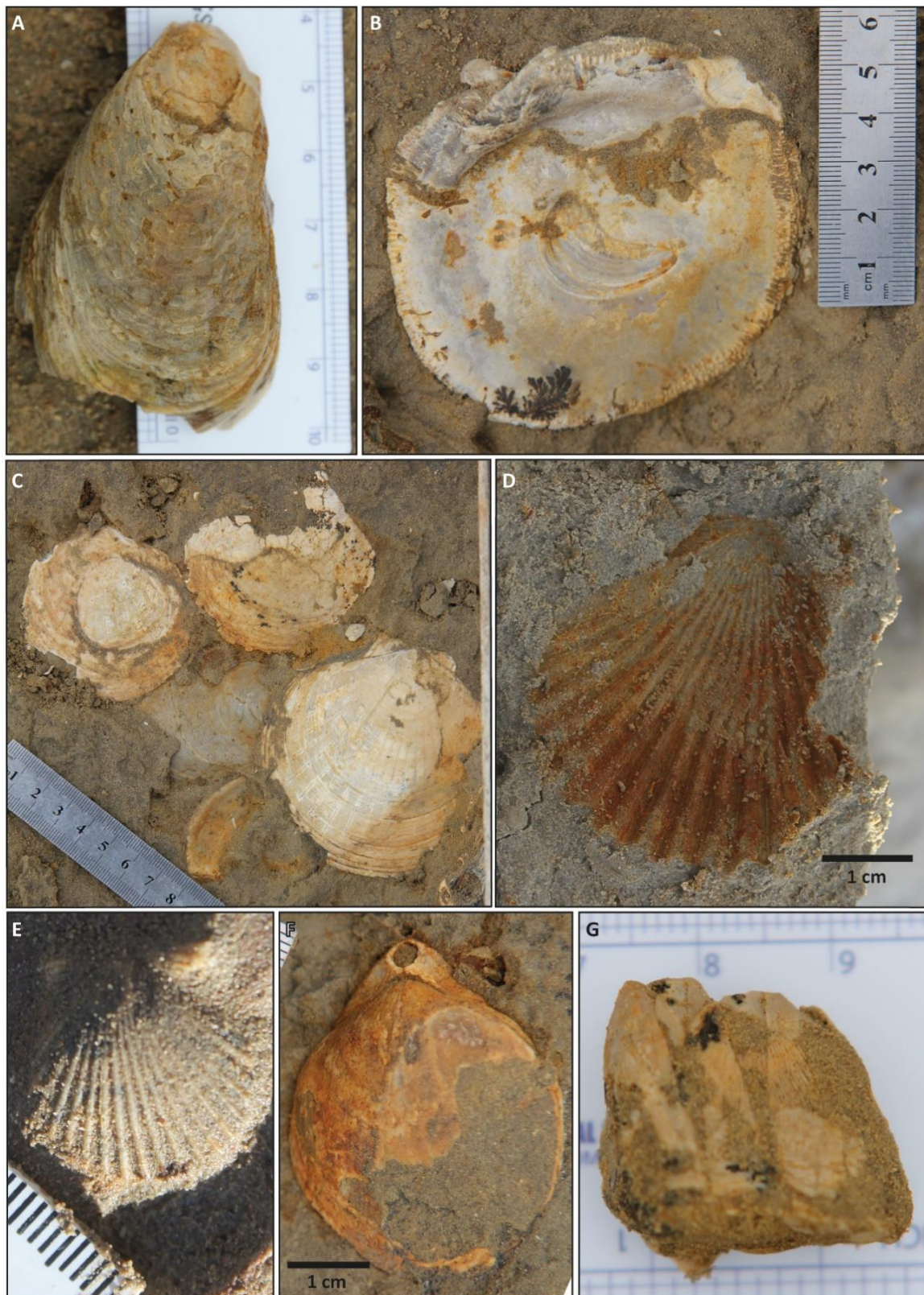


Figura 4.9. Invertebrados fósiles asociados al balénido. A: cf. *Ostrea alvarezi*, valva izquierda (vista externa). B: cf. *Ostrea patagonica*, valva derecha (vista interna). C: *Amusium paris* (vista externa). D-E: *Aequipecten* sp. (vista interna y externa, respectivamente). F: braquiópodo terebratúlido en vista dorsal (*Pachymagas* sp.). G: muralla de cirripedio balanomorfo en vista lateral.

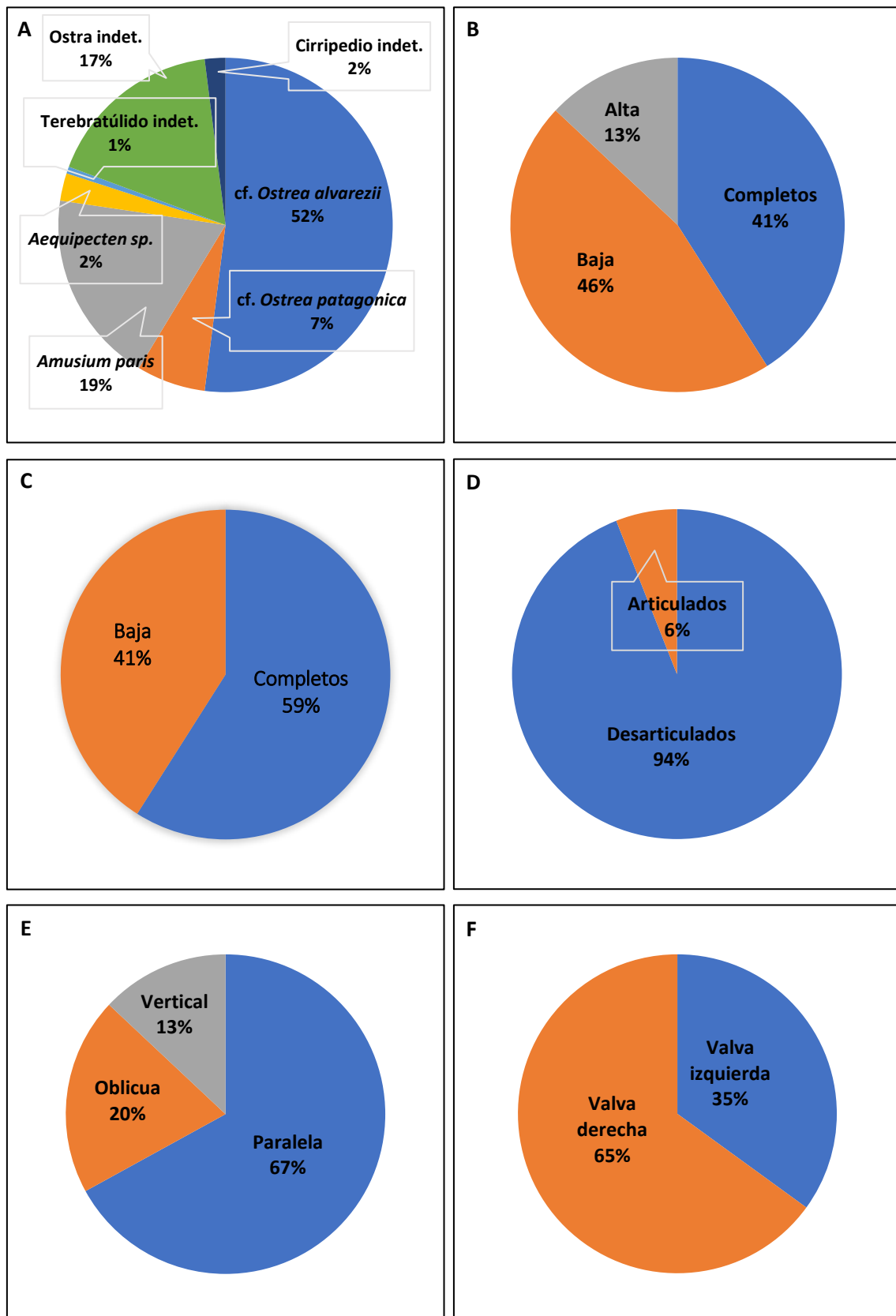


Figura 4.10. Atributos tafonómicos medidos en los invertebrados asociados al esqueleto de la ballena. A: Abundancia relativa (N=150). B: Fragmentación (N=150). C: Fragmentación en pectínidos (i.e. *Amusium paris*, *Aequipecten* sp.; N=32). D: Articulación (N=149). E: Orientación en corte (N=150). F: Presencia de valva izquierda o derecha (N=76, p -valor < 0,05: diferencias significativas). Ver Capítulo 7 (Anexos).

La asociación de icnogéneros de perforantes está dominada por *Entobia* isp. (38%) y *Gastrochaenolites* isp. (32%). En menor proporción se registran *Maeandropolydora* isp. (20%), estructuras ramificadas indeterminadas (8%) y *Oichnus* isp. (2%) (Fig. 4.14; 4.15A-E). Por otro lado, se ha detectado que la incrustación es baja, estando ausente en el 92% de los casos. Cuando está presente (8% restante) se encuentra representada por briozoos (Fig. 4.15F) y cirripedios.

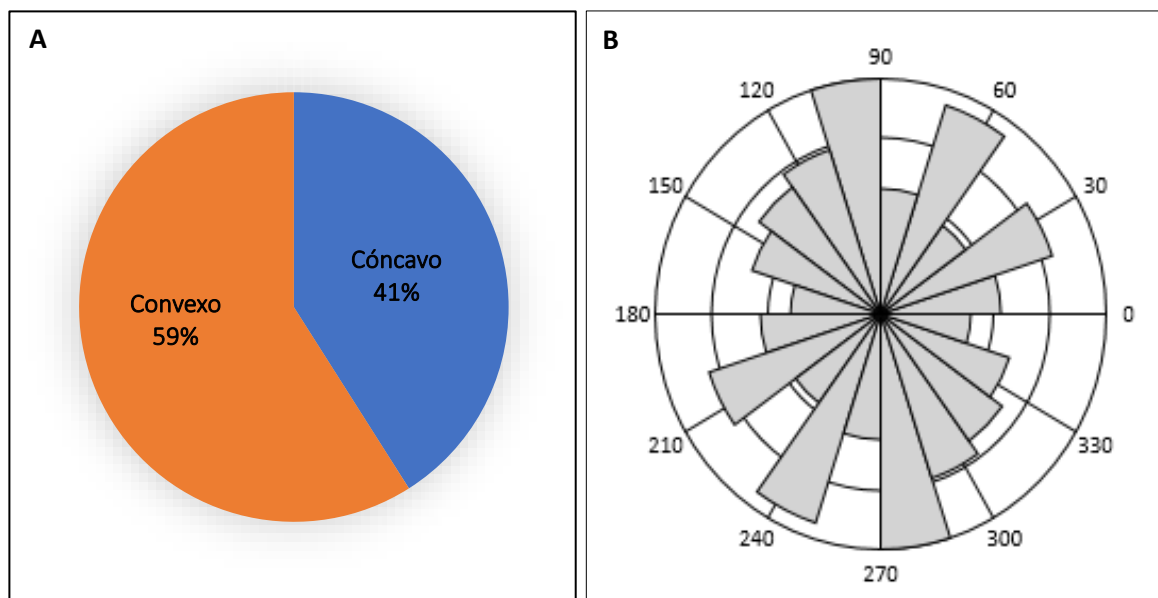


Figura 4.11. Atributos tafonómicos medidos en los invertebrados asociados al esqueleto de la ballena (continuación). A: cóncavo/convexo (N=109, p -valor > 0,05: diferencias no significativas). Diagrama de roseta mostrando la orientación azimutal del eje dorsoventral de los bivalvos fósiles (N=100, p -valor > 0,05; ver ANEXOS).

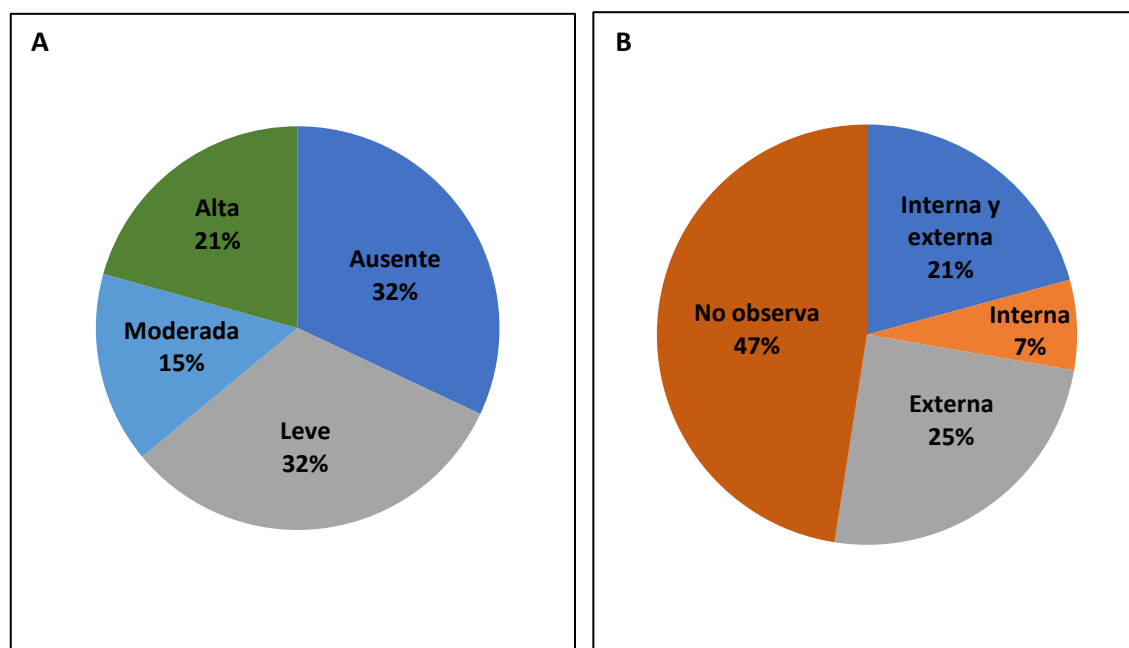


Figura 4.12. A: Bioerosión (N=150). B: Presencia de bioerosión en la superficie externa, interna o ambas de las valvas (N=52).

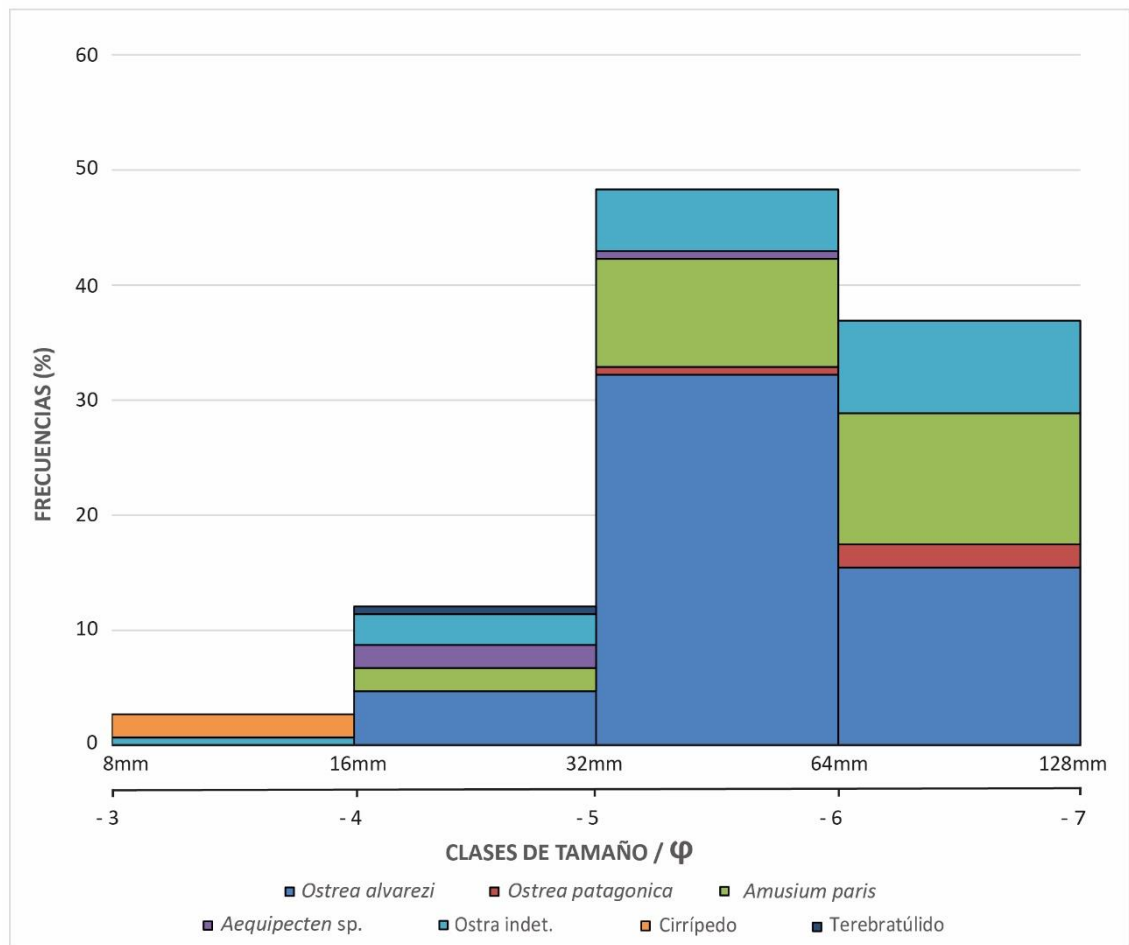


Figura 4.13. Longitud máxima del eje dorsoventral de los invertebrados fósiles.

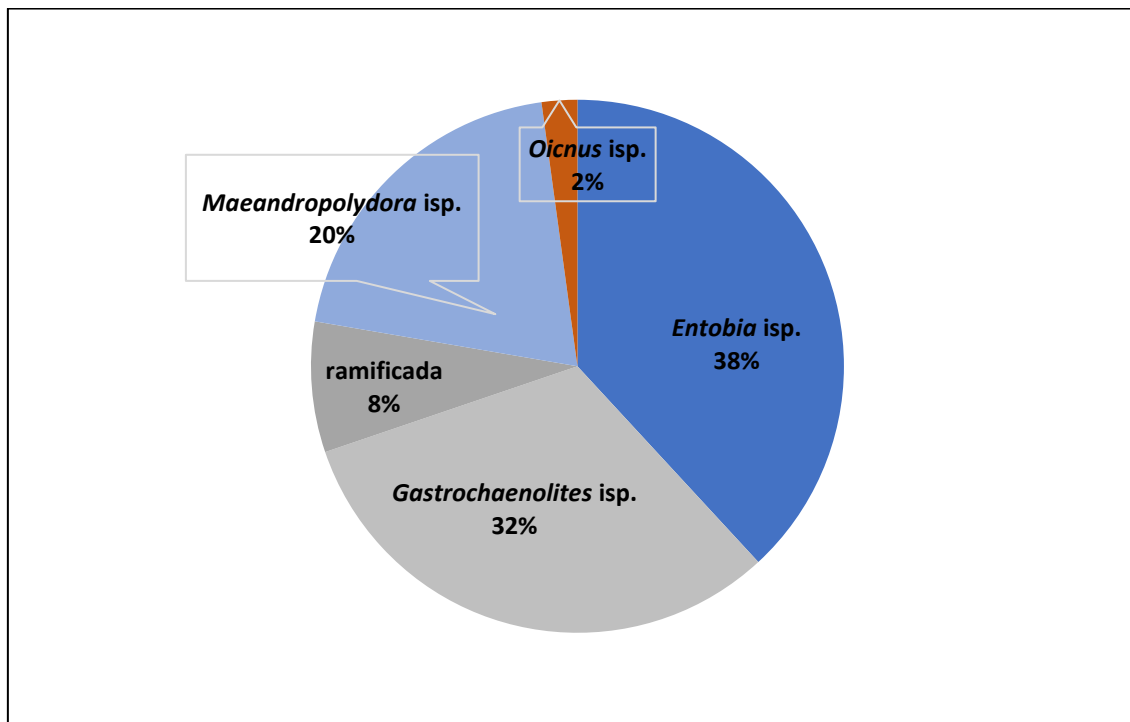


Figura 4.14. Proporción de icnogéneros registrados sobre los invertebrados relevados (N=140).

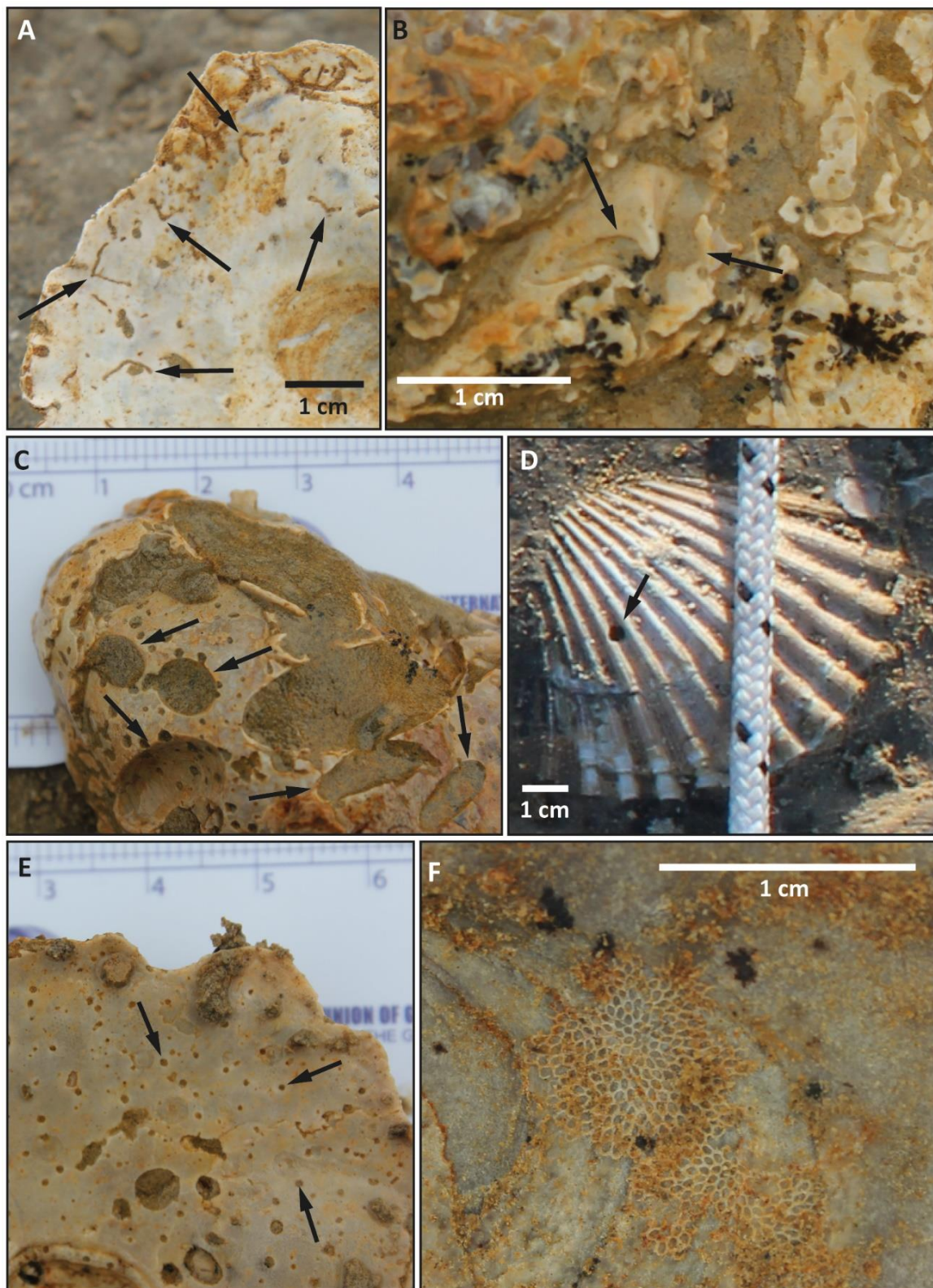


Figura 4.15. Trazas de bioerosión e incrustantes observados sobre conchillas de invertebrados. A: estructura ramificada indeterminada. B: *Meandropolydora* isp. C: *Gastrochaenolites* isp.: D: *Oichnus* isp. E: *Entobia* isp. F: incrustación (Bryozoa, Cheilostomata).

4.3. CONTEXTO SEDIMENTOLÓGICO

4.3.1. DESCRIPCIÓN SEDIMENTOLÓGICA DE LA SECCIÓN DE PUNTA BUENOS AIRES

En el sitio de estudio, la Formación Puerto Madryn presenta un espesor de 20 metros y se compone de una alternancia de bancos arenosos, bioclásticos y pelíticos, con variable proporción de ceniza volcánica. Aunque la base de la unidad no aflora en el sitio de estudio, de acuerdo a observaciones en sitios cercanos como el extremo de la Punta Buenos Aires y en la Punta Quiroga donde la base de la Formación Puerto Madryn fue observada, se estima que los niveles aflorantes corresponden a la parte inferior de la unidad.

En base a los rasgos sedimentológicos descriptos en el campo, la sucesión de la Formación Puerto Madryn en la localidad estudiada fue dividida en 6 niveles (Figs. 4.16; 4.17), que se describen a continuación:

NIVEL 1. Consiste en 1,2 metros de areniscas finas bioclásticas, con empaquetamiento denso y totalmente bioturbadas. Su base es neta y apoya sobre la Superficie 1, la cual se encuentra bioturbada por *Thalassinoides* isp. (Fig. 4.18A). El contenido de invertebrados fósiles es muy abundante y diverso, siendo las ostras (i.e. cf. *Ostrea alvarezi*, cf. *Ostrea patagonica*) el elemento dominante. Acompañan pectínidos y braquiópodos terebratulídeos. Presenta un arreglo general granodecreciente y pasa en transición hacia arriba al Nivel 2.

NIVEL 2. Consiste en casi 10 metros de areniscas muy finas y finas, algo fangosas, totalmente bioturbadas, con abundante y diverso contenido de invertebrados fósiles con empaquetamiento suelto. Las trazas fósiles identificadas corresponden a *Protovirgularia* isp., *Scolicia* isp., *Cylindrichnus* isp., *Chondrites* isp., *Asterosoma* isp., *Siphonichnus* isp. y *Thalassinoides* isp. Entre los invertebrados se reconocen ostras (i.e. cf. *Ostrea alvarezi*, cf. *Ostrea patagonica*), pectínidos (i.e. *Amusium paris*; *Aequipecten paranensis*), briozoos, cirripedios, crustáceos decápodos y braquiópodos (*Pachymagas* sp.). Adicionalmente, este nivel preserva relativamente escasos restos de vertebrados, tales como dientes de tiburón, restos de peces óseos, una tortuga marina y el balénido aquí descripto, distribuidos en diferentes horizontes del mismo. Se destacan delgados niveles (10 cm) con mayor empaquetamiento de bioclastos, incluso formando estructuras de interferencia.

NIVEL 3. Consiste en un delgado nivel (0,5 metros) de pelitas masivas grises. Su base es gradacional respecto del nivel anterior mientras que su techo está truncado por el nivel sobreyacente (Superficie 2). Se destaca la bioturbación por *Chondrites* isp. y no se registraron fósiles.

NIVEL 4. Consiste de aproximadamente 3 metros de areniscas finas a muy finas blanquecinas, ricas en ceniza volcánica, con un arreglo general granodecreciente. Están totalmente bioturbadas, y se destaca la presencia de *Chondrites* isp. Adicionalmente se identifican trazas fósiles que corresponden a *Protovirgularia* isp., *Asterosoma* isp. y *Helicodromites* isp. En su parte inferior se reconocieron escasos invertebrados fósiles indeterminados, de empaquetamiento suelto. Su base es neta y se encuentra bioturbada por grandes galerías de hasta 20 cm de diámetro (¿*Thalassinoides* isp?). Los icnogéneros representados en la base de este nivel pueden asignarse a una suite sustrato controlada del tipo *Glossifungites*. Sobre el contacto basal se registran intraclastos del nivel inferior. Su techo es gradual con el nivel suprayacente.

NIVEL 5. Consiste en areniscas muy finas que hacia arriba gradan a pelitas grises, bioturbadas, en las que se destaca la presencia de trazas asignables a *Chondrites* isp. y *Helicodromites* isp. El nivel culmina con una superficie irregular (Superficie 3) que lo separa del siguiente nivel. No se registran fósiles corpóreos.

NIVEL 6. Consiste en areniscas finas blanquecinas ricas en ceniza volcánica, bioturbadas, con arreglo granodecreciente. Base neta y bioturbada por *Thalassinoides* isp. correspondiente a la Superficie 3. Contiene escasos fósiles, entre los que se destaca *Panopea* sp. articuladas y en posición de vida. Hacia el tope se registra *Helicodromites* isp. en abundancia.

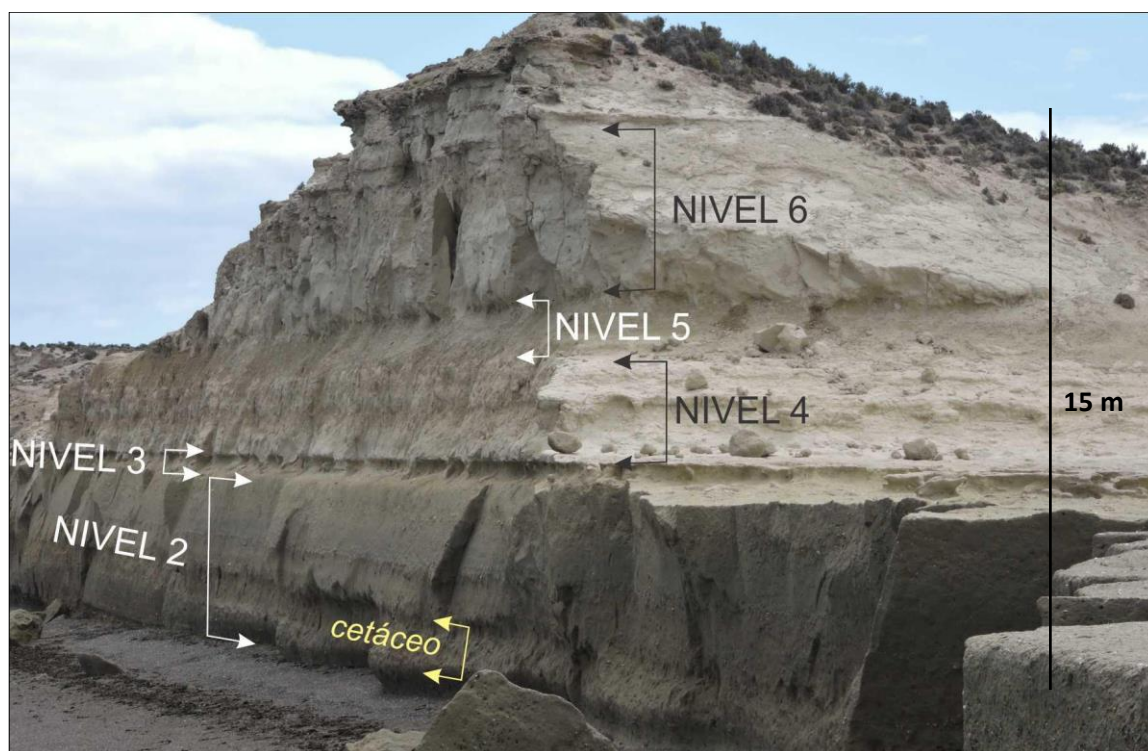
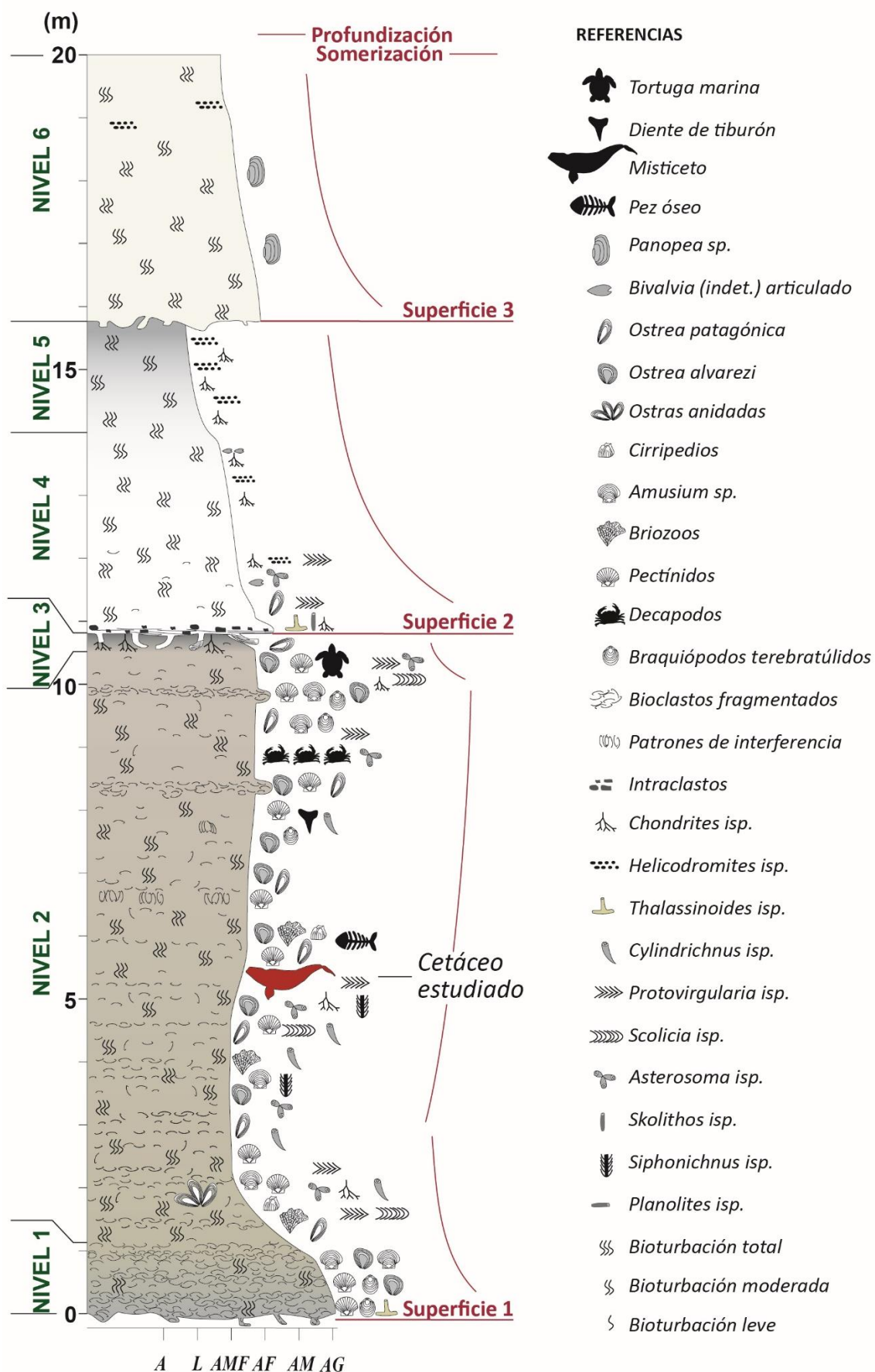


Figura 4.16. Formación Puerto Madryn en el sitio estudiado (Punta Buenos Aires). Se señalan con flechas los niveles representados en la imagen. El Nivel 1 yace cubierto por sedimentos de playa.



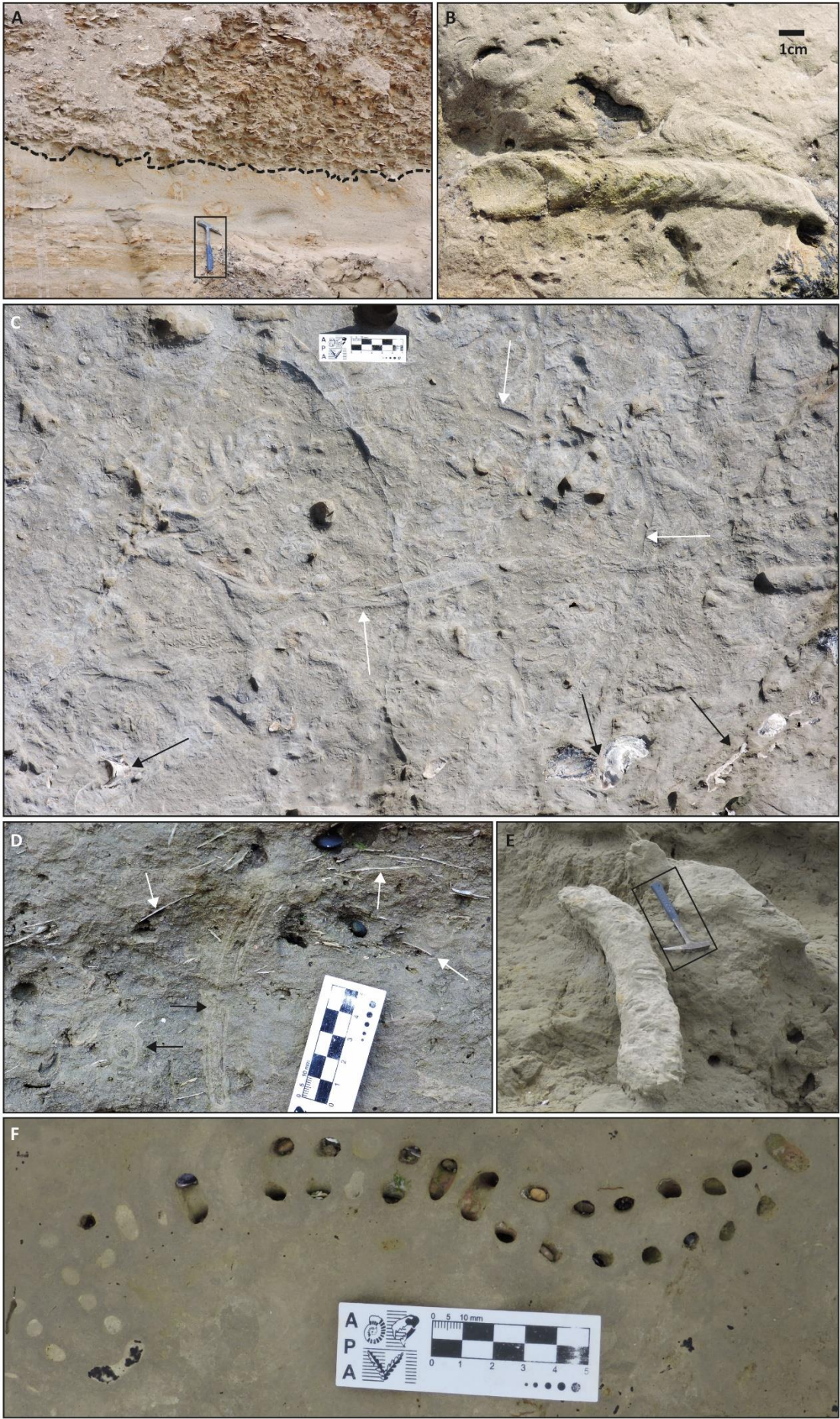


Figura 4.18 (arriba). Detalle de los niveles. A: vista en sección de la base neta (Superficie 1) del nivel 1 (línea punteada), mostrando bioturbación por *Thalassinoides* isp.; nótese el empaquetamiento denso de invertebrados fósiles (piqueta geológica encuadrada de escala). B: nivel 2; *Protovirgularia* isp. en planta. C: nivel 2; vista en planta de areniscas fangosas mostrando trazas fósiles con alto grado de entrecruzamiento (flechas blancas) y ostras indeterminadas (flechas negras). D: nivel 2; vista en sección de trazas fósiles (flechas negras: ¿*Cylindrichnus* isp.? hacia la derecha; *Asterosoma* isp. hacia la izquierda) y bioclastos subhorizontales, dominados por pectínidos (flechas blancas). E: contacto entre los niveles 3 y 4 (Superficie 2), mostrando trazas de gran porte (¿*Thalassinoides* isp.?); piqueta geológica encuadrada de escala. F: nivel 5; vista en planta de fangolitas con *Helicodromites* isp.

En localidades próximas a la de este estudio, por sobre el Nivel 6, la Formación Puerto Madryn continúa con aproximadamente 5 metros de depósitos marinos bioturbados de plataforma, que a su vez son truncados por una superficie erosiva sobre la que yacen 4 metros de areniscas con estratificación entrecruzada. Este último paquete se interpreta como depósitos de canales de marea, lo que representa una brusca somerización del sistema sedimentario. La sucesión culmina con depósitos aluviales cuaternarios.

Las observaciones de secciones delgadas permitieron identificar abundancia de plagioclasa, cuarzo y líticos volcánicos. Además, en algunos cortes se registran anfíboles, espículas de esponjas, trizas vítreas y diatomeas aisladas. Los granos son en general desde angulares a subangulares. Los Niveles 4 y 6 muestran abundante ceniza volcánica. En líneas generales, a lo largo del nivel 2 se identifica una matriz fina de arcilla y vidrio volcánico y, particularmente en el horizonte portador, se observa poco contenido de ceniza volcánica y abundantes plagioclasas.

4.3.2. DESCRIPCIÓN DE DETALLE DEL HORIZONTE PORTADOR

El horizonte portador (i.e. el espesor sedimentario que ocupa el espécimen) del balénido en estudio yace a aproximadamente 4 metros sobre la base del Nivel 2 anteriormente descripto (Fig. 4.17). El horizonte portador se compone de areniscas finas fangosas, en las cuales no es posible diferenciar rasgos de estratificación, dado que su base y techo son transicionales respecto a los sedimentos que yacen por debajo y por arriba del mismo. El horizonte, al igual que los sedimentos infra y suprayacentes, se encuentra totalmente bioturbado, dominado por trazas tales como *Protovirgularia* isp., *Asterosoma* isp. y *Siphonichnus* isp., con algunos *Chondrites* isp., los cuales pueden asignarse a una icnofacies de *Cruziana*. El contenido de invertebrados fósiles del horizonte portador es muy diverso y abundante (ver sección 4.2.2). En líneas generales, estos invertebrados fósiles muestran un empaquetamiento suelto con algunas excepciones en delgados niveles de 10cm de espesor donde se halla un empaquetamiento denso de bioclastos formando estructuras de interferencia.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1. AMBIENTE DEPOSITACIONAL

5.1.1. EVOLUCION PALEOAMBIENTAL

Se reconoce para la Formación Puerto Madryn la presencia de tres fases de depositación: una fase inferior Transgresiva, una fase de Máxima Inundación y una fase superior Regresiva (Cuitiño *et al.*, 2017). Durante la Fase Transgresiva y de Máxima Inundación los paleoambientes han sido interpretados como plataforma media o interna influenciada por tormentas mientras que en la fase regresiva se interpretan depósitos de *shoreface* y estuarios con subambientes de planicies de marea, canales de marea y barras submareales, como así también plataforma somera interna, en ambientes dominados alternadamente por oleaje y mareas (Scasso & del Río 1987; del Río *et al.*, 2001; Cuitiño *et al.*, 2017).

El intervalo de la Formación Puerto Madryn analizado con detalle en este trabajo comprende fundamentalmente areniscas finas a muy finas altamente bioturbadas, con variable contenido bioclástico e intercalaciones de bancos pelíticos, además de un variable contenido de ceniza volcánica. Además, el nivel analizado posee un grado intenso de bioturbación resultando en una sucesión relativamente homogénea, con estratificación difusa y sin estructuras sedimentarias físicas. Asimismo, esta última observación ha sido señalada por Scasso & del Río (1987) para los últimos metros de los niveles “Patagonienses” (techo de la Fm. Gaiman) y al inicio de los niveles “Entrerrienses” (atribuidos a la base de la Fm. Puerto Madryn). De acuerdo con las características sedimentológicas observadas, y a la correlación con otras localidades en la Península de Valdés (e.g. Punta Quiroga), se estima que los niveles aquí estudiados corresponden a la parte inferior de la Formación Puerto Madryn, aproximadamente en la fase Transgresiva y/o de Máxima Inundación.

La ausencia de estructuras sedimentarias físicas es interpretada aquí como consecuencia del alto grado de bioturbación, lo cual indicaría una tasa de sedimentación moderada, dando tiempo suficiente a los organismos bentónicos para disturbar completamente el sustrato. En líneas generales, las trazas fósiles presentes a lo largo de la columna corresponden a la icnofacies de *Cruziana* (e.g. *Asterosoma* isp., *Thalassinoides* isp., *Chondrites* isp., *Cylindrichnus* isp., *Helicodromites* isp., *Scolicia* isp., *Protovirgularia* isp.) con la presencia de expresiones distales de la icnofacies *Skolithos* (e.g. *Skolithos* isp., *Planolites* isp., *Siphonichnus* isp.), sugiriendo fondos oxigenados, poco profundos y salinidad marina normal (MacEachern & Bann, 2008). La icnofacies de *Cruziana* suele encontrarse asociada a ambientes marinos de energía moderada a baja, fondos suaves y salinidad normal, entre el nivel de base de olas de buen tiempo y el nivel de base de olas de tormenta (plataforma interna). De todas maneras, expresiones proximales de esta icnofacies (e.g. *Cylindrichnus* isp., *Planolites* isp., *Asterosoma* isp., *Thalassinoides* isp., *Chondrites* isp.) pueden hallarse en ambientes de *shoreface* inferior controlados por variaciones en las condiciones del oleaje y la posición del nivel de base de olas de buen tiempo (Tabla 5.1).

Ichnogénero	Paleoambiente	Clasificación etológica	Productores	Referencias
SOBRE EL SEDIMENTO				
<i>Asterosoma</i>	Marino somero	<i>FODINICHNIA</i> ; estructura de alimentación de organismos vermiformes depositívoros	Crustáceos decápodos	Bromley & Uchman, 2003; Schlirf, 2000
<i>Chondrites</i>	Offshore - zona abisal, facies transicionales	<i>FODINICHNIA</i> ; galerías de organismos infaunales detritívoros o quimiosintéticos.	Sipuncúlidos, poliquetos o bivalvos	Mángano et al., 2002; Kotake, 1991
<i>Cylindrichnus</i>	Marino somero	<i>DOMICHNIA</i> ; estructura de habitación de organismos depositívoros o detritívoros	Poliquetos	Bromley & Uchman, 2003; Belaústegui & Gibert, 2009
<i>Helicodromites</i>	Marino somero y profundo, baja energía	<i>FODINICHNIA</i> ; estructura de alimentación de organismos depositívoros vermiformes	Poliquetos, organismos "worm-like"	Baldwin & McCave, 1999
<i>Planolites</i>	Marino somero, profundo, salobres y ambientes continentales	<i>FODINICHNIA</i> ; estructura de alimentación de organismos depositívoros	Poliquetos	Pemberton et al., 2001; Pemberton & Frey, 1982
<i>Protovirgularia</i>	Marino somero y profundo	<i>REPICHNIA</i> ?; estructura de locomoción atribuible al pie de los moluscos	Bivalvos y escafópodos	Mángano et al., 2002; Seilacher & Seilacher, 1994
<i>Scolicia</i>	Marino somero y profundo	<i>PASCICHNIA</i> ; estructura de pastoreo de organismos depositívoros	Equinodermos irregulares (<i>Spatangus</i>)	Uchman, 1995; Buatois et al., 2003a; Bromley & Asgaard, 1975
<i>Siphonichnus</i>	Llanura de marea inferior, ambiente deltaico	<i>FUGICHNIA</i> ?; estructura de equilibrio en respuesta a eventos erosivos	Bivalvos	Stanistreet et al., 1980; Zonneveld et al., 2001
<i>Skolithos</i>	Marino somero, profundo, ambientes continentales, alta energía.	<i>DOMICHNIA</i> ; estructura de habitación de organismos vermiformes	Foronídeos, poliquetos, organismos "worm-like"	Mángano et al., 2002
<i>Thalassinoides</i>	Marino somero, profundo, facies transicionales	<i>DOMICHNIA/FODINICHNIA</i> ; estructura combinada de habitación/alimentación de organismos depositívoros y detritívoros	Crustáceos decápodos	Howard & Frey, 1984; Uchman, 1995; Pemberton et al., 2001
SOBRE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES				
<i>Entobia</i>	Sustratos duros y firmes, rocosos, en ambientes marino someros y profundos	<i>DOMICHNIA</i> ; estructura de habitación de organismos suspensívoros	Esponjas (Clonidae)	Bronn, 1837; Bromley & D'Alessandro, 1984
<i>Gastrochaenolites</i>	Sustratos duros y firmes, rocosos, en ambientes marino someros	<i>DOMICHNIA</i> ; estructura de habitación de organismos suspensívoros	Bivalvos, gastrópodos	Leymerie, 1842; Kelly & Bromley, 1984; Bromley 2003
<i>Maeandropolydora</i>	Sustratos duros y firmes, rocosos, en ambientes marino someros	<i>DOMICHNIA</i> ; estructura de habitación de organismos suspensívoros	Poliquetos (Polydora)	Voigt, 1965; Blisset & Pickerill, 2007; Buatois et al., 2017
<i>Oichnus</i>	Sustratos duros y firmes, rocosos, en ambientes marino someros	<i>PRAEDICHNIA</i> ; estructura de predación	Gastrópodos	Bromley, 1981

Tabla 5.1. Ichnogéneros representados sobre los invertebrados fósiles y sobre el sedimento de la sección estudiada. Se indica el paleoambiente, la categoría etológica, el tipo trófico y los posibles organismos productores asociados a las trazas fósiles. Extraído y modificado de Carmona *et al.* (2008) y Romero *et al.*, (2018).

Por otro lado, la icnofacies de *Skolithos* es indicadora de ambientes más someros, arenosos, hallándose inclusive en zonas de *foreshore*. Sin embargo, estos ambientes (i.e. playa) están caracterizados por depósitos levemente bioturbados de alta energía y exposición subaérea donde se preservan estructuras sedimentarias primarias. No obstante, los elementos distales de esta icnofacies están asociados a ambientes de *shoreface* inferior, por encima del nivel de base de olas de buen tiempo (MacEachern & Bann, 2008).

El análisis sedimentológico e icnológico de los niveles estudiados permite interpretar que estos sedimentos han sido depositados en un ambiente marino costero, evidenciado en la mayor proporción de sedimentos tamaño arena presentes en los niveles 1 y 2 (*shoreface* inferior) (equivalente a la facies 3 y 4a de Scasso & del Río, 1987), que evoluciona transicionalmente hacia facies de plataforma interna de baja energía (Fig. 5.1), en un arreglo general transgresivo. Adicionalmente, el predominio del icnogénero *Helichodromites* isp. en la parte superior de la columna, en paralelo a la desaparición de trazas de gran tamaño e invertebrados fósiles, probablemente se relacione a una profundización progresiva. Cabe destacar que esta interpretación coincide con las realizadas por Cuitiño *et al.* (2017) para las Asociaciones de facies 1 y 2. Por otro lado, con un enfoque multidisciplinario que incluye análisis sedimentológicos, estratigráficos y palinológicos, sumado a observaciones de fitoclastos y nanofósiles calcáreos, Fuentes *et al.* (2019) infieren para la fase de Máxima Inundación un ambiente de plataforma interna caracterizado por condiciones marinas normales, aguas cálidas y alta productividad biológica. Además, un caso similar se observa en el Mioceno temprano de la Formación Chenque (Cuenca del Golfo San Jorge), particularmente en depósitos areno-limosos totalmente bioturbados de las localidades Playa Las Cuevas, Rada Tilly y Punta Delgada. Allí, la presencia de la icnofacies *Cruziana* con mezcla de elementos de la icnofacies *Skolithos* se hallan preservados en un paleoambiente interpretado como *shoreface* inferior que someriza progresivamente (Carmona *et al.*, 2008).

La sección estudiada está caracterizada por al menos 3 interrupciones en la depositación, evidenciadas por la presencia exclusiva del icnogénero *Thalassinoides* isp. sobre superficies sub horizontales de bases netas, lateralmente continuas de los niveles 1, 4 y 6 (Fig. 4.17, Capítulo 4). Ello permite interpretar estas superficies como superficies de omisión (Bromley, 1975; MacEachern *et al.*, 1992). Las asociaciones monogénicas de *Thalassinoides* suelen indicar ambientes marinos mixtos, de baja profundidad, alta energía y buena disponibilidad de oxígeno (Frey & Pemberton, 1984). Por otro lado, las superficies de omisión sugieren cambios en las condiciones ambientales y pueden observarse en depósitos de *shoreface* inferior probablemente asociados a una rápida somerización (Buatois *et al.*, 2003).

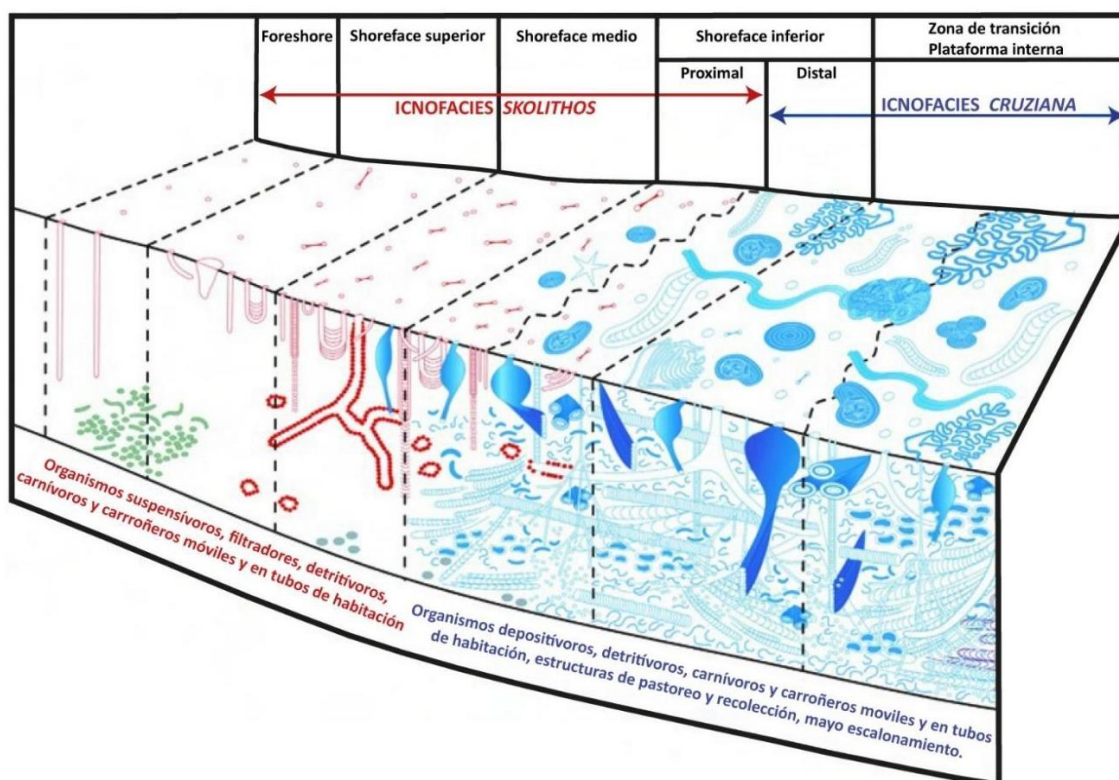


Figura 5.1. Icnofacies *Skolithos* y *Cruziana* distribuidas en un gradiente idealizado desde ambientes de *foreshore* (playa) a plataforma interna. Extraído y modificado de MacEachern and Bann (2008).

El contenido fosilífero en la columna estudiada es diverso, variable (invertebrados y vertebrados) y abundante, especialmente en los niveles 1 y 2 (Fig. 4.17, Capítulo 4). Los invertebrados fósiles corresponden en su totalidad a géneros representativos de la fauna “Entrerriense” (o asociación “*entrerriense-paranense*”) estudiada en profundidad por del Río (1992, 1994), del Río & Martínez (1998b) y Martínez *et al.* (1998). Estos autores han notado, al igual que en este trabajo, la dominancia de los moluscos entre los invertebrados fósiles y, entre estos, la especial abundancia de bivalvos, fundamentalmente pectínidos y ostras. Los estudios tafonómicos realizados por del Río *et al.* (1999 a, b; 2001) sobre esta fauna afirman condiciones de salinidad normal en ambientes de plataforma media a interna de baja energía. En particular, en este estudio, el análisis de la distribución vertical de la diversidad y el empaquetamiento de invertebrados a lo largo de la columna permite afirmar mayor energía del ambiente en los niveles 1 y 2 (*shoreface* inferior). Además, dejando de lado los intervalos temporales representados por las tres superficies identificadas, es posible inferir una tasa de sedimentación clástica baja en el nivel 1, fundamentado en el empaquetamiento denso y, probablemente, un aumento de esta en los niveles 3 a 6, teniendo en cuenta la reducción en la abundancia y diversidad de los invertebrados fósiles. Por último, la desaparición de gran parte de los invertebrados, en paralelo con la aparición del género *Panopea* sp. en los niveles superiores, indicaría profundización, lo cual coincide con el cambio icnológico (i.e. dominancia de

Helicodromites isp.) descrito anteriormente. Finalmente, se observa un aumento relativo de la cantidad de ceniza volcánica hacia arriba de la columna, es decir hacia los depósitos más profundos.

5.1.2. HORIZONTE PORTADOR

El horizonte portador del balénido en estudio se encuentra aproximadamente a 4 metros de la base del nivel 2, el cual presenta una leve tendencia granocreciente desde depósitos de areniscas fangosas a areniscas finas. Estos sedimentos están totalmente bioturbados, de manera que no se preservan estructuras sedimentarias físicas. Los icnogéneros representados corresponden a elementos arquetípicos de la icnofacies *Cruziana* (e.g. *Asterosoma* isp. y *Siphonichnus* isp., *Chondrites* isp.) con expresiones proximales de la misma (e.g. *Protovirgularia* isp.). Esta icnofacies se asocia a ambientes marinos someros de *shoreface* inferior a plataforma interna, caracterizados por salinidad uniforme y energía moderada a baja (Carmona *et al.*, 2008; MacEachern & Bann, 2008).

El contenido de invertebrados fósiles hallados en el horizonte portador es representativo de la sección estudiada, caracterizando gran parte de la diversidad y abundancia de esta y coincidente con la asociación “*entrerriense-paranense*” estudiada por diferentes autores (del Río, 1986, 1987, 1989, 1991, 1992, 1994; del Río y Martínez, 1998b y Martínez *et al.*, 1998). En particular, los valores de abundancia relativa registrados en el presente análisis muestran similitud composicional con las asociaciones OS (*Ostrea alvarezi* y *Ostrea patagónica* como especies dominantes), AO (*Amusium paris* & *Ostrea patagónica* como especies dominantes) y CAF & AOA (“*pectinid & oyster assemblage*”) definidas por del Río *et al.* (2001) en un extenso trabajo sobre la malacofauna del Mioceno marino de Patagonia. En dicho trabajo se reconocen intercalaciones entre estas asociaciones y, en términos estadísticos, asegura su estrecha relación sedimentológica. Además, se interpreta un paleoambiente somero de *shoreface* a plataforma interna para los representantes de las asociaciones fosilíferas mencionadas (ver sección 5.2 para mayor detalle sobre la paleoecología de los taxones representados). Por otro lado, los icnogéneros mejor representados en los invertebrados fósiles del horizonte portador (i.e. *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp. y *Meandropolydora* isp.) caracterizan una fauna de esclerobiontes con desarrollo de estructuras de habitación (categoría etológica: *Domichnia*) (Tabla 5.1). Corresponden a la icnofacies *Entobia* (Bromley & Asgaard, 1993), la cual indicaría procesos de bioerosión prolongados en sustratos duros con baja tasa de sedimentación (MacEachern *et al.*, 2008). Cabe aclarar que, la disponibilidad de estos sustratos en el presente análisis se relaciona con procesos de retroalimentación tafonómica (ver sección 5.3) en un sustrato blando. Sin embargo, a modo conceptual, en sustratos litificados, la dominancia de *Entobia* isp. y *Gastrochaenolites* isp. ha sido interpretada por Domenech *et al.* (2001) como un periodo de profundización (Fig. 5.2).

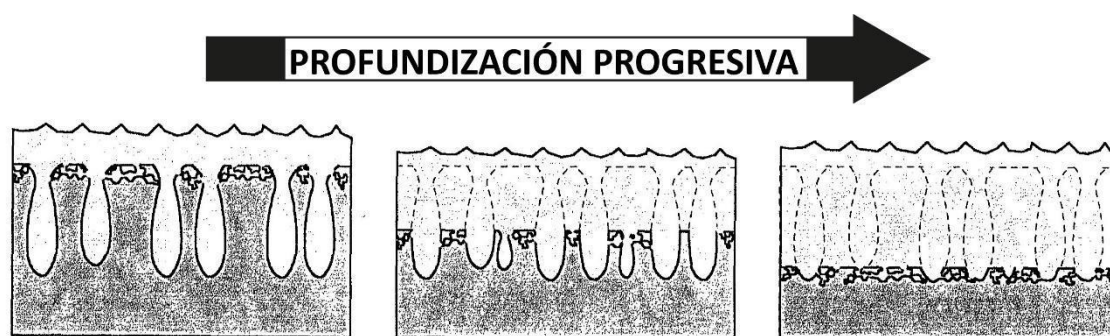


Figura 5.2. Sucesión de una icnocenosis durante un periodo de profundización desde una comunidad dominada por bivalvos (e.g. *Gastrochaenolites* isp.) a una comunidad dominada por esponjas (e.g. *Entobia* isp.). Extraído y modificado de Domenech *et al.* (2001).

Es importante remarcar la estrecha relación entre el nivel 2 y, en particular, del horizonte portador, con las facies 3 y 4a descritas por Scasso & Del Río (1987). La facies 4a ha sido interpretada por los autores como “*sedimentitas depositadas por suspensión en un ambiente marino de plataforma interna de poca profundidad y baja energía*”. Además, las intercalaciones de la facies 3 (niveles delgados de coquinas) en la facies 4a, se atribuyen a posibles eventos de tormenta donde se producía remoción del material bioclástico del fondo marino con posterior sedimentación normal de pelitas y aporte de ceniza volcánica (Rhoads, 1975). Asimismo, estos depósitos de tormenta también fueron descritos en las Asociaciones de facies 1 y 2 de Cuitiño *et al.* (2017). De esta manera, estas observaciones coinciden con los delgados niveles de 10 cm con empaquetamiento denso de bioclastos descritos en el presente trabajo.

5.2. CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS

5.2.1. INVERTEBRADOS Y TRAZAS FÓSILES

Los estudios realizados sobre la asociación “*entrerriense-paranense*” por los autores nombrados en la sección anterior han permitido entender el contexto en el cual se desarrolló esta fauna que habitó ambientes someros de *shoreface* a plataforma interna. En líneas generales, su origen y composición está relacionado a factores paleogeográficos y paleoclimáticos actuantes en el Atlántico Sur. Allí, ocurrió una renovación faunística casi total entre el Paleógeno y el Neógeno marino de Patagonia (del Río, 2001). En particular, un 66% de géneros nuevos de moluscos se incorporaron en estas latitudes. Del total de esta asociación, en la actualidad, el 46% se encuentra formando parte de las malacofaunas del Atlántico sudoccidental, un 44% están restringidos a zonas tropicales del continente americano, al sudoeste africano y a la región indo-pacífica, mientras que el 10% restante se extinguió. Esta malacofauna está compuesta mayoritariamente por elementos cosmopolitas y caribeños, acompañados por géneros paleoaustrales, neoaustales y endémicos (del Río, 2001).

Corresponden, además, a la biozona "*Aequipecten paranensis*", la cual caracteriza a la Formación Puerto Madryn (del Río, 1988).

Las temperaturas del mar "*entrerriense-paranense*" han sido objeto de estudio de numerosos autores (Ihering, 1927; Gasparini, 1968; Gasparini & Báez, 1975; Báez & Gasparini, 1977; Zabert & Herbst, 1977; Bertels & Madeira-Falcetta, 1977; Cione, 1978; Boltovskoy, 1979; Bertels, 1979; Herbst & Zabert, 1987). En un trabajo recopilatorio, del Río (1990) concluye condiciones tropicales a subtropicales, con temperaturas semejantes a aquellas presentes actualmente en las bioprovincias del Golfo, Caribeña y Panameña (entre 18/20°C y 24°C). Además, Martínez & del Río (2002) han propuesto la existencia de dos provincias malacológicas para el Mioceno tardío del océano Atlántico sur; las bioprovincias Valdesiana, presente en la Formación Puerto Madryn, y la Paraniana, representativa de las formaciones Paraná y Camacho (Uruguay). Ambas presentan variaciones térmicas entre ellas, pero estas siempre se encuentran dentro del espectro climático subtropical.

Desde un punto de vista ecológico, comparaciones con representantes actuales de los taxones presentes en las asociaciones OS, AO y CAF & AOA estudiadas por del Río *et al.* (2001) permiten afirmar un sustrato blando, fangoso a arenoso, por debajo del nivel de olas de buen tiempo, teniendo en cuenta que estas acumulaciones se pudieron haber depositado en un amplio rango de profundidades y bajo condiciones variables de energía dentro de estos ambientes. En particular, el elemento más abundante registrado en este estudio (i.e. ostras) está caracterizado por tener la capacidad de habitar diferentes tipos de sustratos debido a una alta plasticidad fenotípica, de manera que se los encuentra cementados en sustratos firmes, reclinados sobre su valva izquierda o derecha sobre fondos blandos (Mauna *et al.*, 2005) y/o agrupados (cementados entre ellos) en fondos blandos. La presencia de valvas derechas es superior al de valvas izquierdas (65% vs 35%, diferencias significativas: *p*-valor<0,05). Esto último es coincidente con la dominancia de cf. *Ostrea alvarezii* ya que este taxón tiene la particularidad de hallarse reclinado sobre su valva derecha (Mauna *et al.*, 2005; Romero *et al.*, 2018). De esta manera, y teniendo en cuenta el empaquetamiento suelto que exhiben los ejemplares en el nivel portador, es posible interpretar que gran parte de las ostras estaban caracterizadas por un modo de vida reclinado sobre un fondo blando mientras que el resto vivían agrupadas. Por otro lado, comparaciones con representantes actuales de *Amusium paris* (e.g. *Amusium balloti* y *Amusium japonicum*) (Heald & Caputi, 1981; Joll, 1988; 1989) indican que este género del Mioceno podría haber vivido en ambientes de *shoreface* inferior a plataforma interna en sustratos arenosos, por debajo del nivel de olas de buen tiempo (del Río, 2001). *Amusium* corresponde al segundo género mejor representado en el horizonte portador. Del Río (2001) ha podido determinar a partir de inferencias paleoecológicas que *Amusium paris* suele encontrarse asociado a *Aequipecten paranensis* en ambientes someros. Este último, corresponde al tercer género mejor representado en el nivel portador. En base a lo expuesto, es posible afirmar que los invertebrados asociados al balénido conformaron una comunidad bentónica de organismos filtradores en fondos arenofangosos suaves afectados por corrientes de marea débiles y por el ocasional movimiento de las olas (del Río, 2001). De esta manera, dado que el ambiente sugerido por el análisis paleoecológico de los invertebrados fósiles coincide con el estimado por la

sedimentología (ver sección 5.1), es posible afirmar que estos organismos vivieron en el mismo ambiente en el que se preservaron (i.e. no hubo transporte significativo).

Los organismos perforantes mejor representados sobre los invertebrados fósiles del horizonte portador (i.e. *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp. y *Meandropolydora* isp.) son atribuibles a productores tales como esponjas, bivalvos y poliquetos, respectivamente (Bromley, 2005; Buatois *et al.*, 2016) (Tabla 5.1). La distribución de estos está controlada por la profundidad, la turbulencia y la tasa de sedimentación del ambiente, de manera que la bioerosión aumenta con la productividad y disminuye a medida que aumenta la profundidad y la tasa de sedimentación (Lescinsky *et al.*, 2002; Brett *et al.*, 2011; 2012). Los icnogéneros registrados sobre los invertebrados fósiles del nivel portador, están caracterizados, desde un punto de vista etológico, por dos comportamientos principales; trazas de habitación (*Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp. y *Meandropolydora* isp.) y de predación (*Oichnus* isp.), que a su vez están agrupadas en dos categorías etológicas; *Domichnia* y *Praedichnia*, respectivamente (Tabla 5.1) (Romero *et al.*, 2018). Excepto en el caso de *Oichnus* isp. (2%), traza producida por gastrópodos predadores, los demás organismos se alimentan por filtración del material en suspensión (i.e. suspensívoros) desarrollándose preferentemente en aguas claras y bien oxigenadas (Smith, 1995).

Los elementos de las icnofacies de *Cruziana* y *Skolithos* preservados sobre los sedimentos de la sección estudiada caracterizan diversos tipos tróficos. Estos están dominados, en líneas generales, por organismos depositívoros y detritívoros (*Asterosoma* isp., *Cylindrichnus* isp., *Helichondromites* isp., *Planolites* isp., *Thalassinoides* isp.) que corresponden a las categorías etológicas de *Fodinichnia* (estructuras de alimentación), *Domichnia* (estructuras de habitación) y *Repichnia* (estructura de locomoción). Además, se identifican estructuras de equilibrio (*Siphonichnus* isp.) y de pastoreo (*Scolicia* isp.). Por otro lado, los organismos quimiosintéticos están representados por el icnogénero *Chondrites* isp., mientras que *Protovirgularia* isp. y *Siphonichnus* isp. corresponden a la actividad de organismos depositívoros y suspensívoros (i.e. bivalvos), respectivamente. Los posibles organismos productores de los icnogéneros registrados en la columna analizada se detallan en la Tabla 5.1. Por último, Carmona *et al.* (2008) ha identificado asociaciones de trazas fósiles similares a las analizadas anteriormente en estudios realizados en la Formación Chenque (Mioceno temprano). Los autores señalan que estas icnofacies representan una comunidad con un desarrollo complejo del escalonamiento y un uso amplio del ecoespacio infaunal identificándose, por ejemplo, hasta 6 icnofábricas en depósitos de *shoreface* inferior. Esta compleja estructura escalonada que caracteriza a la Formación Chenque es comparable con los resultados de esta tesis de licenciatura. Ambos casos muestran el desarrollo de un nicho infaunal particionado evidenciando, además, un incremento en la bioturbación durante el Neógeno (Buatois *et al.*, 2003b).

5.2.2. BALÉNIDO EN ESTUDIO

TAMAÑO CORPORAL. El análisis de la evolución del tamaño corporal es complejo, en particular en los misticetos extintos, dado los problemas metodológicos que existen para estimar el tamaño corporal. Las profundas diferencias en el patrón corporal de los cetáceos en comparación con los mamíferos continentales, hacen que los modelos para las estimaciones de masa corporal utilizadas en estos últimos sean inaplicables a los cetáceos. Asimismo, la estimación del tamaño corporal de los cetáceos en función de la masa es inexacta, dada las significativas fluctuaciones estacionales, ontogenéticas y aquellas vinculadas con el período reproductivo que experimentan estos mamíferos. No obstante, un parámetro que constituye un buen proxy para estimar tamaño corporal, y de amplio uso en la actualidad, es el largo corporal total (LC) (Pyenson & Sponberg, 2011), el cual es aplicado en este trabajo de tesis. Los balénidos del Mioceno de Patagonia, i.e. *Morenocetus parvus* y un nuevo taxón de la Fm. Puerto Madryn (Buono, 2014; Buono *et al.*, 2017), documentan que la condición primitiva para este grupo fue un largo corporal pequeño (<5m). El incremento del tamaño corporal desde el Mioceno a la actualidad se asoció a la reestructuración de las estructuras del cráneo, tales como el arqueamiento del rostro, el reposicionamiento de las órbitas y la verticalización del escudo occipital (Buono *et al.*, 2017). En el caso del balénido en estudio en este trabajo (PV-06), el cual muestra similitudes anatómicas con el nuevo taxón de Balaenidae previamente mencionado (Buono, 2014) (ver capítulo 4), exhibe un largo corporal que se ubicaría dentro de los rangos conocidos para las formas patagónicas (i.e. <5m) (Playa Pardelas, MPEF-PV 1122). Si bien el ejemplar no está completo, la porción faltante de la columna vertebral no extendería más allá de este rango el valor obtenido. Asimismo, teniendo en cuenta que el ejemplar corresponde a un espécimen subadulto-adulto, es importante aclarar que no existe variabilidad significativa en el LC entre estos estadios ontogenéticos, tanto en balénidos miocenos como actuales (Best & Schell, 1996; Kenney, 2009; Buono, 2014).

HÁBITOS TRÓFICOS. El diseño corporal de los balénidos ha sido relacionado con un modo de natación optimizado para el desarrollo de un sistema de alimentación por filtración pasiva y continuo (Werth, 2000; Woodward *et al.*, 2006) (Fig. 5.3). Este grupo está especializado para alimentarse de crustáceos copépodos calanoides (zooplancton) (Cummings, 1985; Baumgartner *et al.*, 2007), sin embargo, dependiendo de la región, época del año y el grupo taxonómico, pueden consumir krill, pterópodos, larvas de cirrípedos y otros crustáceos. Así, por ejemplo, la especie austral, *Eubalaena australis*, tiene al krill como preferencia dietaria. Por otro lado, los balénidos pueden desarrollar una alimentación coordinada nadando en forma escalonada, evitando que la presa se escape hacia un lado y, por lo tanto, consigue “apilar” su botín efectivamente (Würsig *et al.*, 1985; Tyack 2009). Además, mientras se alimentan, los balénidos se desplazan mediante un modo de natación de baja velocidad. Este movimiento suave y lento no exige la mandíbula inferior, de manera que no existen esfuerzos mayores a lo largo del rostro o en la articulación frontomandibular. Esto resulta en una estructura relativamente débil del rostro, en comparación con balenopteridos, por ejemplo (Bouetel, 2005). Los sitios de alimentación de los balénidos actuales se establecen durante las estaciones de primavera y verano en altas latitudes, donde las temperaturas del agua son bajas y la productividad biológica

es óptima. De todas maneras, estos sitios varían según la especie, por ejemplo, *Eubalaena glacialis* habita aguas del Océano Atlántico Norte, en ambientes caracterizados por determinadas condiciones físicas que favorecen la formación de acumulaciones densas de zooplancton (e.g. zona litoral a plataforma) (Baumgartner *et al.*, 2007). En el hemisferio norte, *Balaena mysticetus* habita aguas más frías del Ártico y está separada geográficamente de *Eubalaena glacialis* por Eurasia, de manera que no compiten por las zonas de alimentación o reproductivas (Bisconti, 2017). Por otro lado, *Eubalaena japonica* habita aguas del Océano Pacífico norte para alimentarse mientras que, en el hemisferio sur, *Eubalaena australis* se desplaza durante estas épocas del año a aguas antárticas para dicho propósito. En los periodos de otoño e invierno, *Eubalaena australis* migra a zonas reproductivas de aguas templadas (Kenney, 2009).

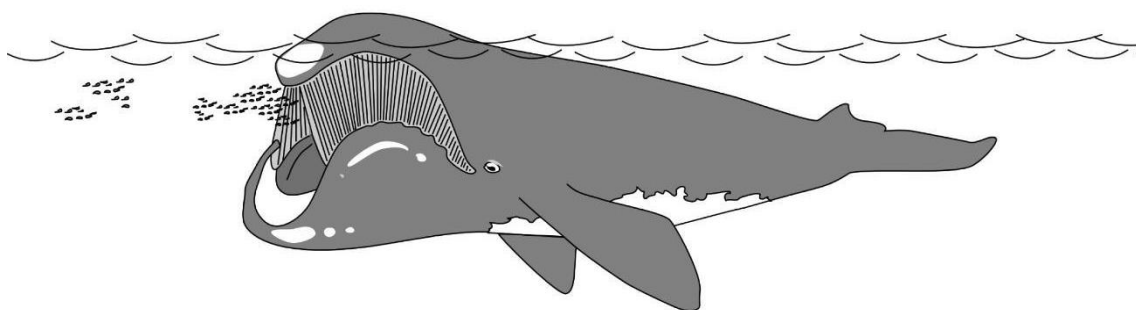


Figura 5.3. Mecanismo de alimentación por filtración pasiva en Balaenidae. Extraído y modificado de Berta *et al.* (2015).

El conocimiento sobre la evolución del sistema de alimentación y los aspectos paleoecológicos asociados, así como también el establecimiento de los patrones biogeográficos actuales de los balénidos es escaso, debido al incompleto registro fósil del grupo, especialmente durante el Mioceno. Sin embargo, el estudio anatómico de los balénidos del Mioceno tardío de Patagonia (PV-06; MPEF-PV 1122; Buono, 2014) sugiere que el sistema por filtración pasiva se estableció tempranamente en la historia evolutiva del grupo (rostro arqueado y comprimido lateromedialmente; Buono, comunicación personal 2020). Asimismo, este nuevo taxón está lejanamente emparentado con las formas actuales de balénidos (*Balaena* y *Eubalaena*) y con otros balénidos fósiles (excepto con *Morenocetus parvus* del Mioceno temprano de Patagonia) (Buono, 2014), sugiriendo cierto endemismo de los taxones patagónicos (Bisconti 2003; Bisconti *et al.*, 2017). Por último, la presencia de ejemplares fósiles de balénidos juveniles en Patagonia sugiere que esta área pudo ser una zona de cría establecida desde el Mioceno tardío (Buono, 2014; Buono, comunicación personal, 2020).

5.3. TAFONOMÍA

5.3.1. INVERTEBRADOS Y TRAZAS FÓSILES

Los procesos bioestratinómicos tales como la desarticulación y la reorientación ocurren tempranamente luego de la muerte del individuo. Son continuados por procesos de fragmentación y, dependiendo del tiempo de exposición en la interfase agua-sedimento, los procesos de alteración superficial y bioerosión comienzan a ser significativos (Brett & Baird, 1986). Los invertebrados fósiles analizados en esta Tesis de Licenciatura se encuentran contenidos en un depósito compuesto por un 5-15% de bioclastos (empaquetamiento disperso a suelto *sensu* Kidwell & Holland, 1991). Los procesos anteriormente mencionados han dotado a estos fósiles con caracteres tafonómicos que permiten realizar las siguientes interpretaciones:

FRAGMENTACIÓN. El bajo grado de fragmentación que exhiben los invertebrados fósiles estudiados puede estar relacionado a dos factores: 1) los procesos físicos y biológicos pre-enterramiento no han sido lo suficientemente intensos como para fragmentar las valvas, y 2) debido a características intrínsecas (e.g. espesor, curvatura y microestructura de las conchillas) la resistencia de los organismos preservados pudo haber jugado un rol significativo, teniendo en cuenta que entre los valores de abundancia relativa se registró una predominancia de ostras, género caracterizado por su robustez y versatilidad fenotípica para adaptarse a ambientes con energías variables. Además, el grado de bioerosión (relativamente bajo) no ha sido significativo como para contribuir en la susceptibilidad de las conchillas a la fragmentación (Brett y Baird, 1986). Así, es probable que los ejemplares con alto grado de fragmentación (13%) hayan estado sometidos a procesos erosivos actuales. Sin embargo, considerando que en un 21% de los invertebrados fósiles el grado de bioerosión es alto y que, en líneas generales predominan organismos perforantes (e.g. bivalvos, esponjas, poliquetos; ver **BIOEROSION** más adelante), es posible establecer una relación entre este atributo y la fragmentación ya que estos esclerobiontes han sido reportados como el agente principal en la destrucción de conchillas en ambientes marino-someros (Driscoll, 1970; Cutler & Flessa, 1995). Adicionalmente, cabe destacar la importancia en la evaluación del grado de fragmentación puntualmente en los pectínidos relevados en este trabajo (i.e. *Amusium parisi*, *Aequipecten* sp.) ya que este grupo está caracterizado por una fragilidad particular de sus valvas, siendo buenos indicadores de la energía del ambiente. Las observaciones en los pectínidos confirman un bajo grado de fragmentación general (59% completos, 41% fragmentación baja) y permiten inferir una energía relativamente baja del ambiente. Por último, es importante mencionar que el tiempo transcurrido entre la muerte y el enterramiento final del organismo es un factor relevante a la hora de considerar el grado de fragmentación ya que, en tiempos prolongados, las valvas estarán expuestas a su destrucción debido a factores físicos y/o biológicos.

DESARTICULACIÓN. Casi la totalidad de los bivalvos se presentan desarticulados. La desarticulación en bivalvos ocurre rápidamente luego de la muerte del individuo (1 año o menos en ostras), y depende de la naturaleza de los componentes que mantienen unidas las valvas

(Schäfer, 1972; Brett, 1990, Christmas *et al.*, 1997). Las valvas de estos moluscos se mantienen unidas por acción del ligamento, una estructura resistente que luego de la muerte del individuo tiende a abrir las valvas por presión y relajamiento de los músculos aductores. El hecho de que se preserven articuladas (en mariposa o cerradas) indicaría sepultamiento rápido, alta tasa de sedimentación y/o condiciones anaeróbicas (Brett & Baird, 1986). Dicho lo anterior y en vista de las interpretaciones ambientales realizadas en la sección 5.1, donde se sostiene que el ambiente depositacional es de baja energía, es posible afirmar que la desarticulación observada no se debe a procesos físicos (e.g. corrientes, oleaje) sino a características intrínsecas de los bivalvos. Además, estudios tafonómicos en *Ostrea alvarezii* de la Fm. Puerto Madryn (Romero *et al.*, 2018) aseguran que la alta frecuencia de desarticulación puede ser interpretada como resultado de la descomposición natural *post-mortem*, sobre todo en el caso de bivalvos epifaunales. Por último, la presencia de un 6% de valvas articuladas podría estar indicando sepultamientos rápidos eventuales.

ORIENTACIÓN. El modo en el que las valvas desarticuladas se reorientan está relacionado con la energía del ambiente y con la forma y la densidad de estas, entre otros factores tales como el hábito de vida y la velocidad de sedimentación (Brett & Baird, 1986). Así, diversos autores (Richter, 1942; Toots, 1965; Emery, 1968; Brenchley & Newall, 1970; Fütterer, 1976) han demostrado que la orientación convexa hacia arriba es hidrodinámicamente estable frente a la acción de corrientes. En el presente análisis, la disposición concordante de las valvas (paralelas al plano de estratificación) es predominante y en ella, el índice de presencia de valvas convexas o cóncavas hacia arriba no muestra una proporción preferencial. Sin embargo, una leve superioridad de valvas dispuestas convexas hacia arriba (diferencias no significativas: *p*-valor > 0,05; ver Capítulo 7 - Anexos) puede estar relacionada a la acción de corrientes y/o a la posición de vida. Por otro lado, procesos como un sepultamiento rápido o el efecto de la bioturbación, entre otros, pueden jugar un rol en la orientación de las valvas (Kidwell & Bosence, 1991) de manera que no es posible interpretar solo con este índice el/los proceso/s físicos y/o biológicos actuantes durante la etapa bioestratigráfica. Por último, la orientación sobre el plano de estratificación, medido como orientación azimutal del eje dorsoventral de los bivalvos fósiles, no permite dilucidar información sobre las paleocorrientes, probablemente debido a un fondo blando donde el sedimento imposibilita el movimiento libre de los bioclastos de manera que estos se entierran en posiciones hidrodinámicamente inestables (Kidwell & Bosence, 1991). Además, teniendo en cuenta la dominancia de elementos relativamente densos (i.e. ostras), es probable que un ambiente de baja energía no haya podido reorientar las valvas.

LONGITUD MÁXIMA. La distribución de la longitud máxima del eje dorsoventral está controlada por las especies más abundantes (i.e. cf. *Ostrea alvarezii* y *Amusium parís*) y por ostras indeterminadas. En líneas generales se observa que un 85% de esta distribución se concentra en dos clases (32-64mm y 64-128mm) de manera que es posible interpretar una buena selección por tamaño (*sensu* Kidwell & Holland, 1991). Estos resultados probablemente indiquen la dominancia de ejemplares subadultos-adultos en términos ontogenéticos formando parte de la tanatocenosis y una baja mortalidad juvenil. Sin embargo, no existen en la literatura estudios ontogenéticos de estos grupos para la unidad.

VALVAS IZQUIERDAS / VALVAS DERECHAS. La selección por forma de las valvas puede tener un origen biológico (por ejemplo, por predación) o un origen físico (por ejemplo, por transporte lateral). En el caso de estudio se observó una leve predominancia en abundancia de valvas derechas (65%, diferencias significativas: $p\text{-valor} < 0,05$; ver Capítulo 7 - Anexos). En particular, se ha determinado que *Ostrea alvarezii* crecía en forma aislada, libre y mayoritariamente reclinada en el sedimento sobre su valva derecha (Mauna *et al.*, 2005). Luego de la muerte y desarticulación de las valvas, las probabilidades de sepultamiento *in situ* y/o transporte son iguales para ambas valvas, inclusive en condiciones de baja energía. Además, las valvas son transportadas diferencialmente debido a que poseen propiedades hidrodinámicas distintas (Frey & Henderson, 1987). Por otro lado, *Ostrea patagonica*, puede presentarse en dos ecofenotipos; cementadas o reclinadas sobre su valva izquierda (Mauna *et al.*, 2005). Adicionalmente, ha sido documentado que, durante condiciones de alta energía, los procesos de transporte dan como resultado proporciones iguales de valvas derechas e izquierdas (El-Hedeny, 2005). En contraposición, proporciones ligeramente desiguales de valvas izquierdas y derechas en depósitos con *Ostrea alvarezii* han sido interpretadas como comunidades sepultadas *in situ* o transportadas por distancias cortas (Seeling & Bengtson, 1999).

BIOEROSIÓN E INCRUSTACIÓN. El grado de bioerosión e incrustación de las valvas proporciona una idea del tiempo de exposición sobre la interfase agua-sedimento. Además, la tasa de bioerosión y diversidad de trazas fósiles son buenos indicadores de la profundidad (Kidwell & Berhensmeyer, 1987; Kidwell & Bosense, 1991; Brett *et al.*, 2011; Buatois & Mángano, 2011). En el presente análisis fueron identificados cuatro icnogéneros (i.e. *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp., *Meandropolydora* isp. y *Oichnus* isp.) y estructuras ramificadas indeterminadas, en ambos lados de las valvas, que definen en general un grado bajo de bioerosión (32% ausente + 32% leve). Los bajos índices generales de infestación por perforantes e incrustantes indicaría tiempos de exposición moderados, lo cual coincide también con los observado en cuanto a desarticulación y selección por forma y/o tamaño y orientación en sección y en planta. Sin embargo, cabe destacar que en el 68% de los casos, la bioerosión estuvo presente. Los posibles productores de estas trazas fósiles se atribuyen a gastrópodos predadores, bivalvos, esponjas (Clionidae) y poliquetos (*Polydora*) perforantes que se agrupan en diferentes categorías etológicas (Tabla 5.1). Con excepción de los gastrópodos predadores, estos organismos están caracterizados por un modo de alimentación por filtración (suspensívoros) y forman estructuras de habitación en sustratos duros (e.g. conchillas) de ambientes marino-someros (ver referencias en Tabla 5.1). Además, estos esclerobiontes se desarrollan principalmente en aguas claras y bien oxigenadas, siendo sensibles a la turbulencia y a la tasa de sedimentación (Smith, 1995; Brett *et al.*, 2012). En este contexto, el icnogénero mejor representado (i.e. *Entobia* isp.) muestra preferencias por ambientes con baja tasa de sedimentación (Bromley, 1994) y, su presencia en conjunto con el segundo icnogénero mejor representado en este análisis (i.e. *Gastrochaenolites* isp.) en *Ostrea alvarezii* ha permitido a Romero *et al.* (2018) inferir aguas marinas someras. Además, estos autores afirman que los esclerobiontes preservados en *Ostrea alvarezii* son útiles en las reconstrucciones paleoambientales realizadas para el Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn. Por otro lado, como se señaló en la sección 5.1.2, la asociación icnológica registrada en los invertebrados corresponde a la icnofacies *Entobia* (Bromley & Asgaard, 1993), la cual refuerza estas interpretaciones e indica, además, tiempos considerables de exposición

postmortem (MacEarhern *et al.*, 2007). Adicionalmente y de manera similar a las inferencias de Domenech *et al.* (2001) tratadas en dicha sección (Fig. 5.2), Uchman *et al.* (2002) interpreta una evolución paleoambiental desde aguas someras bien oxigenadas dominadas por poliquetos y bivalvos perforantes, a aguas más profundas de baja energía y caracterizadas por la presencia de esponjas perforantes, fundamentado en la ocurrencia de los icnogéneros *Gastrochaenolites* isp. y *Entobia* isp, respectivamente (Fig. 5.4).

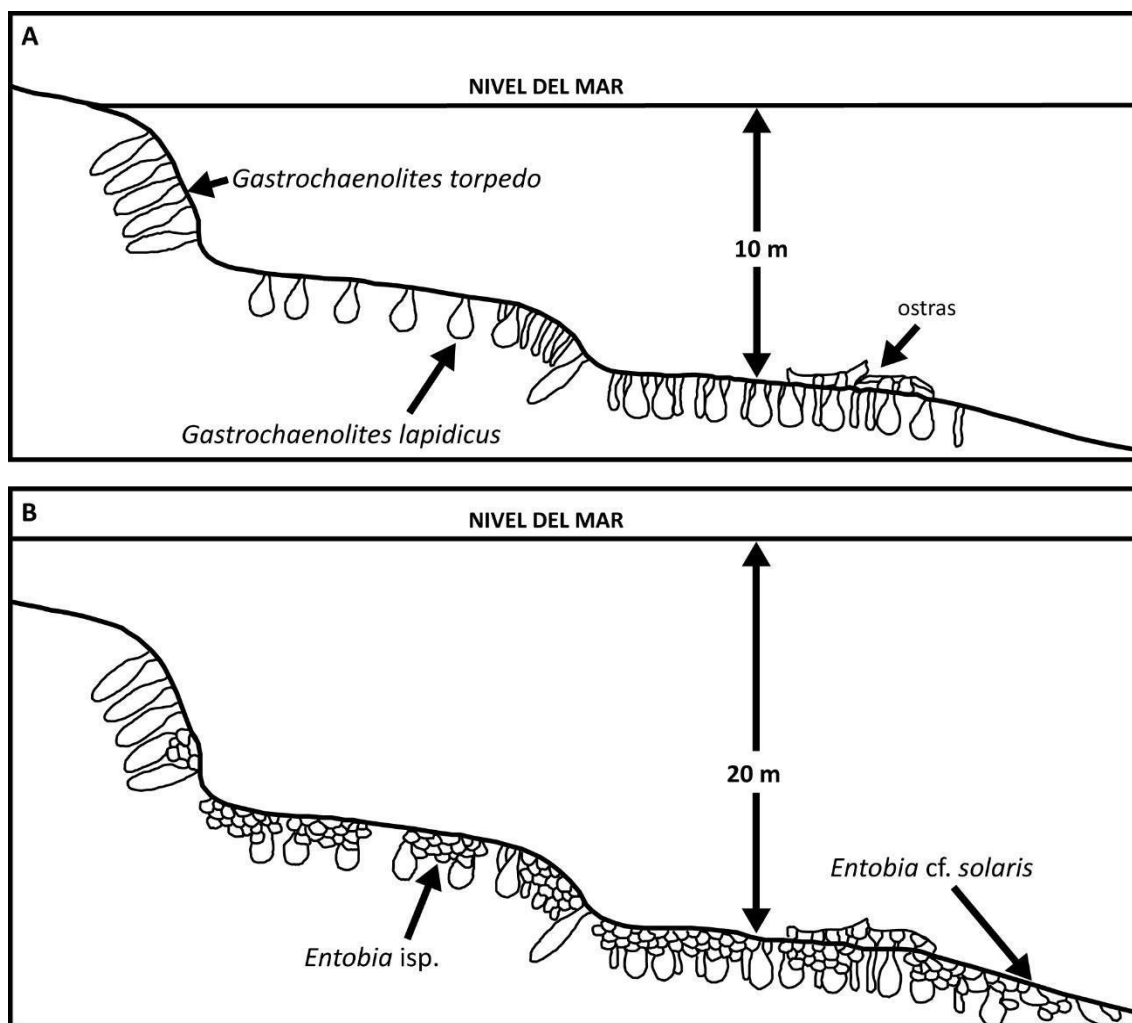


Figura 5.4. Sucesión de organismos perforantes desde aguas someras (A) hacia aguas profundas (B). Extraído y modificado de Uchman *et al.* (2002).

Por otro lado, las ostras proporcionan una estructura sólida para el establecimiento de organismos sésiles (El-Hedeny, 2005), sin embargo, solo en un 8% de los casos se registraron incrustaciones (i.e. briozoos y cirripedios). Al igual que en el desarrollo de la bioerosión, el grado de incrustación está controlado por la energía del ambiente y la exposición de las conchillas en la interfase agua-sedimento (Parsons & Brett, 1991), siendo el escenario óptimo condiciones de baja energía (Meldahl & Flessa, 1990). Cabe destacar que, la productividad planctónica es la principal fuente de alimentación de organismos filtradores, de manera que la presencia de epibiontes (incrustantes) y endobiontes (perforantes) suspensívoros esta positivamente

correlacionada con la productividad primaria (Lescinsky *et al.*, 2002). De esta manera, en áreas de baja productividad, las conchillas exhibirán índices de incrustación y bioerosión moderados a bajos (El-Hedeny, 2007).

INTEGRACIÓN DE DATOS. Los procesos pre-enterramiento que actuaron sobre los invertebrados fósiles no alteraron significativamente las características paleobiológicas originales. Las observaciones sedimentológicas y tafonómicas permiten ratificar un ambiente marino somero de baja energía con una tasa de sedimentación baja a moderada argumentado en la intensidad y tipo de bioerosión e incrustación, en el bajo grado de fragmentación, en la orientación polimodal y en las proporciones levemente desiguales de valvas izquierdas y derechas. Por otro lado, el alto grado de desarticulación se comprende como el resultado de procesos de descomposición natural. De esta manera, la asociación fosilífera analizada probablemente corresponda a un depósito parautóctono con una fuerte impronta de bioturbación (*sensu* Kidwell *et al.* 1986), representando la comunidad que habitaba el fondo marino antes del sepultamiento. En este sentido, observaciones en ambientes actuales sugieren que los procesos que actúan dentro del hábitat original de la población son el principal causante del deterioro de las valvas (Kidwell & Flessa, 1996). Adicionalmente, los análisis de Romero *et al.* (2018) sobre los depósitos de la Fm. Puerto Madryn en el área de Puerto Pirámides, enfocado en los depósitos de *Ostrea alvarezii* y en la fauna de esclerobiontes asociada a estos, han sido interpretados por sus características tafonómicas (alto grado de desarticulación, bajo grado de fragmentación y abrasión y proporciones levemente desiguales de valvas izquierdas y derechas) como una asociación dentro-del-habitat (*within-habitat*) con un moderado grado de retrabajo tafonómico y transporte hidráulico caracterizando, de esta manera, una acumulación parautóctona que concentra individuos de diferentes generaciones (*time-averaging*) en el mismo ambiente. Además, los autores infieren una baja tasa de sedimentación debido a la presencia de trazas fósiles bien desarrolladas y aguas claras y bien oxigenadas por corresponder casi en su totalidad a organismos suspensívoros. En un escenario similar, pectínidos y otras del Mioceno medio de Egipto (El-Hedeny, 2007) han sido interpretados a partir de sus rasgos tafonómicos (i.e. orientación polimodal, alto grado de desarticulación y baja fragmentación) como una asociación parautóctona preservada en un ambiente marino somero de baja energía y baja tasa de sedimentación. Esto último se infiere particularmente por información brindada a partir de la bioerosión (dominada por *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp. y *Meandropolydora* isp.). Sin embargo, desde un punto de vista conceptual, Kidwell *et al.* (1986) señalan que, para depósitos de plataforma interna, las concentraciones fosilíferas pueden ser el resultado de una combinación de procesos biológicos y sedimentológicos. Esta dinámica está relacionada, además, a los procesos que actúan entre el nivel de base de olas de tormenta (retrabajando los sedimentos y bioclastos) y el nivel de base de olas de buen tiempo (redepositando). Así, se amplía la superficie colonizable por el bentos, incrementando las concentraciones de mezcla.

RETROALIMENTACIÓN TAFONÓMICA. Los restos de organismos muertos pueden influenciar directamente la estructura y dinámica de la comunidad viva modificando las características físicas del sustrato y generando cambios ecológicos importantes (por ejemplo, proporcionando sitios de fijación y/o protección frente a predadores). Estas interacciones forman parte de un

proceso denominado retroalimentación tafonómica (Kidwell & Jablonski, 1983) y, entendido como un proceso biológico, su demostración en el registro fósil es compleja (Kidwell 1986a). La acumulación sistemática de partes duras (e.g. conchillas) sobre un fondo blando aumenta el empaquetamiento de manera que se genera un enriquecimiento progresivo de organismos habitantes de fondos duros, en este caso conchillas. La retroalimentación tafonómica en combinación con algunos atributos tafonómicos (i.e. fragmentación, bioerosión e incrustación) han sido utilizados como indicadores de exposición de los bioclastos en la interfase agua-sedimento (Kidwell & Bosence, 1991). En este análisis, el bajo grado de fragmentación, bioerosión e incrustación probablemente indique una exposición moderada a baja de los bioclastos en el fondo marino previo al enterramiento. Además, esto está argumentado en la presencia de una alta bioturbación del sedimento, con icnogéneros típicos de fondos blandos, y una baja bioerosión sobre las valvas de los invertebrados fósiles, con icnogéneros representativos de sustratos duros. Es posible ver, además, que estos procesos pueden tener una íntima relación con un cambio en la tasa de sedimentación: durante la colonización de los icnogéneros de fondos blandos la tasa de sedimentación debió haber sido baja para permitir la intensa bioturbación relevada, mientras que la presencia de un grado de bioerosión relativamente bajo sobre las valvas indicaría que la tasa de sedimentación fue incrementando su intensidad no permitiendo la total colonización de esclerobiontes (ver sección 5.3.3., **TASA DE SEDIMENTACIÓN**). Esto último, apoya las observaciones sobre el balénido que se discutirán a continuación y que, en líneas generales, caracterizan un ejemplar bien preservado, relativamente completo y completamente articulado.

5.3.2. BALÉNIDO EN ESTUDIO

DISPOSICIÓN: El análisis de la disposición del esqueleto de un cetáceo fósil es complejo ya que ésta depende de numerosos factores físicos y/o biológicos que ocurren durante la ruta bioestratinómica hasta su sepultamiento. Las observaciones de Schäfer (1972) señalan que luego de la muerte de un cetáceo, se produce una importante acumulación de gases debido a la descomposición interna. Además, este fenómeno, en conjunto con el alto contenido en grasas que caracterizan a estos organismos, genera flotabilidad temporal permitiendo su transporte por corrientes marinas antes de su depositación final (Allison *et al.*, 1991; Esperante *et al.*, 2002; Esperante, 2005; Belaústegui *et al.*, 2011). La flotabilidad puede estar sujeta a características intrínsecas del grupo taxonómico en cuestión. Por ejemplo, los cadáveres de balénidos flotan de manera estable probablemente debido a que poseen grandes proporciones de grasa corporal mientras que, por otro lado, en los balenopteridos el hinchamiento de la lengua y la acumulación de gases en la cavidad ventral de la garganta, que a su vez se expande gracias a los pliegues gulares, eventualmente le confieren al cadáver una flotabilidad menos estable (Schäfer, 1972; Tønnessen & Johnsen, 1982). A medida que los gases llenan la cavidad abdominal, el cadáver de un misticeto tiende a rotar situando su lado de mayor peso (dorsal) hacia abajo y su lado ventral sobre la superficie del agua (Esperante *et al.*, 2009). Los análisis de Esperante *et al.* (2002) sobre 136 ejemplares de cetáceos fósiles en depósitos de plataforma somera de la Formación Pisco (Perú) muestran proporciones similares en relación a una orientación ventral o dorsal del

esqueleto. Además, la disposición lateral (*side-up*) no es común en el registro fósil debido a su inestabilidad en el fondo marino (Esperante *et al.*, 2009). Sin embargo, observaciones actuales de varamientos en ambientes de playa (Häussermann *et al.*, 2017; Buono comunicación personal, 2020) indican una orientación preferencialmente lateral, tanto en balénidos (i.e. *Eubalaena australis*) como en balenopteridos (Fig. 5.5). De esta manera, si bien existen controles biológicos que pueden tener un rol clave sobre la disposición del cadáver durante su depositación y que están relacionados con las particularidades de cada grupo, parece existir un fuerte componente ambiental en cuanto al resultado final de la orientación durante la depositación del cadáver. Cabe destacar que, si durante la deriva, los gases escapan por ruptura de los tejidos (actividad carroñera) o por explosión (ver referencias citadas en Reisdorf *et al.*, 2012) el cadáver se ve sometido a una caída libre en la cual la orientación final durante su depositación es aleatoria (Esperante *et al.*, 2002).

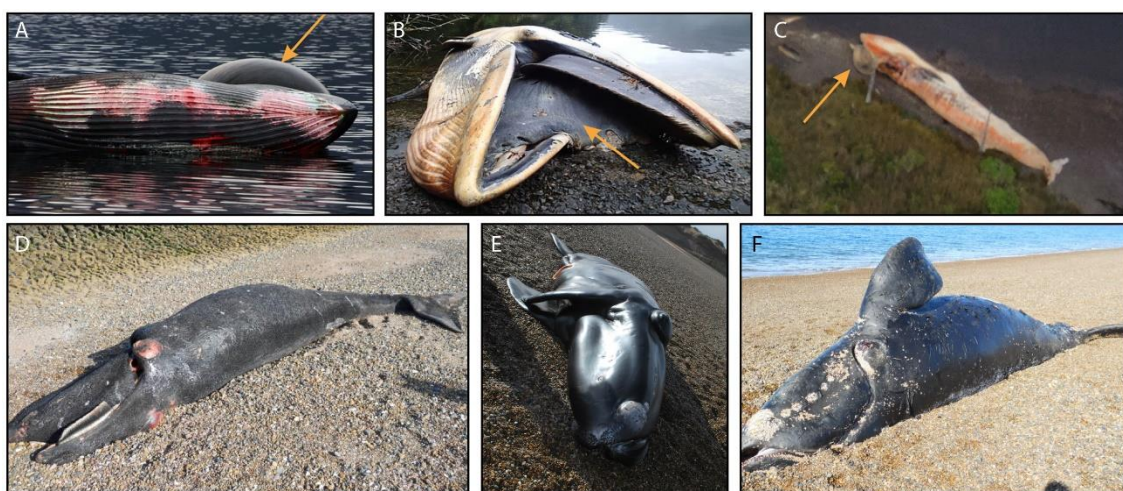


Figura 5.5. Observaciones actuales sobre la disposición del cuerpo de balenopteridos (A-C) (Golfo de Penas, Chile) y balénidos (*Eubalaena australis*) (D-F) (Punta Buenos Aires, Playa Casino y Las Canteras, respectivamente. Península Valdés, Argentina) en ambiente de playa. Nótese la disposición lateral en todos los casos. Flechas indican el hinchamiento de la lengua en balenopteridos y su influencia en la dislocación de la mandíbula y en la orientación final. Extraído de Häussermann *et al.* (2017) (A-C) y Buono (comunicación personal) (D-F).

El balénido estudiado en el presente análisis está caracterizado por una disposición ventral del cráneo y lateral (lado derecho) del postcráneo. Esto puede ser explicado por dos escenarios posibles: a) el balénido fue depositado inicialmente en posición lateral y luego el cráneo rotó hacia una orientación ventral; o b) el balénido fue depositado inicialmente en posición ventral y luego el postcráneo se orientó lateralmente por procesos físicos y/o biológicos previo a su enterramiento final. Dado que el cráneo es un elemento óseo pesado y de gran tamaño, es probable que la **opción b** describa el escenario acertado para explicar correctamente la disposición del ejemplar ya que es más factible que rote el postcráneo. Esta particularidad (i.e. mayor peso del cráneo en comparación con el postcráneo) puede explicar, también, la inclinación de 12° del ejemplar respecto a la horizontal ya que la misma pudo haberse originado por hundimiento del cráneo en un sustrato blando. Sin embargo, en ambas propuestas, es posible inferir que el cadáver sufrió los procesos de descomposición e hinchamiento nombrados anteriormente, de manera que la flotabilidad adquirida permitió su deriva el tiempo suficiente para orientarse en la columna de agua y luego depositarse, por pérdida de gases, en el fondo marino.

FRAGMENTACIÓN Y ARTICULACIÓN. Los elementos fragmentados corresponden a costillas y a la mandíbula derecha. En el caso de las costillas, no es posible determinar si las rupturas se efectuaron durante los procesos pre-enterramiento o luego de su exhumación natural. Probablemente sean el resultado de procesos erosivos actuales, ya que estos elementos se han expuesto naturalmente por erosión del sedimento circundante en un ambiente afectado por el oleaje y las mareas. En contraste, la presencia de relleno sedimentario en el extremo anterior de la mandíbula derecha indicaría que la misma se ha fracturado antes del sepultamiento del balénido. Por otro lado, en el contexto de las inferencias realizadas anteriormente respecto a la disposición del esqueleto, el alto grado de articulación revelaría que el balénido permaneció a la deriva por un corto periodo de tiempo previo a su hundimiento y depositación y que no sufrió refluotación posterior. Esta interpretación se sostiene principalmente en la presencia de ambas mandíbulas articuladas con el cráneo y éste a su vez alineado en posición anatómica con el resto del esqueleto. Como se mencionó en el capítulo introductorio (ver Capítulo 1), la ley de la mandíbula inferior propuesta por Weigelt (1927) establece que, durante el proceso de desarticulación de un misticeto la mandíbula se desprende rápidamente debido a que la conexión temporo-mandibular es laxa y con una pequeña superficie (articulación sinovial o fibrocartilaginosa según el grupo) (Eschricht & Reinhardt, 1866; Lambertsen *et al.*, 1995) (Fig. 5.6a). Posteriormente el cráneo se separa del resto del esqueleto y ambas partes pueden seguir rutas bioestratinómicas diferentes (Fig. 5.6b). Además, los elementos óseos del rostro tienden a desarticularse debido a la ausencia de uniones suturadas (Buono, comunicación personal). El postcráneo del balénido en estudio está caracterizado por un alto grado de articulación, siendo la excepción una sola vértebra caudal que, sin embargo, permanece en asociación con el resto del esqueleto. De esta manera, es posible interpretar un ambiente de baja energía, aunque el efecto de la descomposición sobre el fondo, el retrabajo por bioturbación, el carroñeo y la acción de eventos de mayor energía esporádicos condujeron a la desarticulación de algunos elementos esqueléticos (e.g. vértebras caudales, ver **COMPLETITUD**). Así, el grado de conservación está ligado en gran medida a la velocidad del enterramiento (Belaústegui *et al.*, 2011). En este sentido, el alto grado de articulación en la escala propuesta por Behrensmeyer (1991) para vertebrados terrestres y la Categoría 6 de Cuitiño *et al.* (2019) para cetáceos fósiles, son estilos de preservación de alta calidad fundamentados principalmente en una alta tasa de sedimentación del ambiente. Otros casos de estudio con preservaciones similares han sido asociados a una alta tasa de sedimentación (Peters *et al.*, 2009; Esperante *et al.*, 2015; Dominici *et al.*, 2018; Cuitiño *et al.*, 2019). Sin embargo, este atributo puede indicar también otras circunstancias del ambiente como por ejemplo anoxia, ausencia de carroñeros y organismos bioturbadores.

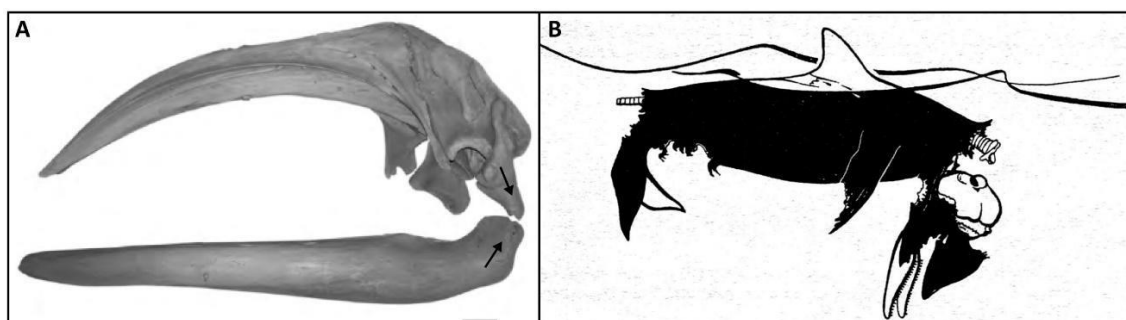


Figura 5.6 (arriba). A) *Eubalaena australis*, flechas indican el área de articulación de la mandíbula con el resto del cráneo (escala = 20cm). Extraído y modificado de Buono (2014). B) Ilustración de un delfín a la deriva en proceso de descomposición postmortem, nótese la inminente desarticulación del cráneo y la aleta caudal. Extraído de Schäfer (1972).

COMPLETITUD. Los trabajos que analizan este atributo en cetáceos fósiles son escasos y se concentran en casos de varamientos masivos y/o mortalidad en masa (Liebig *et al.*, 2003; 2007). En este contexto, el análisis de la representatividad de los elementos óseos puede ser útil en el estudio de *bonebeds* para interpretar el número mínimo de individuos (MNI) (Eberth *et al.*, 2007) o evaluar los procesos de desarticulación y transporte que actúan en una escala mayor. En el caso de estudio, a excepción del cráneo (i.e. caja craneana, mandíbulas y maxilas) que está representado en un 100%, los demás elementos óseos exhiben una representatividad relativamente baja a moderada respecto a las relaciones esqueléticas máximas y mínimas estimadas a partir de especies actuales (ver Capítulo 4). Sin embargo, teniendo en cuenta que los huesos faltantes son susceptibles al transporte y/o destrucción durante los procesos pre-enterramiento, notando la presencia de una importante región postcraneal articulada, y considerando que la mandíbula se desarticula rápidamente luego de la muerte, es posible interpretar que el grado de completitud relevado en el ejemplar en estudio se relaciona con procesos de flotación breve, depositación y enterramiento relativamente rápidos, y un transporte bajo o nulo. Cabe destacar que el grado de completitud está íntimamente relacionado con la desarticulación y ambos atributos dependen en gran medida de la densidad y forma de los huesos (Lyman, 1994; Fernandez Jalvo & Andrews, 2016), como así también del tipo de conexiones que tienen esos elementos óseos entre sí (e.g. suturas o conectivas). De esta manera, es posible interpretar que la escasa representatividad de vértebras caudales se deba a la acción de corrientes hidráulicas que desarticulaban y transportaban estos elementos, inclusive en medios de baja energía, ya que a lo largo de la región caudal las vértebras disminuyen su densidad en sentido anteroposterior y se reducen las espinas neurales que pueden servir de anclaje al sedimento lo cual permitiría su fácil transporte por rolido. Además, la susceptibilidad al transporte por parte de estos elementos óseos ha sido extensamente documentada en la literatura (Voohries, 1969; Behrensmeyer, 1975; Hanson, 1980; Aslan & Behrensmeyer, 1996). Adicionalmente, Schäfer (1972) afirma en sus observaciones que el área de la aleta caudal suele rasgarse tempranamente durante el proceso de descomposición de un cetáceo a la deriva (Fig. 5.6b), de manera que el desprendimiento de la aleta y posterior desarticulación de las últimas vértebras caudales durante la flotación es una alternativa posible. De todas maneras, es importante destacar que en todos los cetáceos la presencia de numerosos tendones mantiene una unión firme en el área caudal (e.g. Pabst, 1990; Cozzi *et al.* 2017) dificultando su completa desarticulación, lo cual podría explicar la preservación de algunos elementos caudales. Por último, la ausencia de huesos de las aletas y cintura escapular, como así también vértebras cervicales y costillas en la región donde articula el cráneo con el postcráneo probablemente se deba a procesos erosivos actuales. Sin embargo, la disposición lateral del postcráneo, protegiendo el lado opuesto del ejemplar, sugiere que los huesos de una de las aletas puedan identificarse en futuros trabajos de preparación en laboratorio.

ABRASIÓN Y METEORIZACIÓN. La presencia de un alto grado de alteración superficial en la mayoría de los huesos debido a procesos erosivos actuales, acentuados por la cercanía al mar,

dificulta el relevamiento del estado de conservación anterior al enterramiento. Sin embargo, la preservación de la capa externa del hueso en algunas espinas neurales y la ausencia de superficies con desgaste mecánico permite estimar que los procesos abrasivos antes del sepultamiento no fueron importantes y/o que el tiempo de exposición de los restos óseos en la interfase agua-sedimento fue relativamente breve. Sin embargo, cabe mencionar que la ausencia de la capa externa en algunos huesos exhumados (i.e. mandíbulas) puede ser el resultado de la descomposición general del balénido, pero también sugiere la presencia procesos leves de alteración superficial, inclusive bajo breves tiempos de exposición.

BIOEROSIÓN E INCRUSTACIÓN. La ausencia de evidencias de predación/carroñeo, bioerosión e incrustación sobre los huesos expuestos conducen a las inferencias anteriormente señaladas donde se sostienen condiciones de enterramiento relativamente rápido, resultado de una tasa de sedimentación moderada a alta. Observaciones similares en dos ejemplares del Mioceno tardío de Perú (Esperante & Poma, 2014) han sido interpretadas como un sepultamiento rápido luego de la remoción de los tejidos blandos, pero antes de que organismos carroñeros (invertebrados y/o vertebrados) consuman los restos óseos. Los autores sostienen que, si el enterramiento se produce antes de la descomposición de los tejidos, los sedimentos circundantes deberían exhibir evidencias de colapso (e.g. deformación). Sin embargo, cabe destacar que la preservación de signos de bioerosión e incrustación en el balénido puede estar obliterado por los procesos erosivos actuales, de manera que no se descarta el posible hallazgo de estos atributos en estudios posteriores de preparación en laboratorio, en las zonas donde los elementos óseos no han sido expuestos a la intemperie.

PRESERVACIÓN. Los atributos tafonómicos anteriormente descriptos permiten comprender las condiciones preservacionales del balénido en estudio. En líneas generales, su alto grado de conservación (i.e. alto grado de articulación, bajo grado de fragmentación, completitud relativamente alta, preservación de la capa externa del hueso) sugiere una breve historia previa al enterramiento, en donde las características del ambiente (i.e. energía baja, tasa de sedimentación moderada, fondo blando) controlaron los procesos físicos y biológicos que actuaron antes del sepultamiento final del balénido. Otros casos de estudio sobre vertebrados marinos fósiles caracterizados por un alto grado de articulación y preservación han sido explicados por una alta tasa de sedimentación (Reisdorf *et al.*, 2012; Esperante *et al.*, 2015; Cuitiño *et al.*, 2019). Existen variables, como por ejemplo la ceniza volcánica y/o los florecimientos algales (por ejemplo, de diatomeas), que también influyen la tasa de aporte sedimentario. Sin embargo, los análisis microscópicos sobre el nivel portador mostraron un bajo contenido de estos y por lo tanto son descartados como factores determinantes. Así, la integración de los análisis sedimentológicos y tafonómicos permite situar al balénido en un contexto de sedimentación baja a moderada combinado, probablemente, con eventos esporádicos de rápida tasa de sedimentación, o asociado a un aumento progresivo en la misma. Estas condiciones han sido utilizadas para explicar la abundancia de cetáceos fósiles preservados en un ambiente de plataforma interna de la Formación Gaiman (Mioceno temprano) (Cuitiño *et al.*, 2019). En un escenario totalmente opuesto, Belaústegui *et al.* (2011) interpretaron una fase bioestratinómica lo suficientemente duradera como para favorecer la descomposición, el

carroñeo (i.e. tiburones y peces), la desarticulación y colonización de los huesos (i.e. invertebrados perforantes) del cetáceo. La integración de la información discutida en esta sección y en las secciones anteriores permite estimar detalles de lo sucedido luego de la muerte y antes del enterramiento, vislumbrando de esta manera, la ruta tafonómica recorrida por el balénido.

5.3.3. RUTA TAFONÓMICA

Los estudios realizados en cetáceos fósiles y actuales permiten resumir de manera simplificada las rutas tafonómicas en 4 escenarios posibles: A) varamiento en vida; B) flotación y varamiento; C) hundimiento y eventual refluotación; y D) hundimiento sin refluotación (Schäfer, 1972; Esperante *et al.*, 2009; Esperante & Poma, 2015; ver Capítulo 1). En el presente análisis, las diferentes líneas de evidencia permiten interpretar un recorrido del tipo **D** (hundimiento sin refluotación) ilustrando, de esta manera, los procesos que actuaron durante las etapas bioestratigráficas y fosildiagnósticas. En primer lugar, luego de su muerte, el cadáver del ejemplar fue afectado por procesos de descomposición orgánica que generaron la acumulación de gases en la cavidad abdominal, de manera que se hipotetiza que la flotabilidad adquirida sometió al balénido a merced de las corrientes oceánicas (Fig. 5.7a). En segundo lugar, durante la deriva, y dada la diferencia de densidad entre la zona dorsal y ventral, el cadáver se orientó situando su vientre hacia arriba sobre la superficie del mar y probablemente durante este periodo la aleta caudal haya sufrido procesos de desmembramiento o carroñeo (Silber *et al.*, 1989), exponiendo las vértebras caudales a una inminente desarticulación (Fig. 5.7b). Sin embargo, se estima que la deriva del cadáver debe haberse extendido durante un breve lapso de tiempo, lo cual se evidencia por la preservación de mandíbulas, maxilas y basicráneo asociados. En tercer lugar, la pérdida de gases debido al avance de la descomposición de tejidos blandos permitió su depositación con el dorso hacia abajo en el fondo marino, en un ambiente de plataforma interna caracterizado por una baja energía, aunque con posibles eventos de agitación del fondo, oxigenación normal y salinidad marina, dominado por organismos suspensívoros (e.g. ostras) y afectado por una tasa de sedimentación baja a moderada (Fig. 5.7c). La pérdida de la región caudal probablemente sea el resultado de la combinación de los procesos de desarticulación ocurridos durante la deriva del balénido, desplazamiento de las vértebras por flotación y de las ocasionales corrientes hidráulicas (e.g. ¿tormentas?) que actuaron en el fondo marino.

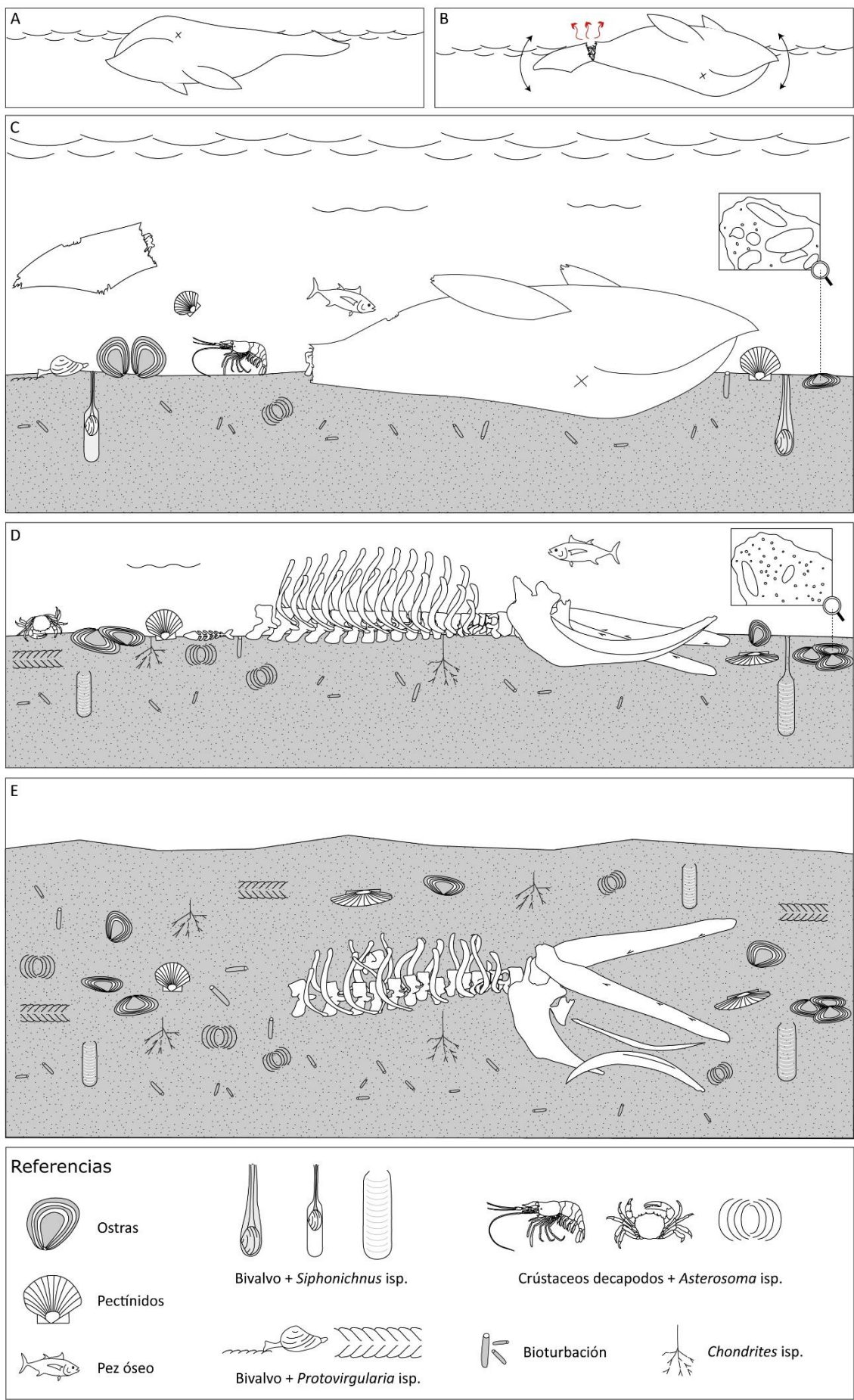


Figura 5.7 (arriba). Ruta tafonómica inferida para el balénido en estudio. A: muerte en el mar, descomposición inicial y flotación de la carcasa. B: Acumulación de gases internos, reorientación, desmembramiento de la aleta caudal y escape de gases (flechas rojas). C: Hundimiento y depositación final en un ambiente de plataforma interna. Primeras etapas de carroñeo en conjunto con descomposición de partes blandas. Se representa la fauna de invertebrados fósiles dominante y los posibles productores de las trazas fósiles relevadas en el nivel portador (icnofacies *Cruziana*, ver Tabla 5.1). En lupa se esquematiza dominancia de *Gastrochaenolites* isp. sobre las valvas, indicando la colonización de organismos esclerobiontes. D: Últimas etapas de carroñeo, descomposición ulterior del cadáver (esqueletización) y sedimentación. Exposición del esqueleto a los procesos de reorientación (postcráneo) y desplazamiento (maxilas). Sepultamiento parcial de invertebrados y trazas. En lupa se esquematiza dominancia de *Entobia* isp. sobre las valvas, indicando una relativa profundización (ver Figura 5.4). E: Orientación y sepultamiento final del balénido con la fauna de invertebrados asociada.

De la misma manera, la interrelación entre factores biológicos y físicos dio como resultado una disposición de la región del postcráneo sobre su lado derecho en la medida que las maxilas se desarticulaban y depositaban en asociación con el resto del cráneo. Por último, el balénido permaneció un corto periodo de tiempo en la interfase agua-sedimento, momento en el cual sus tejidos blandos fueron consumidos, mientras que el movimiento del sustrato por parte de la intensa bioturbación promovió el hundimiento en el sedimento de la carcasa. Así, eventos de mayor tasa de sedimentación resultaron en su sepultamiento final (Fig. 5.7d-e). De esta manera, los procesos post-enterramiento permitieron la conservación del esqueleto en el nivel estudiado. La erosión actual, fuertemente influenciada por la acción del oleaje y las mareas, expuso el nivel fosilífero permitiendo el relevamiento tafonómico realizado en esta tesis. Cabe destacar, que las rutas tafonómicas propuestas inicialmente están sujetas a variables que pueden modificar el curso del cetáceo de manera que dentro de cada escenario surgen posibles variantes (ver Capítulo 1). Por ejemplo, durante un varamiento en vida (y posterior muerte por asfixia) el cadáver puede retornar al mar debido a la acción de las corrientes mareales, disponerse a la deriva por flotabilidad (producto de la descomposición y acumulación de gases internos) y luego depositarse por hundimiento. Además, posteriormente el cadáver puede reflotar, proponiendo la posibilidad a un nuevo recorrido bioestratigráfico. Es evidente que la complejidad de estas rutas tafonómicas está relacionada con el grado de conservación del individuo en el registro fósil ya que, tiempos prolongados de exposición a procesos físicos y biológicos resultan en desmembramiento, desarticulación y fragmentación del esqueleto.

CAUSAS DE MUERTE. Las posibles causas de muerte individual en cetáceos se pueden sintetizar en A) senilidad; B) enfermedad; C) parásitos; D) predación; y E) varamiento en vida (Esperante *et al.*, 2009). Las causas que provocaron la muerte del balénido en estudio son difíciles de determinar, porque muchas de las evidencias que permiten realizar estas inferencias suelen hallarse en las partes blandas del organismo. Dicho esto, no se observan evidencias paleontológicas sobre los huesos que permitan inferir una muerte por senilidad, enfermedad, parásitos y/o predación. En este último caso, inclusive si los fósiles registrasen marcas de dientes de tiburón (por ejemplo), no necesariamente se pueden atribuir a predación, ya que estos animales son carroñeros y suelen alimentarse del cadáver tanto en flotación como una vez depositado en el fondo marino. Además, el carroñeo y/o predación de tiburones no necesariamente resulta en marcas en los huesos ya que estos organismos tienen preferencia

por la grasa y no las partes blandas que se sitúan próximos a los huesos (e.g. músculos) (Esperante, 2002; Esperante & Brand, 2002; Esperante *et al.* 2009). Adicionalmente, las observaciones de Bianucci *et al.* (2002) indican que la predación activa es posible solo sobre misticetos de pequeño porte, mientras que la asociación de la actividad de tiburones con grandes cetáceos es mediante el carroñeo. Cabe destacar, que gran parte del balénido, principalmente el lado derecho del postcráneo y la vista dorsal del cráneo, permanece contenido en la roca a la espera de la preparación en laboratorio. Durante este trabajo no se descarta la posibilidad de hallar marcas o dientes asociados. Sin embargo, diferentes autores han señalado la ocurrencia de dientes de tiburón con esqueletos de cetáceos con alto grado de articulación, indicando que, dadas ciertas condiciones, el carroñeo no necesariamente resulta en la desarticulación y dispersión de los huesos (Dahlgren *et al.*, 2006; Danise & Dominici, 2014). Por otro lado, la muerte por asfixia ocasionada por un varamiento en vida es igualmente improbable que la muerte por senilidad (el balénido podría corresponder a un adulto por la presencia de epífisis vertebrales completamente fusionadas al cuerpo vertebral). Sin embargo, en el primer caso, implicaría que el balénido retornó al mar debido a la acción de la marea. En este escenario, la ruta tafonómica sería diferente a la propuesta y seguramente resultaría en otras condiciones preservacionales.

REFLOTACIÓN. El estilo de preservación del balénido en estudio y la ruta tafonómica propuesta descartan la reflotación del cadáver luego de la depositación en el fondo marino. En principio, debido a que el balénido fue depositado en un ambiente marino somero, es posible inferir que la reflotación no fue inhibida por presión hidrostática (ver Capítulo 1; Danise, 2011; Dominici *et al.*, 2018). Por otro lado, la oxigenación normal indicaría condiciones favorables para la actividad bacteriana, de manera que la acumulación de gases pudo haber ocurrido naturalmente, en el hipotético caso de que el balénido se haya depositado sin haber sufrido desmembramiento y/o carroñeo durante la deriva. Además, los procesos de descomposición orgánica se desarrollan rápidamente en aguas con baja presión hidrostática independientemente de los niveles de oxígeno disuelto. Sin embargo, la actividad bacteriana es muy variable y depende de numerosos factores (e.g. tipo de bacterias involucradas, causa de muerte, presencia de heridas o enfermedades, composición y cantidad de alimento ingerido previo a la muerte del individuo y las condiciones ambientales) (Reisdorf *et al.*, 2012 y referencias citadas allí). Aunque no se registren evidencias, es probable que la actividad carroñera haya estado presente durante la deriva y mientras su exposición en el fondo, permitiendo el escape de los gases de la descomposición orgánica e imposibilitando la reflotación. La temperatura del agua también puede haber jugado un rol en la aceleración de la descomposición, dado que serían aguas cálidas (del Río 1990; 2001). De la misma manera, Cuitiño *et al.* (2019) han interpretado la ausencia del proceso de reflotación para el tipo de conservación de la Categoría 6 (esqueletos articulados de cetáceos fósiles), estilo preservacional propuesto para el balénido en estudio. Por otro lado, Allison *et al.* (1991) han establecido una relación directa entre un bajo grado de articulación y completitud con el proceso de reflotación. Por último, estudios recientes (Danise & Dominici, 2014) proponen la ausencia de regiones esqueléticas (postcráneo o cráneo) como buenos indicadores de reflotación. En sus estudios indican, además, que la permanencia del cadáver en el fondo marino depende de la interrelación entre dos factores biológicos principales: el desarrollo de los gases de descomposición y la tasa

de carroñeo. Sin embargo, estos factores a su vez deben relacionarse con la tasa de sedimentación, ya que juega un rol importante en la inhibición de la reflotación.

TASA DE SEDIMENTACION. La integración de los resultados obtenidos en el presente análisis plantea una discusión en cuanto a las interpretaciones realizadas respecto a la tasa de sedimentación como factor de control en la preservación de los fósiles estudiados (i.e. trazas, invertebrados, balénido). En primer lugar, las condiciones sedimentológicas presentes para el desarrollo de la icnofacies *Cruziana* indicarían un bajo a moderado aporte sedimentario, lo cual permitiría el desarrollo de las estructuras relevadas y la total bioturbación en el nivel portador. De la misma manera, la dominancia de determinados taxones de invertebrados fósiles, principalmente suspensívoros (i.e. ostras, pectínidos), sugieren material en suspensión en el contexto de una sedimentación baja a moderada. Además, la icnofacies *Entobia* registrada sobre las valvas comparten el escenario paleoambiental descripto anteriormente.

Sin embargo, las condiciones de conservación del balénido fósil, caracterizado principalmente por un alto grado de articulación y ausencia de incrustación, sugieren condiciones de tasa de sedimentación alta. En la literatura, el caso de estudio (W1) de Dominici *et al.* (2009), también analizado por Danise *et al.* (2010) y Danise & Dominici (2014), presenta un conflicto similar: la preservación de un cetáceo con incrustaciones de ostras y en asociación con otros vertebrados fue contextualizado en un ambiente de depositación con baja tasa de sedimentación y niveles de oxigenación normales a pesar de un alto grado de articulación del cetáceo. Por otro lado, cabe destacar que, en zonas de *offshore* de fondo blando y baja tasa de sedimentación, los esqueletos de vertebrados marinos se preservan preferentemente mejor articulados que aquellos que se depositan en áreas de *nearshore*, donde el retrabajo previo al enterramiento final es más frecuente (Danise & Dominici, 2014). Continuando esta línea, Peters *et al.* (2009) han establecido una relación estratigráfica en depósitos de plataforma siliciclástica (Eoceno superior de Egipto) entre el estilo de preservación de cetáceos y los diferentes cortejos sedimentarios. Los autores sitúan los ejemplares completos y con alto grado de articulación en depósitos de *shoreface* con tasas de sedimentación elevadas. En particular, observan la ocurrencia de este estilo de preservación con el FSST (*falling stage system tract*), en un escenario de regresión marina seguida de una rápida depositación de arena fina durante una caída en el nivel del mar.

Recapitulando, en el presente análisis, la presencia de una abundante bioturbación sobre el sedimento (icnofacies *Cruziana*), una relativamente baja bioerosión sobre las conchillas (icnofacies *Entobia*) y un alto grado de articulación del balénido en estudio, supone un debate en relación a un cambio (aumento) en la tasa de sedimentación, acortando el tiempo de exposición del cadáver en la interfase agua-sedimento y facilitando su rápido enterramiento. Sin embargo, es importante considerar el rol de los organismos bioturbadores, ya que esta actividad pudo haber facilitado el hundimiento de la carcasa por remoción del sustrato. De esta manera, es posible afirmar que la tasa de sedimentación se mantuvo constante, caracterizada por una intensidad baja a moderada que inhibió el desarrollo del estadio arrecifal (colonización de

organismos sobre los huesos) sobre los huesos del balénido y, que el sepultamiento final es una combinación de dicha sedimentación y la intensa bioturbación que facilitó el hundimiento de la carcasa.

IMPACTO ECOLÓGICO. La depositación de un cetáceo en el fondo marino puede generar un impacto ecológico importante en áreas que normalmente son escasas en recursos (Smith, 2006). Los análisis que se han propuesto reconocer los estadios ecológicos presentados por Smith & Baco (2003) para cetáceos (ver Capítulo 1), se han concentrado en ambientes profundos (Danise *et al.*, 2010; 2013; Belaústegui *et al.*, 2011). Sin embargo, Danise & Dominici (2014) han iniciado una búsqueda correlativa entre estos estadios y los sucesos ocurridos en ambientes someros. En líneas generales, los procesos que actúan en ambientes someros son más diversos que en ambientes profundos siendo, en ciertas circunstancias, difícil reconocer una fauna específica asociada al cetáceo. De todas maneras, estos autores han podido identificar en ambientes someros las etapas iniciales del impacto ecológico (i.e. carroñeros móviles y enriquecimiento oportunista) debido a la presencia de dientes de tiburón y de trazas fósiles producidas por organismos consumidores de huesos (anélidos marinos del género *Osedax*; Dubilier *et al.*, 2008). Estudios tafonómicos sobre cetáceos sugieren que la importancia trófica de estos organismos crece en la medida que aumenta la profundidad, de manera que la acción bioerosiva de *Osedax* es baja en profundidades de plataforma y prácticamente nula en ambientes costeros (Dahlgren *et al.*, 2006; Braby *et al.*, 2007). Sin embargo, estudios recientes indican que a lo largo de su evolución, las anélidos del género *Osedax* se han adaptado a colonizar huesos de vertebrados marinos desde ambientes batiales hasta áreas de baja profundidad, registrándose en esqueletos de reptiles marinos mesozoicos y durante el Cenozoico y en la actualidad en cetáceos, peces óseos y aves marinas (Kiel *et al.*, 2010; Rouse *et al.*, 2011; Boessenecker & Fordyce, 2014; Danise & Higgs, 2015; Shimabukuro & Sumida, 2019; Fujiwara *et al.*, 2019). Además, estudios experimentales han comprobado su adaptabilidad a huesos de diferentes organismos, inclusive de vertebrados terrestres actuales (Jones *et al.*, 2008). El constante aumento en las evidencias de *Osedax* en ambientes de plataforma en combinación con su tendencia a consumir rápidamente un amplio rango de esqueletos de vertebrados, sugiere que *Osedax* probablemente tenga un rol significativamente negativo en la preservación de vertebrados marinos en el registro fósil (Danise & Higgs, 2015). Sin embargo, la predictibilidad de la acción de *Osedax* es mayor en ambiente profundo ya que en aguas someras los procesos destructivos dificultan su análisis (Dominici *et al.*, 2009). Por otro lado, el estadio sulfofílico puede ser evidenciado por la presencia de moluscos quimiosimbióticos (e.g. bivalvos heterodontos del orden Lucinida) mientras que la etapa arrecifal es observada en aquellos huesos que muestran incrustaciones de invertebrados. Ninguna de estas fuentes de evidencia se ha preservado en el balénido estudiado en la presente tesis, sin embargo, es probable que al menos la fase de carroñeo haya estado presente ya que el arribo de una importante cantidad de materia orgánica supone la visita de organismos en busca de alimento. Por último, es interesante mencionar la importancia de los estudios experimentales (e.g. Anderson & Bell, 2014; Syme & Salisbury, 2014) para entender los procesos de descomposición y colonización de la biota sobre los cadáveres de vertebrados en ambientes marinos. En este contexto, la información disponible en un sentido metódico detallista y controlado diariamente para cetáceos es prácticamente nula y motiva la propuesta de proyectos con tal fin.

5.4. CONCLUSIONES

En ambientes marinos someros (e.g. plataforma interna) los factores que controlan la preservación de un cetáceo son variables y muestran una complejidad mayor en su análisis que los que actúan en ambientes profundos. Las inferencias realizadas a partir de las evidencias sedimentológicas y tafonómicas han permitido estimar un posible recorrido postmortem del organismo. Así, las conclusiones que se desprenden de esta tesis se relacionan con las hipótesis planteadas en el Capítulo 1, y se detallan a continuación:

1. El cetáceo misticeto en estudio (PV-06) pertenece a la familia Balaenidae. El estadio ontogenético del ejemplar corresponde a un adulto o subadulto. El análisis en detalle de sus caracteres permitirá profundizar su asignación taxonómica.

2. El balénido murió, flotó un tiempo y se depositó sobre el lecho marino en un ambiente de plataforma interna de baja energía, bajo condiciones de productividad, oxigenación y salinidad normal, caracterizado por un fondo blando y una tasa de sedimentación baja a moderada, que determinó, en conjunto con la actividad bioturbadora, un enterramiento relativamente rápido dado el grado de articulación y asociación de los elementos óseos. La preparación del balénido en laboratorio y nuevos relevamientos tafonómicos, sedimentológicos y estratigráficos en el área de estudio, permitirán obtener información adicional en función de una reconstrucción más detallada que relacione correctamente los procesos físicos y biológicos que controlaron la conservación del balénido.

3. El ejemplar analizado no sufrió procesos de refluotación, fundamentado principalmente en el alto grado de articulación y en la representatividad de ciertos elementos óseos (e.g. mandíbulas). La deriva durante la flotación fue breve, y en el fondo el transporte fue nulo dado su estado excepcional de preservación. Los procesos de carroñeo no han sido registrados por evidencias paleontológicas, sin embargo, la participación de organismos carroñeros es sugerida en función del arribo repentino de materia orgánica, en la ausencia de la zona caudal, estructuras de colapso y/o deformación sobre el sedimento. Los huesos faltantes pueden deberse a procesos de desmembramiento, desarticulación, carroñeo y transporte durante la deriva (e.g. región caudal), a procesos erosivos actuales (e.g. serie de costillas) y/o a falta de preparación (i.e. destape y delimitación del balénido) (e.g. huesos de la aleta).

4. La depositación del cadáver del balénido no generó un impacto ecológico relevante, al menos no distinguible en base a las observaciones realizadas. La fauna asociada registrada corresponde al tipo de comunidad característica del ambiente sedimentario donde se hallaron los restos.

6. BIBLIOGRAFÍA

Agnolin, F., & Lucero, S. (2004). Registros de cetáceos del Mioceno tardío de Entre Ríos, Argentina. *Revista de biología marina y oceanografía*, 39(2), 107-110.

Aguilera, O. A., García, L., & Cozzuol, M. A. (2008). Giant-toothed white sharks and cetacean trophic interaction from the Pliocene Caribbean Paraguaná Formation. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(2), 204-208.

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

Ameghino, C. (1890). Exploraciones geológicas en Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 9(1):3–46 (Buenos Aires).

Ameghino, F. (1897). Mammifères crétacésdel' Argentine. Deuxime contribution a la connassaince de la faune mammologique des couches a Pyrotherium. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18 (Buenos Aires).

Ameghino, F. (1906). Les formations sedimentaires du Cretacé superieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8 (Buenos Aires).

Anderson, G. S., & Bell, L. S. (2014). Deep coastal marine taphonomy: investigation into carcass decomposition in the Saanich Inlet, British Columbia using a baited camera. *PLoS One*, 9(10).

Aslan, A. & Behrensmeyer, A. K. (1996). Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: The East Fork River, Wyoming. *Palaios*, 411-421.

Baez, A. M. y Gasparini, Z. (1977). Orígenes de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana*, 14: 149 – 232.

Baldwin, C. T., & McCave, I. N. (1999). Bioturbation in an active deep-sea area; implications for models of trace fossil tiering. *Palaios*, 14(4), 375-388.

Ballance, L. T. (2009). Cetacean Ecology. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 196-201). Academic Press.

Bannister, J. L. (2009). Baleen whales (mysticetes). In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 80-89). Academic Press.

Barnes, L. G., & McLeod, S. A. (1984). The fossil record and phyletic relationships of gray whales. *The gray whale Eschrichtius robustus*, 3-32.

Barnes, L. G., Goedert, J. L., & Furusawa, H. (2001). The earliest known echolocating toothed whales (Mammalia; Odontoceti): preliminary observations of fossils from Washington State. *Mesa Southwest Museum Bulletin*, 8, 91-100.

Barnes, K. M. & Hiller, N. (2010). The taphonomic attributes of a Late Cretaceous plesiosaur skeleton from New Zealand. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 34 (2010), pp. 333-344.

Baumgartner, M. F., Mayo, C. A., & Kenney, R. D. (2007). Enormous carnivores, microscopic food, and a restaurant that's hard to find. *The urban whale: North Atlantic right whales at the crossroads*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 138-171.

Beardmore, S. R., Orr, P. J., Manzocchi, T., Furrer, H., Johnson, C. (2012). Death, decay and disarticulation: modelling the skeletal taphonomy of marine reptiles demonstrated using *Serpianosaurus* (Reptilia; Sauropterygia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 337–338 (2012), pp. 1-13.

Behrensmeyer, A. K. (1975). The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya.

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

Behrensmeyer, A. K. (1991). Terrestrial vertebrate accumulations. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, 9, 291-335.

Belaústegui, Z., & Gibert, J. D. (2009). Icnofábrica de *Cylindrichnus* en el Mioceno de la costa de Tarragona (Cataluña, España). *Paleolusitana*, 1, 97-104.

Belaústegui, Z., de Gibert, J. M., Domenech, R., Muniz, F., & Martinell, J. (2011). Taphonomy and paleoenvironmental setting of cetacean remains from the Middle Miocene of Tarragona (NE Spain). *Geobios*, 44(1), 19-31.

Berger, W. H. (2007). Cenozoic cooling, Antarctic nutrient pump, and the evolution of whales. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(21-22), 2399-2421.

Berta, A., & Deméré, T. A. (2009). Mysticetes, Evolution. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 749-753). Academic Press.

Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2006). Marine mammals: evolutionary biology. *Elsevier*.

Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2015). Marine Mammals: Evolutionary Biology, 3rd ed. Academic Press, Burlington, MA.

Bertels, A. (1970). Sobre el "Piso Patagoniano" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. *Asociación Geológica Argentina*, Revista 25:495–501 (Buenos Aires).

Bertels, A. & Madeira - Falcetta, M. (1977). Neogene foraminifera - South Atlantic. En: F. Swain (ed.), *Stratigraphic Micropaleontology of Atlantic Basin and Borderland*: 441-466.

Bertels, A. (1979). Paleobiogeografía de los foraminíferos del Cretácico superior y Cenozoico de América del Sur. *Ameghiniana* 16 (3 - 4): 273 - 356.

Best, P. B., & Schell, D. M. (1996). Stable isotopes in southern right whale (*Eubalaena australis*) baleen as indicators of seasonal movements, feeding and growth. *Marine Biology*, 124(4), 483-494.

Bianucci, G., Bisconti, M., Landini, W., Storai, T., Zuffa, M., Giuliani, S., & Moietta, A. (2000). Mediterranean White shark-cetaceans interactions through time: a comparison between Pliocene and recent data. In *IV European Elasmobranch Association Meeting*.

Bianucci, G., Lambert, O., & Post, K. (2010). High concentration of long-snouted beaked whales (genus *Messapicetus*) from the Miocene of Peru. *Palaeontology*, 53(5), 1077-1098.

Bianucci, G., Collareta, A., Bosio, G., Landini, W., Gariboldi, K., Gioncada, A., Lambert, O., Malinverno, E., Muizon, C., Varas-Malca, R., Maria Villa, I., Urbina, M. & Di Celma, R. (2018). Taphonomy and palaeoecology of the lower Miocene marine vertebrate assemblage of Ullujaya (Chilcatay Formation, East Pisco Basin, southern Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 511, 256-279.

Bianucci, G., Marx, F. G., Collareta, A., Di Stefano, A., Landini, W., Morigi, C., & Varola, A. (2019). Rise of the titans: baleen whales became giants earlier than thought. *Biology letters*, 15(5), 20190175.

Bisconti, M. (2000). New description, character analysis and preliminary phyletic assessment of two Balaenidae skulls from the Italian Pliocene. *Palaeontographia Italica*, 87, 37-66.

Bisconti, M. (2003). Evolutionary history of Balaenidae. *Cranium*, 20(1), 9-50.

Bisconti, M. (2005). Skull morphology and phylogenetic relationships of a new diminutive balaenid from the Lower Pliocene of Belgium. *Palaeontology*, 48(4), 793-816.

Bisconti, M. (2014). Anatomy of a new cetotheriid genus and species from the Miocene of Herentals, Belgium, and the phylogenetic and palaeobiogeographical relationships of Cetotheriidae ss. (Mammalia, Cetacea, Mysticeti). *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(5), 377-395.

Bisconti, M., Lambert, O., & Bosselaers, M. (2017). Revision of “*Balaena*” belgica reveals a new right whale species, the possible ancestry of the northern right whale, *Eubalaena glacialis*, and the ages of divergence for the living right whale species. *PeerJ*, 5: e3464.

Blissett, D. J., & Pickerill, R. K. (2007). Systematic ichnology of microborings from the Cenozoic White Limestone Group, Jamaica, West Indies crescent-shaped boring. *Scripta Geologica*, (134).

Boessenecker, R. W. & Perry, F. A. (2011). Mammalian bite marks on juvenile fur seal bones from the Late Neogene Purisima Formation of Central California. *Palaios* 26: 115–120.

Boessenecker, R. W. (2013). Pleistocene survival of an archaic dwarf baleen whale (Mysticeti: Cetotheriidae). *Naturwissenschaften*, 100(4), 365-371.

Boessenecker R. W., Perry F. A. & Schmitt J.G. (2014). Comparative taphonomy, taphofacies, and bonebeds of the Mio-Pliocene Purisima Formation, central California: strong physical control on marine vertebrate preservation in shallow marine settings. *PLoS ONE* 9.

Boessenecker, R. W., & Fordyce, R. E. (2014). Trace fossil evidence of predation upon bone-eating worms on a baleen whale skeleton from the Oligocene of New Zealand. *Lethaia*, 48(3), 326-331.

Boessenecker & Fordyce. (2015a). Anatomy, feeding ecology, and ontogeny of a transitional baleen whale: a new genus and species of Eomysticetidae (Mammalia: Cetacea) from the Oligocene of New Zealand. *PeerJ* 3: e1129.

Boessenecker, R. W., & Fordyce, R. E. (2015b). A new genus and species of eomysticetid (Cetacea: Mysticeti) and a reinterpretation of 'Mauicetus' lophocephalus Marples, 1956: transitional baleen whales from the upper Oligocene of New Zealand. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(3), 607-660.

Bouetel, V. (2005). Phylogenetic implications of skull structure and feeding behavior in balaenopterids (Cetacea, Mysticeti). *Journal of Mammalogy*, 86(1), 139-146.

Brain, C. K. (1980). Some Criteria for the Recognition of Bone-collecting Agencies in African Caves. In *Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, edited by Behrensmeyer A. K. and Hill A. P., pp. 107–130. University of Chicago Press, Chicago.

Brett, C. E. & Baird, G. C. (1986). Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios* 1:207–227.

Brinkman, D. B., Eberth, D. A., Currie, P. J. (2007). From bonebeds to paleobiology: applications of bonebed data. R.R. Rogers, D.A. Eberth, A.P. Fiorillo (Eds.), *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*. University of Chicago Press, Chicago (2007), p. 221-163.

Brinkman, D. B., Russell, A. P., Eberth, D. A., Peng, J. H. (2004). Vertebrate palaeocommunities of the lower Judith River Group (Campanian) of southeastern Alberta, Canada, as interpreted from vertebrate microfossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 213 (3–4) (2004), pp. 295-313.

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

Brand, L. R., Hussey, M., & Taylor, J. (2003). Taphonomy of freshwater turtles: decay and disarticulation in controlled experiments. *Journal of Taphonomy*, 1(4), 233-245.

Brand, L. R., Esperante, R., Chadwick, A. V., Porras, O. P., & Alomía, M. (2004). Fossil whale preservation implies high diatom accumulation rate in the Miocene–Pliocene Pisco Formation of Peru. *Geology*, 32(2), 165-168.

Brenchley, P. J., & Newall, G. (1970). Flume experiments on the orientation and transport of models and shell valves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 7(3), 185-220.

Brenner, K. (1976). Ammoniten-Gehäuse als Anzeiger von Palaeo-Strömungen.

Brett, C. E. (1990). Destructive taphonomic processes and skeletal durability. In *Paleobiology: A Synthesis* (pp. 223-226).

Brett, C. E., & Baird, G. C. (1986). Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 207-227.

Brett, C. E., Parsons-Hubbard, K. M., Walker, S. E., Ferguson, C., Powell, E. N., Staff, G., Ashton-Alcox, K.A., & Raymond, A. (2011). Gradients and patterns of sclerobionts on experimentally deployed bivalve shells: synopsis of bathymetric and temporal trends on a decadal time scale. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312(3-4), 278-304.

Brett, C. E., Smrecak, T., Hubbard, K. P., & Walker, S. (2012). Marine sclerobiofacies: encrusting and endolithic communities on shells through time and space. In *Earth and life* (pp. 129-157). Springer, Dordrecht.

Bromley, R. G. (1975). Trace fossils at omission surfaces. In *The study of trace fossils* (pp. 399-428). Springer, Berlin, Heidelberg.

Bromley, R. G. (1981). Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta geológica hispánica*, 16(1), 55-64.

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

Bromley, R. G. (2003). A stratigraphy of marine bioerosion. *Geological Society, London, Special Publications*, 228(1), 455-479.

Bromley, R. G. (2005). Preliminary study of bioerosion in the deep-water coral *Lophelia*, Pleistocene, Rhodes, Greece. In *Cold-water Corals and Ecosystems* (pp. 895-914). Springer, Berlin, Heidelberg.

Bromley, R. G., & Asgaard, U. (1975). Sediment structures produced by a spatangoid echinoid: a problem of preservation. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 24(3-4), 261-281.

Bromley, R. G., & Asgaard, U. (1993). Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 2(2), 93-116.

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

Bromley, R. G., & Uchman, A. (2003). Trace fossils from the Lower and Middle Jurassic marginal marine deposits of the Sorthat Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 52, 185-208.

Bronn, H. G. (1837). Lethaea Geognostica: oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. *Das Übergangs-bis Oolithen-Gebirge enthaltend* (Vol. 1). E. Schweizerbart.

Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2011). *Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press.

Buatois, L. A., Carmona, N. B., Curran, H. A., Netto, R. G., Mángano, M. G., & Wetzel, A. (2016). The Mesozoic marine revolution. In *The trace-fossil record of major evolutionary events* (pp. 19-134). Springer, Dordrecht.

Buatois, L. A., Wisshak, M., Wilson, M. A., & Mángano, M. G. (2017). Categories of architectural designs in trace fossils: a measure of ichnodisparity. *Earth-Science Reviews*, 164, 102-181.

Buatois, L.A., Bromley, R.G., Mángano, M.G., Bellosi, E. & Carmona, N.B. (2003a). Ichnology of shallow marine deposits in the Miocene Chenque Formation of Patagonia: complex ecologic structure and niche partitioning in Neogene ecosystems. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* N° 9: 85-95.

Buatois, L.A., Bromley, R.G., Carmona, N.B., Mángano, M.G. & Bellosi, E. (2003b). Tiering structure and ichnoguilds from Miocene lower shoreface deposits, Playa Las Cuevas, Patagonia, Argentina. *7ª International Ichnofabric Workshop (Basel), Abstract Book*:

Buchholtz, E. A. (2011). Vertebral and rib anatomy in *Caperea marginata*: implications for evolutionary patterning of the mammalian vertebral column. *Marine Mammal Science*, 27(2), 382-397.

Buono, M. R. (2013). *Evolución de los Balaenidae* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional DE La Plata).

Buono, M. R. (2014). Evolución de los Balaenidae (Mammalia, Cetacea, Mysticeti) del Mioceno de Patagonia: Sistemática, filogenia y aspectos paleobiológicos. *Doctoral dissertation*, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.

Buono, M. R., Dozo, M. T., Marx, F. G., & Fordyce, R. E. (2013). A Late Miocene potential neobalaenine mandible from Argentina sheds light on the origins of the living pygmy right whale. *Acta Paleontológica Polónica*, 59(4), 787-793.

Buono, M. R., Fernández, M. S., Cozzuol, M. A., Cuitiño, J. I., & Fitzgerald, E. M. (2017). The early Miocene balaenid *Morenocetus parvus* from Patagonia (Argentina) and the evolution of right whales. *PeerJ*, 5, e4148.

Cabrera, A. (1926). Cetáceos fósiles del Museo de la Plata. *Revista del Museo de la Plata*, 29, 363-411.

Cadée, G. C. (1991). The history of taphonomy. In: S. K. Donovan (ed.) *The Processes of Fossilization*, pp. 3-21. London: Belhaven Press.

Camacho, H. (1974). Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. *Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales* 26 (Buenos Aires).

Camacho, H. (1979a). Descripción Geológica de las Hojas 47b y 48b (Bahía Camarones), Provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* N° 153 (Buenos Aires).

Camacho, H. (1979b). Significados y usos de “Patagoniano”, “Patagoniense”, “Formación Patagónica”, “Formación Patagonia” y otros términos de la estratigrafía del Terciario marino argentino. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 34(3):235–242 (Buenos Aires).

Camacho, H. (1980). La Formación Patagonia, su nuevo esquema estratigráfico y otros temas polémicos. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 35(2):276–281 (Buenos Aires).

Carmona, N. B., Buatois, L. A., Mángano, M. G. & Bromley, R. G. (2008). Ichnology of the Lower Miocene Chenque formation, Patagonia, Argentina: Animal-substrate interactions and the modern evolutionary fauna. *Ameghiniana*, 45, 1.

Casey, M. M., Fraser, N. C., Kowalewski, M. (2007). Quantitative taphonomy of a Triassic reptile *Tanytrachelos ahynis* from the Cow Branch Formation, Dan River Basin, Solite Quarry, Virginia. *Palaios*, 22 (2007), pp. 598-611.

Castro, L. N. (1981). Estudio sedimentológico de las psamitas, pelitas y calizas de la Formación Puerto Madryn, correspondiente a las localidades de Puerto Pirámide y Punta Delgada, península de Valdés, provincia de Chubut. *Grade (Licenciatura) dissertation*, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1-199.

Christmas, J. F., McGinty, M. R., Randle, D. A., Smith, G. F., & Jordan, S. J. (1997). Oyster shell disarticulation in three Chesapeake Bay tributaries. *Journal of Shellfish Research*, 16(1), 115-124.

Cione, A. L. (1978). Aportes Paleoiictiológicos al conocimiento de la evolución de las Paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos conexos. *Ameghiniana* 15: 183 - 208.

Cozzi, B., Huggenberger, S., & Oelschäger, H. (2017). Anatomy of dolphins. Amsterdam: *Academic Press*.

Cozzuol, M. A. (1993). *Mamíferos acuáticos del mioceno medio y tardío en Argentina: sistemática, evolución y biogeografía. Doctoral dissertation*, Universidad Nacional de La Plata.

Cozzuol, M. A. (1996). The record of the aquatic mammals in southern South America. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30, 321-342.

Cranford, T. W., Amundin, M., & Norris, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *Journal of morphology*, 228(3), 223-285.

Cuitiño, J. I., Buono, M. R., Viglino, M., Farroni, N. D., & Bessone, S. (2019). Factors affecting the preservation and distribution of cetaceans in the lower Miocene Gaiman Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 526, 110-125.

Cuitiño, J. I., Dozo, M. T., Claudia, J., Buono, M. R., Palazzesi, L., Fuentes, S., & Scasso, R. A. (2017). Miocene marine transgressions: Paleoenvironments and paleobiodiversity. In *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina* (pp. 47-84). Springer, Cham.

Cummings, W. C. (1985). Right Whales, *Eubalaena glacialis* (Muller, 1776) and *Eubalaena australis* (Desmoulins, 1822). *Handbook of Marine Mammals*, vol. 3, *The Sirenians and Baleen Whales*.

Cutler, A. H., & Flessa, K. W. (1995). Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana maritima*, 25(4), 115-122.

Dahlgren, T. G., Wiklund, H., Kallstrom, B., Lundalv, T., Smith, C. R., & Glover, A. G. (2006). A shallow-water whale-fall experiment in the north Atlantic. *Cahiers de Biologie Marine*, 47(4), 385.

Danise, S. (2011). Modern and fossil shallow water whale fall communities. *Unpublished Doctorate Thesis*, University of Florence, Florence.

Danise, S., Dominici, S. & Betocchi, U. (2010): Mollusk species at a Pliocene shelf whale fall (Orciano Pisano, Tuscany). *Palaios* 25, 449–556.

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

Danise S., Dominici, S., Glover, A. G. & Dahlgren, T. G. (2013). Molluscs from a shallow-water whale-fall and their affinities with adjacent benthic communities on the Swedish west coast. *Mar. Biol. Res.* 10, 3–16.

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

Danise, S. & Dominici, S. (2014). A record of fossil shallow-water whale falls from Italy. *Lethaia* 47, 229–243.

Danise, S. & Higgs, N. D. (2015). Bone-eating Osedax worms lived on Mesozoic marine reptile deadfalls. *Biol. Lett.* 11: 20150072.

Darwin, C. (1846). Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836. *Smith Elder and Co.* London, p 280.

de Lavigerie, G. D., Bosselaers, M., Goolaerts, S., Park, T., Lambert, O., & Marx, F. G. (2020). New Pliocene right whale from Belgium informs balaenid phylogeny and function. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-26.

del Río, C. J. (1986). Bivalvos fósiles del Mioceno de península Valdés (provincia del Chubut). In *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Vol. 3, pp. 111-117).

del Río, C. J. (1987). Revisión de la Familia Arcidae (Mollusca: Bivalvia) en el Mioceno de la Provincia de Entre Ríos, República Argentina. In *Decimo Congresso Brasileiro de Paleontologia, Actais* (pp. 479-493).

del Río, C. J. (1988). Bioestratigrafía y cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio). Provincia del Chubut-Argentina. In *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Vol. 40, pp. 231-254).

del Río, C. J. (1989). Bioestratigrafía y Paleontología de los Bivalvos y Gastrópodos de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio marino) de península Valdés y alrededores de Puerto Madryn, Provincia del Chubut. *Tesis de Doctorado en Ciencias Geológicas*. Tesis 2234, 672 p. Universidad de Buenos Aires.

del Río, C. J. (1990). Composición, Origen y Significado Paleoclimático de la malacofauna “Entrerriense” (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 42: 205 - 224.

del Río, C. J. (1991). Revisión sistemática de los bivalvos de la formación Paraná (Mioceno medio): provincia de Entre Ríos, Argentina (No. 7). *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*.

del Río, C. J. (1992). Middle Miocene bivalves of the Puerto Madryn Formation, Valdes Peninsula, Chubut Province, Argentina (Nuculidae-Pectinidae). Part I. *Palaeontographica Abteilung A*, 1-58.

del Río, C. J. (1994). Middle Miocene bivalves of the Puerto Madryn Formation (Valdes Peninsula, Chubut Province, Argentina). Through Lucinidae to Pholadidae. Part II. *Paleontographica Abt. A*, 231:93-132

del Río, C. J. (2000). Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. *El Neógeno de Argentina, Serie Correlación Geológica*, 14, 77-101.

del Río, C. J. (2004) Tertiary marine Molluscan Assemblages of Eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *J Paleontol* 78(6):1097–1112.

del Río, C. J., & Martínez Chiappara, S. A. (1998). II. 2-Clase Bivalvia Linné, 1758. *Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 15, 48-151.

del Río, C. J., Martínez, S. A. & Scasso, R. A. (1999a). Análisis Biofacial de la Formación Puerto Madryn (Chubut, Argentina. *14º Congreso Geológico Argentino* (Salta, 1999), *Resúmenes Acta* 1: 48.

del Río, C. J., Scasso, R. A. & Martínez, S. A. (1999b). Ciclos de profundización y tafonomía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno). Una interpretación Batimétrica y Paleoambiental. *14º Congreso Geológico Argentino* (Salta, 1999), *Resúmenes en Acta I*: 48

del Río, C. J., Martínez, S. A., & Scasso, R. A. (2001). Nature and origin of spectacular marine Miocene shell beds of northeastern Patagonia (Argentina): Paleoecological and bathymetric significance. *Palaaios*, 16(1), 3-25.

del Río, C. J., Martínez, S. A., McArthur, J. M., Thirlwall, M. F., & Pérez, L. M. (2018). Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*, 85, 312-324.

Deméré, T. A., & Berta, A. (2008). Skull anatomy of the Oligocene toothed mysticete *Aetiocetus weltoni* (Mammalia; Cetacea): implications for mysticete evolution and functional anatomy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154(2), 308-352.

Deméré, T. A., & Cerutti, R. A. (1982). A Pliocene shark attack on a cethotheriid whale. *Journal of Paleontology*, 1480-1482.

Deméré, T. A., Berta, A., & McGowen, M. R. (2005). The taxonomic and evolutionary history of fossil and modern balaenopteroid mysticetes. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1-2), 99-143.

Deméré, T. A., McGowen, M. R., Berta, A., & Gatesy, J. (2008). Morphological and molecular evidence for a stepwise evolutionary transition from teeth to baleen in mysticete whales. *Systematic Biology*, 57(1), 15-37.

Deméré, T. A., & Pyenson, N. D. (2015). Filling the miocene 'balaenid gap'—the previously enigmatic *Peripolocetus vexillifer* Kellogg, 1931 is a stem balaenid (Cetacea: Mysticeti) from the middle Miocene (Langhian) of California, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, 2015.

Di Paola, E.C., Marchese, H. G. (1973). Litoestratigrafía de la Formación Patagonia en el área tipo (Bajo de San Julián-desembocadura del río Santa Cruz). Provincia de Santa Cruz. República Argentina. *5º Congreso Geológico Argentino*. Actas 3:207–222

Domènech, R., de Gibert, J. M., & Martinell, J. (2001). Ichnological features of a marine transgression: Middle Miocene rocky shores of Tarragona, Spain. *Geobios*, 34(1), 99-107.

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

Dominici, S., Danise, S., & Benvenuti, M. (2018). Pliocene stratigraphic paleobiology in Tuscany and the fossil record of marine megafauna. *Earth-Science Reviews*, 176, 277-310.

d'Orbigny, A. D. (1842). Voyage dans l'Amérique méridionale: le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la république Argentine, la Patagonie, la république du Chili, la republ. de Bolivia, la republ. du Pérou (Vol. 2). *Pitois-Levrault*.

Dozo, M. T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Massaferro, G., Scasso, R. & Tambussi, C. P. (2010). Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297(1), 100-109.

Driscoll, E. G. (1970). Selective bivalve shell destruction in marine environments; a field study. *Journal of Sedimentary Research*, 40(3), 898-905.

Dubilier, N., Bergin, C., & Lott, C. (2008). Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 725-740.

Eberth, D. A., Rogers, R. R., & Fiorillo, A. R. (2007). A practical approach to the study of bonebeds. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, 265-331.

Efremov, J. A. (1940). Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan American Geologist*.

Ehret, D. J., MacFadden, B. J., & Salas-Gismondi, R. (2009). Caught in the act: trophic interactions between a 4-million-year-old white shark (*Carcharodon*) and mysticete whale from Peru. *Palaios*, 24(5), 329-333.

Einsele, G. & Seilacher, A. (1982). Paleogeographic significance of tempestites and periodites. In: Einsele G, Seilacher A (eds) *Cyclic and event stratification*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 531–536.

El-Hedeny, M. M. (2005). Taphonomy and paleoecology of the middle Miocene oysters from Wadi Sudr, Gulf of Suez, Egypt. *Revue de Paléobiologie*, 24(2), 719.

El-Hedeny, M. M., & El-Sabbagh, A. M. (2007). Macro-borings on Late Cretaceous oysters of Egypt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 244(3), 273-286.

Emery, K. O. (1968). Positions of empty pelecypod valves on the continental shelf. *Journal of Sedimentary Research*, 38(4), 1264-1269.

Eschricht, D. F., & Reinhardt, J. (1861). Om nordhvalen (*Balaena mysticetus* L.): navnlig med Hensyn til dens Udbredning i Fortiden og Nutiden og til dens ydre og indre Saerkjender (Vol. 5). Trykt i B. Lunos bogtrykkeri ved FS Muhle.

Eschricht, D. F. & Reinhardt, J. (1866). On the Greenland right whale (*Balaena mysticetus* L.). *Ray Society Publication* 40:3–150.

Esperante, R. (2005). How not to become a fossil. Taphonomy of modern whale falls. In *2nd International Meeting TAPHOS* (Vol. 5, pp. 103-104).

Esperante R., Muñiz Guinea F., Nick K.E. (2009). Taphonomy of a Mysticeti whale in the Lower Pliocene Huelva Sands Formation (Southern Spain). *Geológica Acta*, 7 (2009), pp. 489-50.

Esperante, R., Brand, L. R., Chadwick, A., & Poma, O. (2002). Taphonomy of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Peru. In *Current topics on taphonomy and fossilization: Valencia, Spain, Ajuntament de Valencia, International Conference, Taphos 2002, 3rd Meeting on Taphonomy and Fossilization* (pp. 337-343).

Esperante, R., & Brand, L. R. (2002). Preservation of baleen whales in tuffaceous and diatomaceous deposits of the Pisco Fm, southern Peru. In *First International Palaeontological Congress (IPC2002). Geological Society of Australia, Sydney, Australia* (p. 51).

Esperante, R., Brand, L. R., Nick, K. E., Poma, O., & Urbina, M. (2007). Exceptional occurrence of fossil baleen in shallow marine sediments of the Neogene Pisco Formation, Southern Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257, 344–360.

Esperante, R., Muñiz Guinea, F., Nick K. E. (2009). Taphonomy of a Mysticeti whale in the Lower Pliocene Huelva Sands Formation (Southern Spain). *Geológica Acta*, 7 (2009), pp. 489-50.

Esperante, R., & Poma, O. (2014). Taphonomy and palaeopathology of two mysticete whales, upper Miocene Pisco Formation, Peru. *Spanish journal of palaeontology*, 30(1), 1-14.

Esperante, R., Brand, L. R., Chadwick, A. V., & Poma, O. (2015). Taphonomy and paleoenvironmental conditions of deposition of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, southern Peru—A new fossil-lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417, 337-370.

Fagerstrom, J. A. (1964). Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. *Bulletin of the Geological Society of America*, 75, 1197-1216.

Fallows, C., Gallagher, A. J., & Hammerschlag, N. (2013). White sharks (*Carcharodon carcharias*) scavenging on whales and its potential role in further shaping the ecology of an apex predator. *PLoS One*, 8(4), e60797.

Feldmann, R. M. & Palubniak D.S. (1975). Palaeoecology of Maestrichtian oyster assemblages in the Fox Hills Formation.

Fernández López, S. R. (1981). La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural*, 79 (1981), 243-254.

Fernández López, S. R. (1991). Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista española de paleontología*, 6(1), 21-34.

Fernández López, S. R. (2000). Temas de tafonomía.

Fernández López, S. R. & Fernández Jalvo, Y. (2002). The limit between biostratinomy 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

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.

Hogler, J. A. (1994). Speculations on the role of marine reptile deadfalls in Mesozoic deep-sea paleoecology. *Palaaios*, 9 (1994), pp. 42-47.

Hogler, J. A. (1992). Taphonomy and paleoecology of *Shonisaurus popularis* (Reptilia: Ichthyosauria). *Palaaios*, 7:108–117.

Estes, J. A., DeMaster, D. P., Doak, D. F., Williams, T. M., Brownell, R. L. (2007). Whales, whaling and marine ecosystems, *University of California Press*, Berkeley, pp. 286-300

Johnson, R. G. (1960). Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bulletin of the Geological Society of America*, 71, 1075-1086.

Kidwell, S. M. & Flessa, K. W. (1995). The quality of the fossil record: populations, species, and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:269–299.

Kidwell, S. M. & Jablonski, D. (1983). Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. Pp. 195–248. In: Tevesz J. S. and McCall P. L., eds. *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum; New York.

Kidwell, S. M. & Behrensmeyer, A. K. (1988). Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63 (1988), pp. 1-13.

Lawrence, D. R. (1971). The nature and structure of paleoecology. *J. Paleontol.* 45:593–607.

Martill, D. M. (1987). A taphonomic and diagenetic case study of a partially articulated ichthyosaur. *Palaeontology* 30:543–556.

Martill, D. M. (1985). The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 311:155–165.

Martill, D. M., Brito, P. M. & Washington-Evans, J. (2008). Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, Albian) of northeast Brazil: *Cretaceous Research*, v. 29, p. 649–658.

Martin, R. E. (1999). Taphonomy, a process approach. *Cambridge University Press*, Cambridge.

Müller, A. H. (1979). Fossilization (taphonomy). In: Robison RA, Teichert C (eds) Treatise on invertebrate paleontology. A fossilization (taphonomy), biogeography and biostratigraphy. *Geol Soc Am Boulder, and Kansas University Press*, Lawrence, A2-A78.

Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. (2016). Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. *Springer*.

Feruglio, E. (1949–1950). Descripción geológica de la Patagonia. *Dirección General Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, Buenos Aires, vols. 1, 2 and 3

Fitzgerald, E. M. (2004). A review of the Tertiary fossil Cetacea (Mammalia) localities in Australia. *Memoirs of Museum Victoria*, 61(2), 183-208.

Fitzgerald, E. M. (2006). A bizarre new toothed mysticete (Cetacea) from Australia and the early evolution of baleen whales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1604), 2955-2963.

Fitzgerald, E. M. (2010). The morphology and systematics of Mammalodon colliveri (Cetacea: Mysticeti), a toothed mysticete from the Oligocene of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158(2), 367-476.

Fitzgerald, E. M. (2011). A fossil sperm whale (Cetacea, Physeteroidea) from the Pleistocene of Nauru, equatorial southwest Pacific. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(4), 929-931.

Fitzgerald, E. M. (2012). Possible neobalaenid from the Miocene of Australia implies a long evolutionary history for the pygmy right whale *Caperea marginata* (Cetacea, Mysticeti). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(4), 976-980.

Fordyce, R. E. (2002). Oligocene origin of skim-feeding right whales: a small archaic balaenid from New Zealand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:54(A)

Fordyce, R. E. (2009). Cetacean fossil record. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 207-215). Academic Press.

Fordyce, R. E. (2009). Fossil sites, noted. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 459-466). Academic Press.

Fordyce, R. E. (2018). Cetacean evolution. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 180-185). Academic Press.

Fordyce, R. E., & de Muizon, C. (2001). Evolutionary history of cetaceans: a review. *Secondary adaptation of tetrapods to life in water*, 169-233.

Fordyce, R. E., & Marx, F. G. (2013). The pygmy right whale *Caperea marginata*: the last of the cetotheres. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122645.

Fordyce, R. E., & Marx, F. G. (2018). Gigantism precedes filter feeding in baleen whale evolution. *Current Biology*, 28(10), 1670-1676.

Fordyce, R. E., Barnes, L. G., & Miyazah, N. (1994). General aspects of the evolutionary history of whales and dolphins. *Island Arc*, 3(4), 373-391.

Frenguelli, J. (1927). El Entrerriense del Golfo Nuevo en el Chubut. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 39 (Córdoba).

Frey, R. W., & Howard, J. D. (1986). Taphonomic characteristics of offshore mollusk shells, Sapelo Island, Georgia. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 19(1-2).

Frey, R.W. y Pemberton, S.G. (1984). Trace fossils Facies Models. En: R.G. Walker (ed.), *Facies Models. Geoscience Canada Reprints Series*.

Fuentes, S., Cuitiño, J., Martz, P., Pérez Panera, J., Guler, V., Palazzesi, L., Barreda, V., & Scasso, R. (2019). Palaeoenvironmental Reconstruction of the Puerto Madryn Formation (Middle to Late Miocene), Northeast of Patagonia: Palynology, Nannofossils and Stratigraphy. *Ameghiniana* 56: 28–52.

Fujiwara, Y., Jimi, N., Sumida, P. Y., Kawato, M., & Kitazato, H. (2019). New species of bone-eating worm *Osedax* from the abyssal South Atlantic Ocean (Annelida, Siboglinidae). *ZooKeys*, (814), 53.

Futterer, E. (1976). Rezente Schille: Transport und Einregelung tierisches Hartteile im Stromungskanal: Zentralbl. *Geol. Palaont.*, pt, 2, 267-271.

Garcia, E. R. (1970). Ostracodes du Miocene de la République Argentine (“Entrerriense”) de la Peninsule Valdés. *IV Colloque Africain de Micropaleontologie* 391 – 417 (Abidjan).

Gasparini, Z. B. (1968). Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neoqaeus* (Burm.) Rusconi, 1933 (Reptilia, Cocodrilia) del “Mesopotamiense” (Plioceno medio-superior) de Argentina. *Ameghiniana* 5 (8): 299 - 311.

Gasparini, Z. B. & Baez, A. M. (1975). Aporte al conocimiento de la herpetofauna Terciaria de la Argentina. *1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas* 2: 377 – 416.

Geisler, J. H., & Sanders, A. E. (2003). Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, 10(1-2), 23-129.

Govender, R., & Chinsamy, A. (2013). Early Pliocene (5 Ma) shark–cetacean trophic interaction from Langebaanweg, western coast of South Africa. *Palaaios*, 28(5), 270-277.

Haller, M. J. (1978). Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, provincia del Chubut, República Argentina. *Actas 7º Congreso Geológico Argentino* 1:285–297 (Buenos Aires).

Haller, M. J. (1982). Descripción geológica de la Hoja 43 h, Puerto Madryn, provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 184, 5 figs., 6 lám., 8 cuad., 1 mapa. Buenos Aires.

Haller, M. J. & Mendía, J.E. (1980). Las sedimentitas del ciclo Patagónico en el litoral atlántico norpatagónico. Coloquio “R. Wichmann”. Asociación Geológica Argentina. In: Mendía

JR, Bayarsky A (1981) (eds) *Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut. VIII Congreso Geológico Argentino, Actas 3:593–606* (Buenos Aires).

Haller, M. J. (2017). Geology of Península Valdés. In *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina* (pp. 23-46). Springer, Cham.

Hanson, C. B. (1980). Fluvial taphonomic processes: models and experiments. *Fossils in the Making*.

Häussermann, V., Gutstein, C. S., Bedington, M., Cassis, D., Olavarria, C., Dale, A. C., Valenzuela-Toro, A. M., Perez-Alvarez, M. J., Sepúlveda, H. H., McConnell, K. M., Horwitz, F. E. & Försterra, G. (2017). Largest baleen whale mass mortality during strong El Niño event is likely related to harmful toxic algal bloom. *PeerJ*, 5, e3123.

Heald, D. I., & Caputi, N. (1981). Some aspects of growth, recruitment and reproduction in the southern saucer scallop, *Amusium balloti* (Bernardi, 1861) in Shark Bay, Western Australia. *Fisheries Research Bulletin Western Australia (Australia)*. no. 25.

Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2002). Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, 83(2), 480-491.

Herbst, R. y Zabert, L. L. (1987). Microfauna de la Formación Paraná (Mioceno superior) de la Cuenca Chaco - Paranense (Argentina). *Facena* 7: 165 – 206.

Higgs, N. D., Little, C. T. S., Glover, A. G., Dahlgren, T. G., Smith, C. R., Dominici, S. (2011). Evidence of *Osedax* worm borings in Pliocene (3 Ma) whale bone from the Mediterranean. *Hist. Biol.* 24, 269–277.

Hone, D. W., & Benton, M. J. (2005). The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(1), 4-6.

Hooker, S. K. (2009). Toothed whales, overview. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 1173-1179). Academic Press.

Howard, J. D. & Frey, R. W. (1984). Characteristic trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east-central Utah. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 21(2), 200-219.

Hunter, J. P. (1998). Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends in ecology & evolution*, 13(1), 31-36.

Ihering, H. V. (1907). Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Cretacé supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3:7 (Buenos Aires).

Ihering, H. V. (1927). *Geschichte des Atlantische Ozeans*. 237 pp., Jena.

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

Jefferson, T. A., Stacey, P. J., & Baird, R. W. (1991). A review of killer whale interactions with other marine mammals: Predation to co-existence. *Mammal review*, 21(4), 151-180.

Jenkins, R. G., Kaim, A., Amano, K., Sakurai, K., & Matsubara, K. (2018). A new Miocene whale fall community dominated by the bathymodiolin mussel *Adipicola* from the Hobetsu area, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 22(2), 105-111.

Johnston, C., Deméré, T., Berta, A., Yonas, J., & Leger, J. (2010). Observations on the musculoskeletal anatomy of the head of a neonate gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Marine Mammal Science*, 26(1), 186.

Joll, L. M. (1988). Recruitment variation in stocks of the saucer scallop *Amusium balloti* in the Abrolhos Islands area: in *Proceedings of the Australian Scallop Workshop: Hobart, Australia*, p. 61–67.

Joll, L. M. (1989). Swimming behaviour of the saucer scallop *Amusium balloti* (Mollusca: Pectinidea): *Marine Biology*, v. 102, p. 299–305.

Jones, W. J., Johnson, S. B., Rouse, G. W., & Vrijenhoek, R. C. (2008). Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1633), 387-391.

Kellogg, A.R. (1931). Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern River region, California. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Series 4*, 19(12):217–397.

Kelly, S. R., & Bromley, R. G. (1984). Ichnological nomenclature for clavate borings. *Palaeontology*, 27 (Part 4), 793-807.

Kemper, C. M. (2018). Pygmy right whale: *Caperea marginata*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 790-792). Academic Press.

Kenney, R.D. (2009). North Atlantic, North Pacific, and Southern right whales. In: Perrin WF, Wursig B, Thewissen JGM, eds. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego: Academic Press, 806–813.

Kenney, R. D. (2018). Right whales: *Eubalaena glacialis*, *E. japonica*, and *E. australis*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 817-822). Academic Press.

Kidwell, S. M., & Behrensmeier, A. K. (1987). Overview: Ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63(1-3), 1-13.

Kidwell, S. M., & Flessa, K. W. (1996). The quality of the fossil record: populations, species, and communities. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 24(1), 433-464.

Kidwell, S. M., & Holland, S. M. (1991). Field description of coarse bioclastic fabrics. *Palaaios*, 6(4), 426-434.

Kidwell, S. M., & Jablonski, D. (1983). Taphonomic feedback ecological consequences of shell accumulation. In *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities* (pp. 195-248). Springer, Boston, MA.

Kidwell, S. M., Bosence, D. W., Allison, P. A., & Briggs, D. E. G. (1991). Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. Plenum, New York, 115-209.

Kidwell, S. M., Fuersich, F. T., & Aigner, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 228-238.

Kiel S., Goedert J.L., Kahl W-A. & Rouse G.W. (2010). Fossil traces of the bone-eating worm *Osedax* in early Oligocene whale bones. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 107, 8656–8659.

Kimura, T. (2010). Review of the fossil balaenids from Japan with a re-description of *Eubalaena shinshuensis* (Mammalia, Cetacea, Mysticeti). *Quaderni del Museo di Storia Naturale di Livorno*, 22, 3-21.

Korth, W. W. (1979). Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Carnegie Museum of Natural History*.

Kotake, N. (1991). Packing process for the filling material in Chondrites. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 1(4), 277-285.

Lambert, O., & Gigase, P. (2007). A monodontid cetacean from the Early Pliocene of the North Sea. *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen & Aardwetenschappen*, 77, 197-210.

Lambert, O., Bianucci, G., Post, K., De Muizon, C., Salas-Gismondi, R., Urbina, M., & Reumer, J. (2010). The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature*, 466(7302), 105-108.

Lambertsen, R. H., Ulrich, N. & Straley, J. (1995). Frontomandibular stay of Balaenopteridae: A mechanism for momentum recapture during feeding. *Journal of Mammalogy* 76:877–899.

Lambertsen, R. H., Rasmussen, K. J., Lancaster, W. C., & Hintz, R. J. (2005). Functional morphology of the mouth of the bowhead whale and its implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 86(2), 342-352.

Leclerc, L. M., Lydersen, C., Haug, T., A. Glover, K., T. Fisk, A., & M. Kovacs, K. (2011). Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*) scavenge offal from minke (*Balaenoptera acutorostrata*) whaling operations in Svalbard (Norway). *Polar Research*, 30(1), 7342.

Lescinsky, H. L., Edinger, E., & Risk, M. J. (2002). Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern epeiric sea: taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaios*, 17(2), 171-191.

Leymerie, A. (1842). Suite du mémoire sur le terrain Crétacé du Département de l'Aube. *Société géologique de France*.

Liebig, P. M., Taylor, T. S. A., & Flessa, K. W. (2003). Bones on the beach: marine mammal taphonomy of the Colorado Delta, Mexico. *Palaios*, 18(2), 168-175.

Liebig, P. M., Flessa, K. W., & Taylor, T. S. A. (2007). Taphonomic variation despite catastrophic mortality: analysis of a mass stranding of false killer whales (*Pseudorca crassidens*), Gulf of California, Mexico. *Palaios*, 22(4), 384-391.

Lyman, R. L., & Lyman, C. (1994). Vertebrate taphonomy. *Cambridge University Press*.

MacEachern, J. A. & Bann, K. L., (2008). The role of ichnology in refining shallow marine facies models. In *Recent advances in models of siliciclastic shallow-marine stratigraphy* (Vol. 90, pp. 73-116). Society for Sedimentary Geology (SEPM) Tulsa, USA.

MacEachern, J. A., Bechtel, D. J., & Pemberton, S. G. (1992). Ichnology and sedimentology of transgressive deposits, transgressively-related deposits and transgressive systems tracts in the Viking Formation of Alberta.

McKean, R. L. S., & Gillette, D. D. (2015). Taphonomy of large marine vertebrates in the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) tropic shale of southern Utah. *Cretaceous Research*, 56, 278-292.

Malaspina, A. (1885). La vuelta al mundo por las corbetas Descubierta y Atrevida. Madrid.

Malumián, N. & Náñez, C. (2011). The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: Foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biol J Linn Soc* 103:269.

Malumián, N. & Masiuk, V. (1973). Asociaciones Foraminiferológicas fósiles de la República Argentina. *5º Congreso Geológico Argentino* (Córdoba, 1973), Actas 3: 433-453.

Mángano, M. G., Buatois, L. A., West, R. R., & Maples, C. G. (2002). Ichnology of Pennsylvanian equatorial tidal flat. *The Stull Shale Member at Waverly, Eastern Kansas: Kansas Geological Survey Bulletin*, 245, 133.

Marengo, H. (2015). Neogene micropaleontology and stratigraphy of Argentina. The Chaco-Paranaense Basin and the Península de Valdés, *Springer Briefs in Earth Systems Series* 218 pp.

Martínez Chiappara, S. A., del Río, C. J., & Reichler, V. (1998). II-Clase Gastropoda Cuvier, 1797. *Moluscos marinos Miocenos de la Argentina y del Uruguay. Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 15, 26-48.

Martínez, S., & del Río, C. J. (2002). Late Miocene molluscs from the southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 188(3-4), 167-187.

Marx, F. G. (2011). The more the merrier? A large cladistic analysis of mysticetes, and comments on the transition from teeth to baleen. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(2), 77-100.

Marx, F. G., & Fordyce, R. E. (2015). Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity and disparity. *Royal Society Open Science*, 2(4), 140434.

Marx, F. G., & Fordyce, R. E. (2015). Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity and disparity. *Royal Society Open Science*, 2(4), 140434.

Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016). *Cetacean paleobiology*. John Wiley & Sons.

Masiuk, V., Becker, D. & García Espiase, A. (1976). Micropaleontología y Sedimentología del pozo YPF Ch. P.V. es -1 (P. Valdés). República Argentina. Importancia y Correlaciones. ARPEL 24. *Reunión a nivel de Expertos*.

Mauna, C., Casadío, S., Parras, A., & Pascual, M. (2005). Frequency and distribution of *Lithophaga* (Mytilidae) perforations in recent and fossil oysters: taphonomic and paleobiological implications. *Ameghiniana* 42: 395–405.

McGowen, M. R., Spaulding, M., & Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 891-906.

McLeod, S. A. (1993). Evolutionary relationships and classification. *The bowhead whale*.

Meldahl, K. H., & Flessa, K. W. (1990). Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, 23(1), 43-60.

Mendía, J. (1984). Descripción geológica de la Hoja 44 h Rawson y 44 i Bajo de Los Huesos. *Servicio Geológico Nacional*, 195, 1-81.

Mendía, J. E. y Bayarsky, A. (1981). Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut. *8º Congreso Geológico Argentino*, (San Luí, 1981) Actas: 3: 593 - 606.

Miller, W. (1986). Paleoecology of benthic community replacement: *Lethaia*, v. 19, p. 225–231.

Moore, M. J., Mitchell, G. H., Rowles, T. K., & Early, G. (2020). Dead Cetacean? Beach, Bloat, Float, Sink. *Frontiers in Marine Science*, 7, 333.

Noren, S. R., & Williams, T. M. (2000). Body size and skeletal muscle myoglobin of cetaceans: adaptations for maximizing dive duration. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 126(2), 181-191.

Richter, R. (1928). Aktuopaläontologie und Paläolbiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, 10, 285-292.

Omura, H. (1958). North Pacific right whale. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 13, 1-52.

Omura, H., Nishiwaki, M., & Kasuya, T. (1971). Further studies on two skeletons of the black right whale in the North Pacific. *Scientific Report of the Whales Research Institute*, 23, 71-81.

Pabst, D. A. (1990). Axial muscles and connective tissues of the bottlenose dolphin. In S. Leatherwood & R. R. Reeves (Eds.), *The bottlenose dolphin* (pp. 55–67). San Diego, London: *Academic Press*.

Palazzesi, L. & Barreda, V. (2004). Primer registro palinológico de la Formación Puerto Madryn, Mioceno de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41:355–362

Parsons, K. M. & Brett, C.E (1991). Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation. *The processes of fossilization.*, 22-65.

Payne, R., & Dorsey, E. M. (1983). Sexual dimorphism and aggressive use of callosities in right whales (*Eubalaena australis*). *Communication and Behaviour of Whales*, 295-329.

Payne, R., Brazier, O., Dorsey, E. M., Perkins, J. S., Rowntree, V. J., & Titus, A. (1981). External features in southern right whales (*Eubalaena australis*) and their use in identifying individuals. *US Marine Mammal Commission*.

Pemberton, S. G., & Frey, R. W. (1982). Trace fossil nomenclature and the Planolites-Palaeophycus dilemma. *Journal of Paleontology*, 843-881.

Pemberton, S. G., Spilla, M., Pulham, A. J., Saunders, T., MacEachern, J. A., Robbins, D. & Sinclair, I. K. (2001). Ichonology and Sedimentology of shallow to marginal marine systems: Ben Nevis and Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin. Short Course Volume 15, *Geological Association of Canada*, 343 pp.

Perrin, W. F. (1975). Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii.

Perrin, W. F., Mallette, S. D., & Brownell Jr, R. L. (2018). Minke whales: *Balaenoptera acutorostrata* and *B. bonaerensis*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 608-613). Academic Press.

Peters, S. E., Antar, M. S. M., Zalmout, I. S. & Gingerich, P. D. (2009). Sequence stratigraphic control on preservation of late Eocene whales and other vertebrates at Wadi Al-Hitan, Egypt. *Palaio* 24: 290–302.

Pyenson, N. D., & Sponberg, S. N. (2011). Reconstructing body size in extinct crown Cetacea (Neoceti) using allometry, phylogenetic methods and tests from the fossil record. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 269.

Pyenson, N. D., Gutstein, C. S., Parham, J. F., Le Roux, J. P., Chavarría, C. C., Little, H., Metallo, A., Rossi, V., Valenzuela-Toro, A. M., Velez-Juarbe, J., Santelli, C. M., Rogers, D. R., Cozzuol, M. A. & Suárez, E. (2014). Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1781), 20133316.

Reisdorf, A. G., Bux, R., Wyler, D., Benecke, M., Klug, C., Maisch, M. W., Fornaro, P. & Wetzel, A. (2012). Float, explode or sink: postmortem fate of lung-breathing marine vertebrates. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92(1), 67-81.

Rhoads, D. C. (1975). The paleoecological and environmental significance of trace fossils. In *The study of trace fossils* (pp. 147-160). Springer, Berlin, Heidelberg.

Rice, D. W. (2009). Baleen. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 78-80). Academic Press.

Richter, R. (1942). Die Einkippungsregel: Senkenbergiana, v. 25.

Riggi, J.C. (1979a). Nuevo esquema estratigráfico de la Formación Patagonia. *Asociación Geológica Argentina*, Revista 34(1):1–11 (Buenos Aires).

Riggi, J. C. (1979b). Nomenclatura, categoría litoestratigráfica y correlación de la Formación Patagonia en la costa atlántica. *Asociación Geológica Argentina*, Revista 34(3):243–248 (Buenos Aires).

Riggi, J. C. (1980). Aclaración y ampliación de conceptos sobre el nuevo esquema estratigráfico de la Formación Patagonia. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 35(2):282–189 (Buenos Aires).

Riva Rossi, C. M. (1997). Una nueva especie del género *Genypterus* (Pisces, Ophidiiformes) del Mioceno medio de Península Valdés (Chubut) y sus relaciones filogenéticas con los abadejos actuales. *12ª Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (La Pampa, 1996), Resúmenes: 68.

Rogers, R. R. & Kidwell S. M. (2000). Associations of vertebrate skeletal concentrations and discontinuity surfaces in continental and shallow marine records: a test in the Cretaceous of Montana. *Journal of Geology*.

Romero, M. V., Brezina, S. S., Bremec, C., & Casadío, S. (2018). Sclerobionts on Patagonian Oysters from the Puerto Madryn Formation (Early–Late Miocene, Argentina). *Ameghiniana*, 55(2), 179-196.

Rouse, G. W., Goffredi, S. K., Johnson, S. B., & Vrijenhoek, R. C. (2011). Not whale-fall specialists, Osedax worms also consume fishbones. *Biology letters*, 7(5), 736-739.

Roveretto, G. (1921). Studi di geomorfologia argentina. V. La Penisola Valdez.

Sanders, A. E., & Barnes, L. G. (2002). Paleontology of the late Oligocene Ashley and Chandler Bridge formations of South Carolina, 3: Eomysticetidae, a new family of primitive mysticetes (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian contributions to Paleobiology*, 93, 313-356.

Sato, A. M. (1981). Estudio sedimentológico de 4 perfiles realizados en sedimentitas terciarias del ámbito de Península de Valdés. *Unpubl Trabajo Final de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires*.

Scasso, R., & del Río, C. J. (1987). Ambiente de sedimentación, estratigrafía y proveniencia de la secuencia marina del Terciario superior de la región de Península Valdés, Chubut. *Rev Asoc Geol Arg*, 42(3-4), 291-321.

Scasso, R. A., McArthur, J. M., del Río, C. J., Martinez, S., & Thirlwall, M. F. (2001). ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr Late Miocene age of fossil molluscs in the 'Entrerriense' of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 14(3), 319-329.

Scasso, R. A., Dozo, M. T., Cuitiño, J. I., & Bouza, P. (2012). Meandering tidal-fluvial channels and lag concentration of terrestrial vertebrates in the fluvialtidal transition of an ancient estuary in Patagonia. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, 19(1), 27-45.

Schäfer W. 1972. Ecology and Palaeoecology of Marine Environments. *Univ. Chicago Press*; Chicago.

Schlirf, M. (2000). Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Palaeontologica*, 34, 145-213.

Sears, R., & Perrin, W. F. (2018). Blue whale: *Balaenoptera musculus*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 110-114). Academic Press.

Seeling, J., & Bengtson, P. (1999). Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 20(6), 747-765.

Seilacher, A. (1982). General remarks about event deposits. In *Cyclic and event stratification* (pp. 161-174). Springer, Berlin, Heidelberg.

Seilacher, A. & Seilacher, E. (1994). Bivalvian trace fossils: A lesson from actuopaleontology. *Courier Forschungs Institut Senckenberg* 169: 5-15.

Shimabukuro, M., & Sumida, P. Y. (2019). Diversity of bone-eating *Osedax* worms on the deep Atlantic whale falls—bathymetric variation and inter-basin distributions. *Marine Biodiversity*, 49(6), 2587-2599.

Shipps, B. K., Peredo, C. M., & Pyenson, N. D. (2019). Borealodon *osedax*, a new stem mysticete (Mammalia, Cetacea) from the Oligocene of Washington State and its implications for fossil whale-fall communities. *Royal Society open science*, 6(7), 182168.

Silber, G. K., & Newcomer, M. W. (1990). Killer whales (*Orcinus orca*) attack and kill a Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*). *Canadian Journal of Zoology*, 68(7), 1603-1606.

Slater, G. J., Price, S. A., Santini, F., & Alfaro, M. E. (2010). Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3097-3104.

Smith, A. M. (1995). Palaeoenvironmental interpretation using bryozoans: a review. *Geological Society, London, Special Publications*, 83(1), 231-243.

Smith, C. R. & Baco, A. R. (2003). Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 41, 311-354.

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

Stanistreet, I. G., Le Blanc Smith, G., & Cadle, A. B. (1980). Trace fossils as sedimentological and palaeoenvironmental indices in the Eccle Group (Lower Permian) of the Transvaal. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, 83, 333-344.

Steeiman, M. E. (2007). Cladistic analysis and a revised classification of fossil and recent mysticetes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150(4), 875-894.

Stinnesbeck, W., Frey, E., Rivas, L., Pérez, J. P., Cartes, M. L., Soto, C. S., & Lobos, P. Z. (2014). A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile. *Bulletin*, 126(9-10), 1317-1339.

Speyer, S. E. & Brett, C. E. (1988). Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63, 225-262.

Syme, C. E., & Salisbury, S. W. (2014). Patterns of aquatic decay and disarticulation in juvenile Indo-Pacific crocodiles (*Crocodylus porosus*), and implications for the taphonomic interpretation of fossil crocodyliform material. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 412, 108-123.

Tanaka, Y., Furusawa, H., & Kimura, M. (2020). A new member of fossil balaenid (Mysticeti, Cetacea) from the early Pliocene of Hokkaido, Japan. *Royal Society Open Science*, 7(4), 192182.

Tønnessen, J. N., & Johnsen, A. O. (1982). *The history of modern whaling*. Univ. of California Press.

TooTs, H. (1965). Orientation and distribution of fossils as environmental indicators.

Toots, H. (1965). Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *Contrib. Geol.* 4:37–39.

Tyack, P. L. (2009). Behavior, overview. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 101-108). Academic Press.

Uchman, A. (1995). Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy).

Uchman, A., Demircan, H., Toker, V., Derman, A. S., Sevim, S., & Szulc, J. (2002). Relative sea-level changes recorded in borings from a Miocene rocky shore of the Mut Basin, southern Turkey. In *Annales Societatis Geologorum Poloniae* (Vol. 72, No. 3, pp. 263-270).

Uhen, M. D. (2004). Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the middle to late Eocene of Egypt.

Uhen, M. D. (2010). The origin (s) of whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38, 189-219.

Voigt, E. (1965). Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelschalen bohrende Würmer. *Paläontologische Zeitschrift*, 39(3-4), 193-211.

Voorhies, M. R. (1969). Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska (Vol. 1, pp. 1-69). *Laramie*: University of Wyoming.

Wahl, W. R. (2009). Taphonomy of a nose dive: bone and tooth displacement and mineral accretion in an ichthyosaur skull. *Paludicola*, 7, 107-116.

Walther, J. (1904). Die Fauna der Solnhofener Plattenkalk, bionomisch betrachtet, *Jenaische Denkschriften*.

Walther, J. (1910). Die Sedimente der Taubenbank im Golfe von Neapel, *Abhandlungen der königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften, Philosophisch-Historische Classe*. 1910(3): 1-49.

Weigelt, J. (1919). Geologie und Nordseefauna. *Der Steinbruch*, 14, 228-231

Weigelt, J. (1927). *Resente Wirbeltierleichen und ihre Paläobiologische Bedeutung*. Verlag von Max Weg, Leipzig.

Werth, A. J. (2000). Feeding in marine mammals. *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, 475-514.

Werth, A. J. (2004). Models of hydrodynamic flow in the bowhead whale filter feeding apparatus. *Journal of Experimental Biology*, 207(20), 3569-3580.

Westgate, J. W., & Whitmore Jr, F. C. (2002). *Balaena ricei*, a new species of bowhead whale from the Yorktown Formation (Pliocene) of Hampton, Virginia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, (93).

Wetzel, A., & Reisdorf, A. G. (2006). Ichnofabrics elucidate the accumulation history of a condensed interval containing a vertically emplaced ichthyosaur skull. *SPECIAL PUBLICATION-SEPM*, 88, 241.

Windhausen, A. (1921). Informe sobre un viaje de reconocimiento geológico en la parte noreste del Territorio del Chubut, con referencia especial a la provisión de agua de Puerto Madryn. Con un estudio petrográfico de algunas rocas por R. Beder. *Dirección General de Minas, Boletín* 24B. Buenos Aires.

Woodward, B. L., Winn, J. P., & Fish, F. E. (2006). Morphological specializations of baleen whales associated with hydrodynamic performance and ecological niche. *Journal of Morphology*, 267(11), 1284-1294.

Würsig, B., Dorsey, E. M., Fraker, M. A., Payne, R. S., & Richardson, W. J. (1985). Behavior of bowhead whales, *Balaena mysticetus*, summering in the Beaufort Sea: A description. *Fishery Bulletin*, 83(3), 357-377.

Würsig, B., Dorsey, E. M., Fraker, M. A., Payne, R. S., & Richardson, W. J. (1985). Behavior of bowhead whales, *Balaena mysticetus*, summering in the Beaufort Sea: a description. *Fishery Bulletin*, 83(3), 357-377.

Zabert, L. L. & Herbst, R. (1977). Revisión de la Microfauna Miocena de la Formación Paraná (entre Victoria y Villa Urquiza, Provincia de Entre Ríos, Argentina) con algunas consideraciones estratigráficas. *FACENA* 1: 131 - 174.

Zinsmeister WJ, Marshall LG, Drake RE et al (1981) First radioisotope (Potassium-Argon) age of marine Neogene Rionegro beds in northeastern Patagonia, Argentina. *Science* 212:44

Zonneveld, J. P., Gingras, M. K., & Pemberton, S. G. (2001). Trace fossil assemblages in a Middle Triassic mixed siliciclastic-carbonate marginal marine depositional system, British Columbia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166(3-4), 249-276.

7. ANEXOS

7.1. ATRIBUTOS TAFONÓMICOS DE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

LEYENDA

Especie: cf. *Ostrea alvarezi* (1), cf. *Ostrea patagonica* (2), *Amusium paris*. (3), *Aequipecten paranensis*. (4), Terebratulido (5), Ostra indet (6), cirripedio (7)

Orientación en corte: paralela (1), oblicua (2), vertical (3)

Cóncavo/Convexo: no observa (0), cóncavo (1), convexo (2)

Articulación: articulado (0), desarticulado (1), no observa (2)

Bioerosión: ausente (0), leve (1), moderada (2), intensa (3)

B. Ext/Int: no observa (0), interna (1), externa (2), interna y externa (3)

Incrustación: ausente (0), leve (1), moderada (2), intensa (3)

Fragmentación: completo (0), baja (1), alta (2)

VD/VI/VP/VB: no observa (0), VI (1), VD (2), VP (3), VB (4)

Trazas: ausente (0), *Entobia* isp. (1), *Gastrochaenolites* isp. (2), ramificada (3), *Meandropolidora* isp. (4), *Oicnus* isp. (5).

Parcela	Especie	Azimet	Orientación en corte	Cóncavo/Convexo	Articulación	Bioerosión	Ext/Int	Incrustación	Fragmentación	Longitud máxima (mm)	VD/VI	Trazas
A1	3	-	2	0	1	0	0	0	1	45	0	0
A1	6	-	3	0	1	0	0	0	1	80	0	0
A1	6	-	3	0	1	1	0	0	2	32	0	4
A1	7	-	1	0	1	0	0	0	0	15	0	0
A1	6	-	3	0	1	1	0	0	2	30	0	0
A1	6	-	1	0	1	3	0	0	2	36	0	1
A2	3	85	1	2	1	1	0	0	0	70	0	1
A2	3	110	1	2	1	0	0	0	0	65	0	0
A2	3	115	1	2	1	0	0	0	0	80	0	0
A2	7	-	1	0	1	0	0	0	0	25	0	0
A3	1	10	1	1	1	2	0	0	0	85	2	1,3,2
A3	6	40	1	2	1	3	0	0	2	82	0	2
A3	1	130	2	1	1	1	0	0	0	70	2	0
A3	1	145	2	2	1	1	0	0	0	90	2	0
A3	1	250	1	1	1	0	0	0	0	65	2	0
A3	1	260	1	2	1	2	0	1	0	65	2	1,5
A3	1	270	1	2	1	1	0	2	1	80	2	1
A3	1	270	1	2	1	3	0	0	1	87	1	1,2
A3	1	290	1	2	1	3	0	0	1	67	2	4
A3	1	315	1	1	1	1	0	1	1	90	1	1
A3	1	340	1	1	0	1	0	0	0	60	2	0
A3	1	340	1	2	1	1	0	0	1	60	2	2
A3	1	-	2	0	1	0	0	0	1	50	2	0
A3	2	-	3	0	1	2	2	0	2	130	0	2
A3	6	-	3	0	1	2	0	0	1	70	0	1
A4	1	5	1	2	1	3	0	1	1	75	1	2
A4	2	135	1	2	1	3	2	0	1	120	1	1,2

A4	1	352	1	1	1	3	0	0	1	77	2	1,2
A4	6	-	1	2	1	3	0	0	2	55	0	1,2
A5	6	60	1	2	1	3	0	0	2	72	0	1,2
A6	6	-	3	0	1	0	0	0	1	52	0	0
A6	2	-	3	0	1	3	0	0	2	120	0	2
A6	6	-	3	0	1	3	0	0	2	70	0	1,2
A7	1	-	3	0	1	1	0	0	1	55	0	1,4
A10	6	342	1	1	1	0	0	0	1	80	0	0
A10	1	-	3	0	1	1	0	0	1	55	2	1
A11	3	-	3	0	1	0	0	0	0	70	0	0
A11	1	-	2	0	1	1	0	0	1	65	2	1
A11	1	-	2	0	1	2	0	0	1	80	2	2,4
A12	1	-	3	0	1	2	3	0	1	55	0	3,4
B1	1	65	1	2	1	1	0	0	0	65	1	1
B1	1	180	1	1	1	1	0	0	0	80	2	1,2,4
B1	5	275	1	1,2	0	0	0	0	0	35	3,4	0
B1	1	280	1	2	1	1	1	0	1	70	0	2
B1	3	-	1	2	1	0	2	0	1	50	0	0
B1	1	-	3	0	1	1	3	0	1	60	0	1
B1	1	-	1	2	1	1	0	0	2	36	0	1
B1	1	-	2	0	1	1	0	0	1	50	0	2
B1	1	-	2	0	1	3	0	0	1	60	1	0
B2	6	310	1	2	1	3	0	0	0	90	1	1,2,4
B2	3	345	1	2	0	1	0	0	0	80	0	0
B2	1	-	2	1	1	0	0	2	1	60	2	0
B2	1	-	2	0	0	2	0	1	0	70	2	1,2,4
B2	2	-	3	0	1	3	0	0	2	65	0	4
B3	1	0	1	2	1	3	0	0	0	65	2	1,4

B3	2	10	1	2	1	3	3	0	1	150	0	2
B3	1	45	1	2	1	3	0	0	0	70	2	0
B3	3	55	1	2	1	0	0	0	0	90	0	0
B3	3	200	1	2	1	0	3	0	0	85	0	0
B3	3	320	1	2	1	0	0	0	0	75	0	0
B3	1	330	1	1	1	3	2	0	0	60	2	1,2
B3	1	345	1	2	1	1	0	0	0	70	2	1,3
B3	2	-	2	0	1	2	0	0	1	14	0	2,4
B3	1	-	2	0	1	2	0	1	0	70	2	1,2
B4	1	110	1	1	1	1	0	1	0	55	2	2,3,4
B4	1	-	2	0	1	1	0	1	0	90	2	1
B4	6	-	2	0	1	2	3	0	1	75	2	3,4
B5	3	50	1	2	1	0	2	0	0	60	0	0
B5	6	100	1	2	1	3	2	0	1	90	0	2
B5	6	150	1	2	1	2	3	0	2	75	0	2,4
B5	1	310	1	2	1	1	2	0	1	70	0	2
B6	4	220	1	1	1	0	3	0	0	45	0	0
B6	1	340	1	1	1	1	2	0	0	70	2	4
B6	2	-	2	0	1	1	0	0	1	140	0	1,2
B7	1	170	1	1	1	1	2	0	0	80	1	4
B7	3	200	1	1	1	0	2	0	0	60	0	0
B7	3	330	1	1	1	0	2	0	0	50	0	0
B8	1	20	1	1	1	1	0	0	0	70	0	1
B8	6	315	1	2	1	0	1	0	2	40	0	0
B9	1	30	1	1,2	0	2	3	0	1	90	1,2	1,2
B9	1	82	1	1	1	1	2	0	1	63	2	2
B9	1	245	1	1	1	0	0	0	1	53	1	0
B10	4	90	1	1	1	0	0	3	1	55	0	0

B10	1	115	1	1	1	3	1	0	1	89	1	1,2
B10	1	128	1	2	1	3	0	0	1	66	1	1
B10	1	242	1	1	1	1	2	0	1	70	2	2
B10	6	257	1	2	1	3	2	0	1	65	0	1,2
B10	1	294	1	2	1	3	0	0	1	62	1	1
B10	1	330	1	2	1	1	0	0	1	55	2	2,4
B10	3	-	2	2	1	0	0	0	1	65	0	0
B11	1	70	1	1	1	0	3	2	0	65	2	0
B11	1	180	1	1	1	2	3	0	0	100	1	1
B11	3	210	1	2	1	0	2	0	1	65	0	0
B11	3	210	1	2	1	0	3	0	1	70	0	0
B11	1	220	1	1	1	2	3	0	0	95	1	1,2
B12	1	235	1	1	1	0	0	0	1	50	0	0
B12	1	270	1	1	1	1	0	0	1	70	2	2,3
B12	1	-	3	0	1	2	3	0	1	80	1	1,2
B13	1	10	2	2	1	3	0	0	0	70	2	1,3
C1	1	-	2	0	1	1	0	0	1	60	2	0
C1	1	-	2	0	1	3	2	0	0	80	1	0
C2	1	95	1	2	0	3	0	0	0	90	1	1
C2	6	100	1	2	0	3	2	0	1	85	0	0
C2	1	115	1	1	0	1	3	0	1	60	2	1
C3	1	95	1	2	1	3	0	0	1	55	0	1,3,4
C3	6	290	1	2	1	3	0	0	2	50	0	1,2
C3	3	-	3	0	1	0	0	0	0	60	0	0
C3	1	-	2	0	1	1	1	0	0	65	1	4
C4	6	140	1	1	1	2	0	0	1	85	1	4
C4	1	-	3	0	1	1	0	0	0	75	2	4
C6	1	270	1	2	1	2	3	0	0	70	1	1,4

C6	1	280	1	1	1	1	3	0	0	55	2	2,4
C7	1	210	1	2	1	0	0	0	0	65	2	0
C9	6	157	1	1	1	1	2	0	1	80	0	2
C9	6	266	1	1	1	1	2	0	1	65	0	2
C10	1	265	1	1	1	2	2	0	1	50	1	1,3
C11	3	35	1	2	1	0	2	0	1	75	0	0
C11	3	60	1	1	1	0	1	0	0	80	0	0
C11	3	215	1	1	1	2	0	0	1	85	0	1,4
C11	4	220	1	2	1	1	0	0	1	45	0	5
C11	3	240	1	1	1	0	0	0	1	90	0	0
C11	3	295	2	1	1	0	3	0	1	70	0	0
C12	3	30	1	1	1	0	0	0	1	90	0	0
C12	3	80	1	2	1	1	0	0	0	70	0	4
C12	3	95	1	1	1	0	1	0	0	75	0	0
C12	3	140	1	1	1	0	0	0	0	70	0	0
C12	1	-	2	0	1	1	0	0	0	40	2	5
C12	2	-	2	0	1	3	0	0	2	12	0	1,2,4
D9	4	200	1	2	1	0	0	0	0	50	0	0
D9	3	240	1	2	1	0	2	0	0	65	0	0
D9	1	-	2	0	1	0	0	0	0	65	2	0
D9	1	-	3	0	1	0	0	0	0	75	2	0
D10	1	0	1	2	1	0	0	0	0	55	2	0
D10	1	220	1	2	1	1	3	0	1	90	1	1
D10	7	-	2	0	2	0	0	0	0	10	0	0
D11	3	30	1	1	1	0	0	0	1	70	0	0
D11	1	65	1	2	1	2	0	0	2	45	1	1
D11	1	345	1	2	1	1	0	0	0	70	2	2
D12	2	95	1	0	1	3	0	0	1	140	0	2

D12	1	260	1	1	1	1	2	0	0	80	2	1,4
D12	1	-	2	0	1	1	0	0	1	65	2	3
D14	6	245	1	2	1	2	0	0	2	80	0	1
E10	2	240	1	2	1	2	0	0	1	140	2	1,2,3
E10	1	-	2	2	1	0	0	0	0	60	2	0
F11	6	105	1	2	1	1	3	0	2	55	0	2,4
F11	6	115	1	2	1	1	1	0	1	70	0	0
F11	6	-	2	2	1	0	2	0	2	70	0	0
F11	1	-	2	1	1	1	0	0	1	75	1	1
F12	1	290	2	2	1	2	3	1	1	60	1	1
F12	1	-	3	0	1	0	0	0	0	60	2	0

7.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

7.2.1. DIAGRAMA DE ROSETA PARA LA ORIENTACIÓN AZIMUTAL DE LOS INVERTEBRADOS FÓSILES.

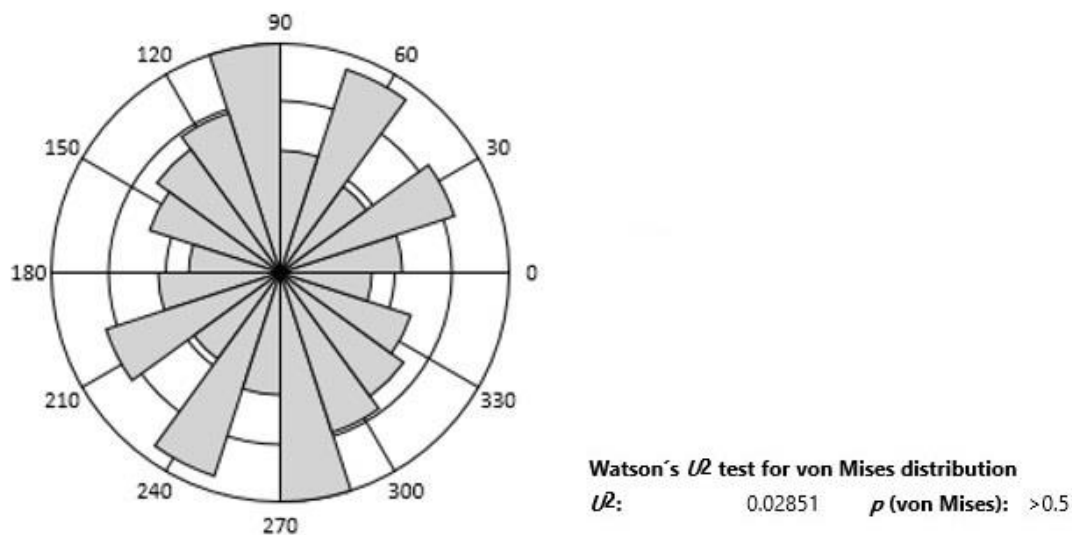


Figura 7.2. Salida del Software estadístico Past 3.24 (2019) para el atributo orientación azimutal. El análisis estadístico permite afirmar que no existe una orientación preferencial en la muestra (p -valor>0,5).

7.2.2. SIGNIFICANCIA DE PROPORCIONES: Prueba de bondad de ajuste (Chi-cuadrado) (Software: PAST 3.24, versión 2019)

7.2.2.1. ATRIBUTO: DISPOSICIÓN CÓNCAVO/CONVEXO DE LAS VALVAS

De los casos en donde se pudo observar ($n=109$), las proporciones de valvas dispuestas cóncavas hacia arriba o convexas hacia arriba son:


	CÓNCAVO	CONVEXO
CASOS	45	64
PROPORCIÓN	41,28%	58,72%

Se realiza una prueba de bondad de ajuste bajo el estadístico χ^2 para testear las siguientes hipótesis:

- H_0 : Las proporciones de la orientación cóncavo hacia arriba o convexo hacia arriba en los bivalvos fósiles **no** presentan diferencias significativas.

- Ha: Las proporciones de la orientación cóncavo hacia arriba o convexo hacia arriba en los bivalvos fósiles presentan diferencias significativas.

	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas	
CONCAVO	45	54,5	
CONVEXO	64	54,5	

 Contingency table

Tests	Residuals	
-------	-----------	--

Chi squared

Rows, columns:	2, 2	Degrees freedom:	1
Chi2:	3.3119	p (no assoc.):	0.068779
Monte Carlo p:	0.0787		

Figura 7.2. Salida del Software estadístico Past 3.24 (2019) para el atributo cóncavo/convexo.

El valor del estadístico χ^2 es menor al Valor Crítico y el *p-valor* mayor al nivel de significancia establecido ($\alpha=0,05$) (Fig. 7.2). Estos resultados permiten afirmar que no hay evidencias contra la hipótesis nula, por lo que no es rechazada: las diferencias entre las proporciones de valvas dispuestas cóncavas hacia arriba no son significativas en comparación con las valvas dispuestas convexas hacia arriba.

7.2.2.2. ATRIBUTO: PRESENCIA DE VALVAS DERECHAS O IZQUIERDAS


De los casos en donde se pudo observar ($n=74$), las proporciones de valvas izquierdas o derechas relevadas son:

VALVA	IZQUIERDA	DERECHA
CASOS	26	48
PROPORCIÓN	35,14%	64,86%

Se realiza una prueba de bondad de ajuste bajo el estadístico χ^2 para testear las siguientes hipótesis:

- Ho: Las proporciones de la presencia de valvas izquierdas o derechas los bivalvos fósiles **no** presentan diferencias significativas.
- Ha: Las proporciones de la presencia de valvas izquierdas o derechas los bivalvos fósiles presentan diferencias significativas.

	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas	
IZQUIERDA	26	37	
DERECHA	48	37	

 Contingency table

Tests	Residuals
-------	-----------

Chi squared

Rows, columns:	2, 2	Degrees freedom:	1
Chi2:	6.5405	p (no assoc.):	0.010544
Monte Carlo p:	0.0123		

Figura 7.3. Salida del Software estadístico Past 3.24 (2019) para el atributo valva izquierda/derecha.

El valor del estadístico χ^2 es mayor al Valor Crítico y el *p-valor* menor al nivel de significancia establecido ($\alpha=0,05$) (Fig. 7.3). Estos resultados permiten rechazar la hipótesis nula: las diferencias entre las proporciones de valvas izquierdas son significativas en comparación con las valvas derechas. Además, los resultados permiten afirmar que el número de valvas derechas es significativamente mayor que el número de valvas izquierdas.

8. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores, José Cuitiño y Darío Lazo, por concederme la oportunidad y la confianza de realizar esta Tesis de Licenciatura en un tema de mi interés, brindándome su absoluta paciencia, seguimiento, criterio científico y acompañamiento en todo momento. Además, a Monica Buono por su aporte invaluable en este recorrido que fue sin duda una experiencia muy agradable y fundamental para mi crecimiento personal y profesional.

En segundo lugar, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica por el proyecto PICT 2015-0792 (Buono-Cuitiño), el cual fue la principal fuente de financiamiento para los trabajos de campo y laboratorio. En este contexto, también agradecer al CONICET, y particularmente al CENPAT e IPGP por las facilidades logísticas y por abrirme sus puertas en calidad de pasante y permitirme así desarrollar la tesis en un entorno académico óptimo y enriquecedor.

En tercer lugar, al Ministerio de Turismo y Áreas Protegidas (Chubut) y a la Secretaria de Cultura de Chubut, por los permisos de investigación y trabajo en paleontología en Península Valdés.

En forma muy especial, agradecerle a la Administración de Parques Nacionales, especialmente a Punta Buenos Aires y a Rafael Lorenzo, quien nos facilitó todo tipo de comodidades durante las campañas, e incluso por su participación activa en el trabajo de campo.

A Pablo Milla Carmona por su ayuda y consejos con los análisis estadísticos.

A Sebastián Farroni por su ayuda con las imágenes y manipulación de software de edición.

A todas aquellas personas que formaron parte de los trabajos de campo: Santiago Bessone, Pablo Puerta, Lucía Alzugaray, Mariana Viglino, Felipe Busker y Florencia Paolucci.

A Antonella, por su amor y apoyo incondicional, siempre.

A mis padres, Adriana y Daniel, y a mis hermanas y hermanos, Natalia, Camila, Antonella y Sebastian, por ser un pilar fundamental en mi vida y en el recorrido de mi carrera.

A mi abuelo, por su fuerte influencia en mis ideales.

A mis sobrinos, Santi e Isa, por ser mi cable a tierra y la luz de la familia.

A Juan, Gabi, Damian y Braian, por el aguante y el cariño.

A mis amigos y amigas, que siempre me han alentado a seguir apoyándome en cada momento siendo un gran sostén.

A Jimmy, Ringo y Chatrán, por ser los guardianes del hogar y el aire fresco de las mañanas.

A la **cerveza**, por existir.



Sr. Nicolas D. Farroni

L.U. 766/07



Director Dr. José I. Cuitiño



Codirector y tutor Dr. Darío G. Lazo