

# NUEVOS APORTES AL CONOCIMIENTO DE LA FAUNA DE TETRÁPODOS DE LA FORMACIÓN LOS COLORADOS (TRIÁSICO SUPERIOR, ARGENTINA): ASPECTOS TAFONÓMICOS Y PALEOBIOGEOGRÁFICOS

Alejandro OTERO<sup>1,2</sup>, Leandro M. PÉREZ<sup>1,3</sup>, Leandro GAETANO<sup>1,4</sup>, Juan M. LEARDI<sup>1,4,5</sup>,  
Cecilia APALDETTI<sup>1,6</sup>, Verónica KRAPOVICKAS<sup>1,4</sup> & Pablo J. ALONSO MURUAGA<sup>1,7</sup>

## INTRODUCCIÓN

El Triásico tardío es testigo de una reestructuración en las faunas de los ambientes continentales luego de la extinción Permo-Triásica, donde los arcosaurios ganaron protagonismo, desplazando a los sinápsidos como los tetrápodos dominantes en los ecosistemas continentales (e.g., Brusatte et al., 2010). Durante este Período se sucedieron una serie de eventos evolutivos de gran importancia, entre los que se destacan el surgimiento y radiación temprana de los principales grupos de arcosaurios y mamíferos (Langer et al., 2010; Kemp, 2005). Es por ello que el estudio de las faunas triásicas es clave para comprender los procesos evolutivos asociados a la estructura de los ecosistemas terrestres de esa época.

La Fm. Los Colorados es mundialmente conocida por su contenido paleontológico, en particular por su

abundante y diversa fauna de vertebrados representada por arcosaurios, quelonios y sinápsidos (Bonaparte, 1971; Arcucci et al., 2004). Esta riqueza faunística la hace comparable a la fauna presente en la sección inferior de la Fm. Elliot («Lower Elliot», cuenca del Karoo), de edad equivalente y aflorante en Sudáfrica y Lesotho (Bordy & Eriksson, 2015).

Si bien el registro fósil en la Fm. Los Colorados es abundante, los modos tafonómicos del mismo han sido pobremente estudiados, perjudicando la comprensión de la diversidad de tetrápodos dominante en el área para ese momento.

El objetivo de este estudio es dar a conocer nuevos registros de tetrápodos de la Fm. Los Colorados recuperados en nuevas expediciones realizadas desde el año 2014 al Parque Nacional Talampaya, Provincia de La Rioja, Argentina (Fig. 1). Asimismo, se presenta



Figura 1 Ubicación geográfica del área estudiada.

<sup>1</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

<sup>2</sup> División Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo – UNLP, Anexo Museo 122 y 60, La Plata, Buenos Aires, Argentina, alexandros.otero@gmail.com

<sup>3</sup> División Paleozoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo – UNLP, Anexo Museo 122 y 60, La Plata, Buenos Aires, Argentina, pilosaperez@gmail.com

<sup>4</sup> Instituto de Estudios Andinos «Don Pablo Groeber», IDEAN - CONICET, Departamento de Ciencias Geológicas, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, Intendente Güiraldes 2160 (C1428EGA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, veronicakrapovickas@gmail.com, jmleardi@gl.fcen.uba.ar and lcgaetano@gl.fcen.uba.ar

<sup>5</sup> Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, Intendente Güiraldes 2160 (C1428EGA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

<sup>6</sup> Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Avenida España 400 (Norte), San Juan, 5400, Argentina, capaldetti@unsj.edu.ar

<sup>7</sup> Área Sedimentología IGEBAs – CONICET, Departamento de Ciencias Geológicas, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, Intendente Güiraldes 2160 (C1428EGA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, pablojoaquin3@gmail.com

un estudio tafonómico preliminar en base al análisis macroscópico, petrográfico y de difracción de Rayos X realizados sobre restos óseos recolectados en dicha unidad estratigráfica, lo cual ha permitido interpretar los procesos de alteración tafonómica actuantes y el modo preservacional de las piezas. Finalmente, se realizaron comparaciones paleobiogeográficas y de diversidad entre las asociaciones de tetrápodos de la Fm. Los Colorados y la sección inferior de la Fm. Elliot.

## CONTEXTO GEOLÓGICO

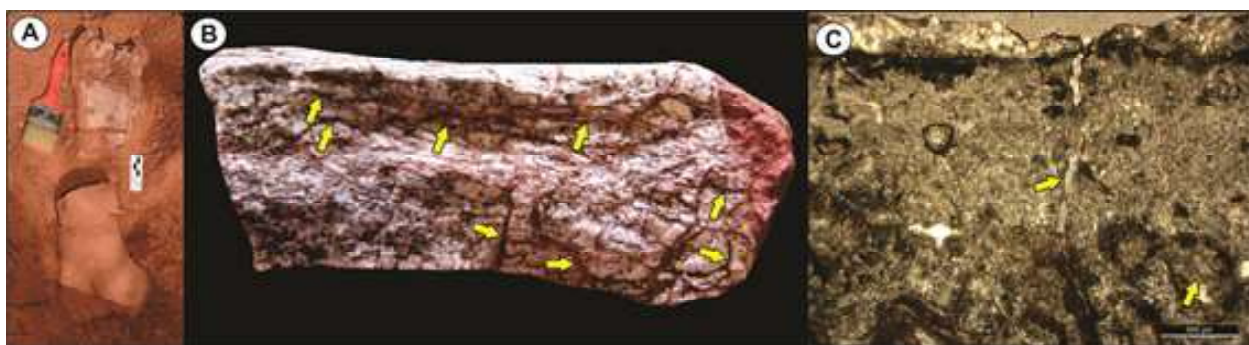
La Fm. Los Colorados corresponde a una unidad estratigráfica continental cuyos niveles sedimentarios fueron acumulados en la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, en las provincias de San Juan y La Rioja, en el noroeste de la Argentina. Un rasgo característico son los estratos rojos que conforma la sucesión sedimentaria y que tienen un espesor promedio de aproximadamente 600 m, haciendo de esta unidad una de las más potentes del área. Los términos superiores de la Fm. Los Colorados, donde se han hallado la mayor parte de los restos, corresponden a acumulaciones silococlásticas correspondientes a secuencias fluviales con intervalos de fangolitas arenosas masivas a laminadas, localmente intercaladas con areniscas con laminación paralela a ondulada, representando un contexto de llanuras aluviales afectadas esporádicamente por canales fluviales arenosos acumuladas en depósitos lentiformes (Gaetano et al., 2018).

La edad de esta unidad ha sido históricamente asignada al Triásico Tardío en base a sus relaciones estratigráficas y a su contenido fosilífero (Stipanovic & Bonaparte, 1979). En este sentido, y pese a la falta de datos absolutos, trabajos más recientes han reafirmado que esta formación fue originada durante el intervalo de tiempo equivalente al piso Noriano (entre aproximadamente 227 y 208 Ma), tanto en base a registro faunístico Heckert & Lucas, 1998; Arcucci et al., 2004), como sobre la base de datos magnetoestratigráficos (Kent et al., 2014).

## RESULTADOS

### Tafonomía

El registro fósil de la Fm. Los Colorados es diverso en relación a la composición taxonómica, pero homogéneo en cuanto al modo de preservación. Los huesos suelen encontrarse mayormente aislados, rara vez articulados, con un incipiente grado de fragmentación, con fracturas fosildiagenéticas perpendiculares al eje de las fibras del hueso y un deterioro superficial marcado por la pérdida de material en la zona de las epífisis (Fig. 2A). Suelen predominar las piezas de gran tamaño (huesos largos y vértebras) en detrimento de las pequeñas; este sesgo es notorio en la representación de los grupos taxonómicos de menor tamaño corporal. A escala mesoscópica los huesos presentan un fracturado en mosaico con las superficies externas revestidas por un precipitado de yeso/anhidrita y calcita; mientras que en las fracturas que penetran hasta el centro del hueso, predominan los rellenos por precipitado de yeso con hábito acicular (Fig. 2B, C). A escala microscópica, el lumen del hueso esponjoso se observa relleno u obturado por la precipitación y el crecimiento de cristales euhedrales de calcita (Fig. 2C), existiendo este mismo mineral sobre la superficie del hueso (capa subperiosteal) dispuesto como una cubierta microgranular. Los procesos tafonómicos que afectaron al registro fósil en esta unidad permiten reconocer un predominio de factores destructivos propios del campo de la fosildiagenesis, que se vinculan directamente con la interacción química de fluidos circulantes en el nivel portador con el mineral estructural del tejido óseo (hidroxiapatita). En secciones delgadas las epífisis muestran el hueso trabecular con fracturas perpendiculares a las fibras y cavidades rellenas por calcita depositada en dos ciclos: microgranular en la periferia y euhedral policristalina en el centro, sin embargo, el hueso subperiosteal se encuentra relativamente inalterado. Las diáfisis, en contraposición, presentan el hueso trabecular altamente alterado, con cavidades obliteradas por



**Figura 2** Modos preservacionales en restos fósiles de la Fm. Los Colorados. A, *in situ*; B, nivel mesoscópico en fractura; C, corte histológico. Las flechas indican fracturas.

calcita dispuestas hasta en tres ciclos de crecimiento del mineral: dos bandas de calcita microgranular periférica y cristales euhedrales en el lumen. El hueso subperiosteal en las diáfisis se encuentra mayormente alterado. El análisis de difracción de Rayos X denota una predominancia de calcita en las epífisis, mientras que el yeso/anhidrita domina en las diáfisis.

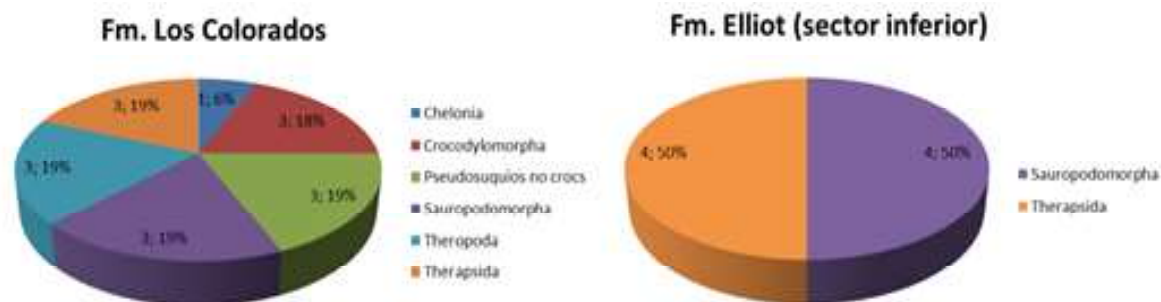
### Diversidad y Paleobiogeografía

Los nuevos hallazgos de tetrápodos en la Fm. Los Colorados incluyen restos de arcosaurios, entre los que se destacan huesos apendiculares de sauropodomorfos basales (escápula, ilion, isquión y pubis) y terópodos celofisioideos (fémur izquierdo) (Sotomayor et al. 2018). En cuanto a los sinápsidos, se incluyen cuatro especímenes de cinodontes, representados por restos craneanos y mandíbula inferior articulada. Entre éstos últimos, un análisis preliminar sugiere que tres de ellos representarían nuevos taxones (Gaetano et al., 2018).

Los nuevos especímenes de cinodontes hallados recientemente en la Fm. Los Colorados están aún en

proceso de estudio y sus afinidades taxonómicas aún son desconocidas. Sin embargo, su análisis preliminar sugiere que se trataría de probainognátidos. De este modo, es esperable que la diversidad de probainognátidos de la Fm. Los Colorados se vea incrementada, diferenciándose así aún más de los niveles inferiores de la Fm. Elliot en donde la representación específica de los cinognátidos (ausentes en la Fm. Los Colorados) supera a la de probainognátidos.

Si bien las formaciones Los Colorados y Elliot poseen una importante diversidad de tetrápodos, en esta última se hallan concentrados en el sector superior, de edad Jurásica Inferior. Considerando las capas correspondientes al Triásico Superior, la Fm. Los Colorados posee una mayor diversidad, incluyendo chelonios, sinápsidos, dinosaurios saurisquios y arcosaurios pseudosuquios. Por el contrario, el sector inferior de la Fm. Elliot, de edad equivalente, registra dinosaurios sauropodomorfos y terápsidos, sumando en los sectores superiores de la formación, el registro de pseudosuquios crocódilomorfos y dinosaurios terópodos (Rubidge, 2005) (Fig. 3).



**Figura 3** Diversidad de tetrápodos comparativa en número de especies (absoluta; relativa) en las formaciones Los Colorados y Elliot (sector inferior).

### CONCLUSIONES

Del análisis tafonómico de los restos se puede aseverar la existencia de una preponderancia a la alteración tafonómica por distorsión de los restos óseos a partir de los procesos fosildiagénicos, existiendo una tendencia a la fracturación de las piezas vinculada a los sucesivos ciclos de expansión y retracción de los sulfatos de calcio (yeso/anhidrita) por hidratación y deshidratación, precipitados entre las grietas y entre los espacios existentes en la estructura primaria del hueso. Por lo dicho, el sesgo en el registro de vertebrados con la pérdida de la información biológica estaría directamente vinculada con las condiciones paleoclimáticas al momento del sepultamiento final de los esqueletos. Por un lado, las acumulaciones esqueléticas más representativas de la unidad se

localizan mayormente en las llanuras aluviales afectadas al ingreso de material psamítico desde los canales fluviales, la granulometría vinculada del sedimento disminuye el potencial de preservación del tejido óseo. Por otro lado, la presencia de soluciones intersticiales, ricas en calcita y yeso, circulantes en la porosidad de las capas portadoras de los restos óseos, actuando en ciclos recurrentes de hidratación y deshidratación, también contribuyó a la pérdida del registro fragmentando el material óseo en el transcurso de la fosildiagénesis. Finalmente, si bien el potencial preservacional de la cuenca al momento de la acumulación de cuerpos en los niveles de la Fm. Los Colorados fue muy favorable, los procesos tafonómicos actuantes en la fosildiagénesis retiraron parte de la evidencia orgánica original, sesgando la diversidad en la generación del registro fósil de la unidad.

Los nuevos hallazgos de tetrápodos de la Fm. Los Colorados incrementan la diversidad conocida hasta el momento, en particular los sinápidos cinodontes, de los cuales sólo existe una especie nominada. La Fm. Los Colorados se diferencia del sector inferior de la Fm. Elliot, por poseer una mayor diversidad relativa, reflejada en un mayor número de grupos representados, incluyendo dinosaurios saurisquios, arcosaurios pseudosuquios, sinápsidos terápsidos y quelonios. La mayor parte de estos grupos, por el contrario, presentan un registro jurásico en la Fm. Elliot, reflejando una eventual diversificación tardía en el continente Africano.

## AGRADECIMIENTOS

Centro de Investigaciones Geológicas (CONICET-UNLP), Explorers Club (AO), PICT 2015-0504 (AO), PICT 2014-1921 (VK), PIP 11220150100760 (LCG, JML), Secretaría de Cultura de La Rioja, Administración de Parques Nacionales y Parque Nacional Talampaya. Agradecemos a la comisión organizadora del II Simposio Internacional de Paleontología del Perú (IISIPP) por invitar gentilmente a LMP a participar del evento.

## REFERENCIAS

- Abdala F., Damiani R., Yates A. & Neveling J. (2007). A non-mammaliaform cynodont from the Upper Triassic of South Africa: a therapsid Lazarus taxon?. *Palaeontologia Africana*, v. 42, p. 17-23.
- Arcucci A.B., Marsicano C. & Caselli A.T. (2004). Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios*, v. 37, p. 557-568.
- Bonaparte J.F. (1971). Los tetrápodos del sector superior de la Fm. Los Colorados, La Rioja, Argentina. *Opera Lilloana*, v. 22, p. 1-183.
- Bordy E. & Eriksson P. (2015). Lithostratigraphy of the Elliot Formation (Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* vol. 118.3, p. 311-316.
- Brusatte S.L., Nesbitt S.J., Irmis R.B., Butler R.J., Benton M.J. & Norell M.A. (2010). The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews*, v. 101, p. 68-100.
- Gaetano L.C., Alonso Muruaga P., Krapovickas V., Leardi J.M., Otero A. & Apaldetti C. (2018). New cynodont specimens from Los Colorados Formation. Resúmenes Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.
- Heckert A. & Lucas S. (1998). First occurrence of *Aetosaurus* (Reptilia: Archosauria) in the Upper Triassic Chinle Group (USA) and its biochronological significance. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhandlungen* p. 604-612.
- Kemp T.S. (2005). The origin and evolution of mammals. Oxford University Press, Oxford, 331 p.
- Kent D.V., Santi Malnis P., Colombi C.E., Alcober O.A. & Martínez R. (2014). Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *PNAS*, v. 111, p. 7958-7963.
- Langer M.C., Ezcurra M.D., Bittencourt J.S. & Novas F.E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85: 55-110.
- Mancuso A.C., Gaetano L.C., Leardi J.M., Abdala F. & Arcucci A. (2014). The Chañares Formation: a window to the palaeobiology of a Middle Triassic vertebrate fauna. *Lethaia*, v. 47, p. 244-265.
- Martinez R.N., Apaldetti C., Correa G., Colombi C., Fernandez E., Santi Malnis P., Praderio A., Abelín D., Benegas G., Aguilar A. & Alcober O. (2015). A new Late Triassic Vertebrate Assemblage from Northeastern Argentina. *Ameghiniana*, v. 52, p. 379-390.
- Martínez R., Apaldetti C., Alcober O., Colombi C., Sereno P., Fernandez E., Santi Malnis P., Correa G. & Abelín D. (2013). Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 32, p. 10-30.
- Rubidge B.S. (2005). Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. *South African Journal of Geology*, v. 108, p. 135-172
- Sotomayor J.C., Leardi J.M., Otero A. & Gaetano L.C. (2018). Nuevos hallazgos de dinosaurios saurisquios de la formación Los Colorados (Triásico Tardío) con nuevos registros de Coelophysoidea (Dinosauria; Theropoda). Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.
- Stipanovic P.N. & Bonaparte J.F. (1979). Cuenca triásica de Ischigualasto – Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). En: Turner, J.C. (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, p. 523-575.