

Universidad de la República, Facultad de Ciencias
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Área Biología, Subárea Zoología

Tesis de Maestría

**Iconofósiles de la Formación Tacuarembó
(Jurásico Tardío-Cretácico Temprano)
de Uruguay:**

**Descripción, Tafonomía e Inferencias
Paleoambientales**

Lic. Valeria Mesa

Director: Dr. Daniel Perea

Tribunal:
Dr. Martín Ubilla
Dr. Sergio Martínez
Dr. Gerardo Veroslavsky

Montevideo
Junio, 2012

*"There is no branch of detective science
which is so important and so much neglected
as the art of tracing footsteps"*

(Sir Arthur Conan Doyle, "A study in scarlet", 1887)

*"Walk away if you
want to
It's okay, if you need to.
You can run but you can never hide
From the shadow that's creepin' up beside you
(Whatever you do)
I'll be two steps behind you
(Wherever you go)
And I'll be there to remind you
That it only takes a minute of your precious time
To turn around, I'll be two steps behind"*

(Joe Elliot, 1993)



*"Take only memories, leave nothing but footprints."
(Anonymous)*

Agradecimientos

A mi tutor Daniel Perea, quien ha sido mi guía por los complejos caminos de la Paleontología. Agradezco su apoyo y colaboración durante las etapas de tareas de campo, procesamiento de datos y elaboración de la tesis. No sólo me contagió la pasión por la Paleontología de Vertebrados sino que me ha brindado su amistad y su apoyo a lo largo de los años. Este trabajo no hubiera sido posible sin su guía.

Agradezco a otro colega y gran amigo, Matías Soto, por su apoyo en tareas de campo y por las interminables discusiones acerca de la fauna del antiguo Tacuarembó. Pese a su juventud, ha sido mi referente en el tema de los dinosaurios.

A mis colegas, amigas y compañeras de box, Andrea Corona y Fernanda Cabrera, siempre dispuestas a ayudarme a resolver dudas y quienes tuvieron el infortunio de convivir conmigo durante todo este proceso. Gracias por la ayuda prestada en actividades de campo, por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo y por su amistad.

A toda la “paleobarra” de amigos y jóvenes paleontólogos, les agradezco el apoyo brindado en tareas de campo (y la voluntad de calcinarse o congelarse de acuerdo al capricho del tiempo). Agradezco a Pablo Toriño y a Andrés (Checho) Batista por el apoyo entusiasta en tareas de campo y por el préstamo de bibliografía. A Guillermo Roland por su participación en tareas de campo y por su ayuda invaluable en el procesamiento de muestras sedimentológicas (acompañada de una paciencia infinita). A Ximena M. Blanco y Felipe Montenegro por comentarios y sugerencias sumamente útiles. A todos ellos, gracias por todo el apoyo y la amistad brindada. Espero que sepan que es recíproco.

A Mariano Verde, Sebastián Apesteguía, Alejandra Pascale y Leda Sánchez-Bettucci por el préstamo y/o sugerencia de bibliografía. Al personal de

Referencia de Biblioteca, por facilitarme material bibliográfico en forma rápida y eficiente.

Agradezco a Lucía Samaniego y Gustavo Lecuona por su participación en tareas de campo.

Agradezco a los miembros del tribunal por sus sugerencias y comentarios, los cuales contribuyeron a mejorar este trabajo. También quiero agradecer a Martín Ubilla por su participación en tareas de campo y por sugerencia de bibliografía, a Sergio Martínez por préstamo de bibliografía (y por decirme que fuera de los reptiles hay un mundo) y a Gerardo Veroslavsky por el préstamo de bibliografía y por haber despertado mi interés en la Geología a través de la Estratigrafía.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo financiero de la ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) a través de una Beca de Maestría y del Proyecto Fondo Clemente Estable 2009 2843 “Icnitas de vertebrados fósiles del Uruguay: hacia una reconstrucción de las paleocomunidades del antiguo desierto de Botucatú (Jurásico Superior – Cretácico Inferior)”.

A todos mis colegas paleontólogos y geólogos del Instituto de Ciencias Geológicas de la Facultad de Ciencias, quienes con su ejemplo motivan a quienes recién comenzamos nuestra actividad a esforzarnos por ser mejores docentes y mejores investigadores. Quiero agradecer especialmente a aquellos quienes, como docentes, dejaron una impresión tan profunda que me llevó a dedicarme a la actividad de investigación y docencia en geociencias. Agradezco particularmente a César Goso ya que a partir del curso de Sedimentología fue que se inició mi entusiasmo por la Geología.

Agradezco especialmente a la gente del Departamento de Tacuarembó por su cordialidad, su disposición a recibirnos y por el apoyo brindado en tareas de campo y de protección del patrimonio paleontológico: vecinos de la localidad Cuchilla del Ombú, Ing. Guillermo Reyes (Dirección de Vialidad-MTOP) y Jorge Da Silva (Museo de Geociencias de Tacuarembó).

Agradezco particularmente a mi familia (directa e indirecta), por el apoyo y cariño incondicional a lo largo de mi vida. A Andri, Coque, Leo, Juli, Fran, Ale y Do por hacerme sentir parte de su familia. A mi hermana y amiga, Ana, con quien he compartido todos los momentos importantes de mi vida. A mis padres, Arinda y Wilson, quienes son mi ejemplo a seguir en todos los aspectos de la vida. Gracias a ellos llegué a este punto; todo lo que logre de ahora en adelante también será gracias a ellos. A Coco, por todo el amor (y la paciencia) en estos años. Mi familia es el empuje detrás de todas las cosas que emprendo y, en palabras que no son mías, todos nosotros juntos somos la mejor parte de mí.

Índice

Índice.....	1
Índice de de figuras y laminas.....	2
Resumen.....	3
Abstract.....	5
Capítulo 1: Introducción y Antecedentes.....	7
1.1 Introducción.....	7
1.2 Antecedentes Geológicos y Paleontológicos.....	10
1.2.1 Contexto Geológico Regional.....	10
1.2.2 Contexto Geológico Local.....	12
1.2.3 Correlaciones Geológicas.....	17
1.2.4 Paleontología de la Formación Tacuarembó.....	21
Capítulo 2: Justificación de la investigación y Objetivos.....	25
2.1 Justificación.....	25
2.2 Objetivos.....	26
Capítulo 3: Tafonomía.....	27
3.1 Tafonomía de huellas fósiles.....	27
3.2 Influencia de los factores de preservación.....	31
Capítulo 4: Icnotaxonomía de huellas de dinosaurios.....	36
4.1 Generalidades.....	36
4.2 Icnotaxón Sauropoda.....	38
4.3 Icnotaxón Theropoda.....	40
4.4 Icnotaxón Ornithopoda.....	41
Capítulo 5: Metodología.....	43
5.1 Parámetros morfométricos empleados.....	43
5.1.1 Parámetros de huellas.....	43
5.1.2 Parámetros de pistas.....	46
5.2 Estimación de tamaño corporal, velocidad y modo de desplazamiento.....	59
5.2.1 Parámetro h : Altura de la cadera.....	59
5.2.2 Estimación de velocidad y modo de desplazamiento.....	60
5.3 Metodología aplicada en campo.....	62
5.3.1 Localidades fosilíferas estudiadas.....	62
5.3.2 Levantamiento de datos.....	62
Capítulo 6: Descripción y resultados.....	69
6.1 Descripción de huellas aisladas.....	69
6.1.1 Huella tridáctila aislada: Huella C.....	69
6.1.2 Huella tridáctila aislada: Huella D.....	71
6.1.3 Huellas tridáctilas: E_1 y E_2	73
6.2 Descripción de pistas.....	78
6.2.1 Pista A.....	78
6.2.2 Pista B.....	84
6.3 Estimaciones de tamaño corporal para los productores de huellas de la Formación Tacuarembó.....	89
6.4 Estimación de velocidad y modo de desplazamiento.....	91
6.5 Análisis comparativo con materiales de la región.....	92
Capítulo 7: Discusión y Conclusiones.....	97
Bibliografía.....	107
Anexos.....	127
Láminas.....	127
Tablas.....	130
Cálculo de parámetros.....	136
Cálculo del parámetro h	136
Cálculo de S/h para determinar modo de desplazamiento.....	137
Cálculo de velocidad v (m/s).....	137

Índice de de figuras y láminas

Figura 1.1: Mapa geológico simplificado de la Cuenca Paraná.....	11
Figura 1.2: Columna estratigráfica de la Cuenca Norte (Uruguay)	13
Figura 1.3: Mapa geológico simplificado de Uruguay.....	14
Figura 1.4: Columna estratigráfica generalizada de la Formación Tacuarembó.....	17
Figura 1.5: Mapa geológico simplificado N de Uruguay y RGS, Brasil.....	20
Figura 1.6: Valvas de <i>T. caorsii</i>	21
Figura 1.7: Placa dentaria del pez pulmonado <i>C. africanus</i>	22
Figura 1.8: Fósiles de la Formación Tacuarembó.	23
Figura 3.1: Etapas que llevan a la formación de icnitas	28
Figura 3.2: Huellas fósiles de dinosaurios terópodos, a: molde; b: calco natural	29
Figura 3.3: Formación de subhuellas.....	29
Figura 3.4: Formación de huellas transmitidas.....	30
Figura 3.5: Esquema de relaciones entre huella verdadera, calco natural y subhuella.....	32
Figura 3.6: Esquema de huellas, desde las más superficiales a mas profundas.....	33
Figura 3.7: Preservación de huellas en función del agua en sedimentos.....	33
Figura 3.8: Vista en sección de una icnita.....	34
Figura 3.9: Dimensiones reales y aparentes según la consolidación del sustrato	35
Figura 4.1: Principales grupos de dinosaurios y tipos de huellas asociadas.....	37
Figura 4.2: Esquemas de icnitas de saurópodos con muy buen estado de preservación	39
Figura 4.3: Ejemplo de icnitas con la distintiva morfología saurópoda.....	39
Figura 4.4: Morfología típica de las icnitas de terópodos	40
Figura 4.5: Morfología típica de las icnitas ornitópodas.....	42
Figura 5.1: Forma en la que se toman las medidas sobre una icnita.....	45
Figura 5.2: Parámetros de una pista fósil.....	49
Figura 5.3: Ejemplos de pistas de tipo “wide”, “medium” y “narrow-gauge”.....	51
Figura 5.4: Determinación del parámetro PTR.....	54
Figura 5.5: Diseño de pistas a: ornitópodo tipo Iguanodon b: terópodo carnívoro	58
Figura 5.6: Mapa mostrando la localización de la localidad Cuchilla del Ombú.....	62
Figura 5.7: Imagen satelital mostrando la ubicación de las dos localidades fosilíferas.....	63
Figura 5.8: Afloramiento CDO I a: lámina delgada, b: Vista general.....	65
Figura 5.9: Vista general del afloramiento CDO II.....	66
Figura 6.1: Fotografía de la huella C.....	70
Figura 6.2: Dibujo interpretativo en base a un calco realizado de la huella C.....	70
Figura 6.3: Fotografía de la huella D.....	72
Figura 6.4: Dibujo interpretativo realizado en base a un calco de la huella D.....	72
Figura 6.5: Fotografía de las huellas E1 y E2.....	74
Figura 6.6: Fotografía del afloramiento CDO II.....	74
Figura 6.7: Fotografía de la huella E1.....	76
Figura 6.8: Dibujo interpretativo realizado en base a un calco de la huella E1.....	76
Figura 6.9: Fotografía de la huella E2.....	77
Figura 6.10: Dibujo interpretativo en base a un calco de la huella E2.....	77
Figura 6.11: Fotografía de la huella A13.....	81
Figura 6.12: Dibujo interpretativo en base a un calco de la huella A13.....	81
Figura 6.13: Fotografías de la huella A13.....	82
Figura 6.14: Fotografía y esquema interpretativo de la pista A.....	83
Figura 6.15: Fotografía de la huella B3.....	86
Figura 6.16: Dibujo interpretativo en base a una fotografía de la huella B3.....	86
Figura 6.17: Fotografía y esquema interpretativo de la pista B.....	87
Figura 6.18: Esquema del afloramiento CDO I.....	88
Figura 6.19: Huellas saurópodas a: Formación Guará, b: Formación Tacuarembó.....	95
Figura 6.20: Huellas terópodos a: Formación Guará, b: Formación Tacuarembó	96
Lámina I: Metodologías aplicadas a: calco en nylon b: extracción de relleno.....	128
Lámina II: Etapas de trabajo en campo a: moldes de látex, b: moldes rígidos.....	128
Lámina III: Aplicación de cianoacrilato a: en proceso; b: una vez aplicado el producto.....	129
Lámina IV: Huella de ornitópodo C. a: huella limpiada; b: aplicación de cianocrilato.....	129
Lámina V: Huella A13 de la pista saurópoda A (afloramiento CDO I).....	130

Resumen

La Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano) del Uruguay constituye un registro de depósitos continentales del Gondwana. Se compone principalmente por areniscas de origen fluvial, fluvio – lacustre y eólico (dunas e interdunas), constituyendo dos miembros: el Miembro Batoví (inferior) y el Miembro Rivera (superior). Hasta el momento, el miembro inferior es el único fosilífero presentando un registro diverso de fósiles de cuerpo: conostráceos, moluscos, peces (semionotiformes, pulmonados, celacantos y tiburones dulceacuícolas), crocodiliformes, tortugas y dinosaurios terópodos. Por primera vez para esta formación y para el Uruguay, se describen huellas fósiles de vertebrados terrestres. Se trata de huellas de dinosaurios, aisladas e integrando pistas, localizadas en depósitos de interduna del Miembro Batoví. En el presente trabajo se describen en detalle estas trazas fósiles utilizando parámetros de huellas y de pista. La morfología de las huellas (y en el caso de las pistas, la configuración de las mismas) permite su asignación a los icnotaxones Sauropoda, Theropoda y Ornithopoda. Se discute la imposibilidad de lograr una asignación parataxonómica más precisa (a nivel de icnogénero o icnoespecie) en función de la ausencia de ciertos detalles morfológicos. Se realizan estimaciones de tamaño corporal, modo de desplazamiento y velocidad de los organismos productores a partir del cálculo del parámetro h (altura de la cadera). Las huellas estudiadas permiten establecer la presencia en el paleodesierto de Botucatu de saurópodos de porte mediano a grande y de ornitópodos y terópodos de pequeño tamaño. Este hallazgo complementa notoriamente la estructura de la comunidad que habitaba este paleodesierto, agregando al registro uruguayo la novedosa presencia de dinosaurios herbívoros (saurópodos y ornitópodos) para esta unidad. En el caso de los terópodos, las huellas constituyen una evidencia más de su presencia, ya confirmada a través del registro fosilífero (compuesto solamente por dientes). Se evalúa el tipo de preservación que presentan las huellas uruguayas, comparándolas con materiales provenientes de formaciones geológicas correlacionables de la región. El análisis de los procesos tafonómicos que dieron lugar a la preservación de estas huellas indica que fueron generadas en

un sustrato húmedo a pesar del clima árido y cálido imperante en el Mesozoico. Se discuten los factores determinantes de su estado de preservación. Las icnitas de la Formación Tacuarembó representan uno de los pocos registros sudamericanos de huellas de edad Jurásico Tardío-Cretácico Temprano.

Palabras clave: Mesozoico, Formación Tacuarembó, dinosaurios, icnofósiles, huellas vertebrados, tafonomía.

Abstract

The Tacuarembó Formation (Late Jurassic – Early Cretaceous) of Uruguay represents a register of Gondwanan continental deposits. It is mainly composed of sandstones of fluvial, fluvio-lacustrine and eolian (dunes and interdunes) origin, which constitute two members: the Batoví Member (inferior) and the Rivera Member (superior). To date, the only fossiliferous member is the inferior one with a diverse body fossil record: conchostracans, mollusks, fishes (semionotiforms, pulmonated fishes, coelacanth, freshwater sharks), crocodyliforms, turtles and theropod dinosaurs. In this work, fossil footprints of continental vertebrates are described for the first time for this formation and for Uruguay. These are dinosaur footprints, isolated or part of a trackway, preserved on interdune deposits of the Batoví Member. These fossil traces are described in depth by means of track and trackway parameters. Footprint morphology (and trackway configuration) allows them to be assigned to the ichnotaxa Sauropoda, Theropoda and Ornithopoda. The impossibility of achieving an accurate parataxonomic assignation (at the level of ichnogenus or ichnospecies) is discussed considering the lack of certain morphological details. Estimates of body size, locomotion mode and velocity of trackmakers are calculated based on the h parameter (hip height). Lack of morphological details prevents a more precise parataxonomic assignation. Based on the prints studied, it is possible to establish the presence of middle to large body-sized sauropods and small ornithopods and theropods in the Botucatu paleodesert. This finding significantly complements the structure of the community that once inhabited this paleodesert, by adding the novel presence of herbivorous dinosaurs (sauropods and ornithopods) to the Uruguayan record and to this unit. In the case of theropods, footprints are yet another evidence of their presence, previously confirmed by the fossiliferous record (represented by theropod teeth). The type of preservation of the Uruguayan tracks is evaluated, as well as comparing them to materials from correlationable geological formations in the region. The analysis of the taphonomic processes that resulted in the preservation of these footprints points to the generation of such prints in a moist substrate in spite of the arid and hot climate prevailing in the

Mesozoic. The determining preservational factors are discussed. The Tacuarembó Formation ichnites represent one of the few South American records of footprints of a Late Jurassic – Early Cretaceous age.

Key words: Mesozoic, Tacuarembó Formation, dinosaurs, ichnofossils, vertebrate footprints, taphonomy.

Capítulo 1

Introducción y Antecedentes

1.1 Introducción

Un icnofósil o traza fósil constituye un vestigio preservado de la actividad de un organismo. Dentro de esta categoría se encuentran diferentes tipos de estructuras sedimentarias biogénicas: de bioerosión, bioturbaciones, coprolitos, huellas y, para algunos autores, huevos y nidificaciones (Simpson, 1975; Fernandes, 2005; Fernandes *et al.*, 2007). Se trata de fósiles que revisten gran importancia a la hora de realizar interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales, ya que pueden evidenciar diferentes comportamientos de los organismos fósiles y permitir la reconstrucción de condiciones ambientales del pasado geológico gracias a su carácter autóctono.

La paleoicnología estudia las interacciones de los organismos con los sustratos (Carvalho, 2007). La mayoría de los icnofósiles atribuibles exclusivamente a ambientes continentales están relacionados a vertebrados: madrigueras, coprolitos, huellas aisladas o integrando pistas, nidos. Dentro de estos, las pistas y huellas de vertebrados son una fuente única y abundante de información que complementa al registro fósil osteológico (Farlow, 1992; Schult & Farlow, 1992; Carrano & Wilson, 2001). Dentro de las diferentes ramas de la paleoicnología, el estudio de trazas fósiles de vertebrados es justamente la más antigua (Sarjeant, 1975), y desde su inicio ha estado estrechamente relacionada a la paleontología de dinosaurios. Las primeras huellas fósiles de dinosaurio fueron descritas en 1846 por el Reverendo Edward Tagart en una carta dirigida a la Sociedad Geológica de Londres. Aunque atribuidas en un comienzo a un ave gigante extinta, las huellas eventualmente se asignaron a dinosaurios herbívoros tipo *Iguanodon* o similares. Sin embargo, durante la segunda mitad del siglo XIX el descubrimiento de grandes cantidades de materiales óseos de dinosaurios provocó el abandono del estudio de sus huellas fósiles, a pesar de su gran importancia paleontológica (Delair, 1989).

Existen variadas razones por las cuáles las icnitas o huellas fósiles poseen un gran valor paleontológico. En primer lugar, constituyen una evidencia directa de la actividad vital de animales hoy extintos; en algunos casos proveen información que no puede obtenerse a partir de huesos, como por ejemplo: aspectos del comportamiento (Bird, 1944; Thulborn, 1990), presencia de tejidos blandos (Platt & Hasiotis, 2006) o velocidades y modos de desplazamiento (Alexander, 1976; Farlow, 1981; Thulborn, 1990; Wilson & Carrano, 1999; Mazzetta & Blanco, 2001; Wilson, 2005; Henderson, 2006). Además de clarificar ciertos aspectos del comportamiento de animales individuales, las pistas de huellas fósiles pueden brindar información sobre comportamiento social o de grupo (Lockley & Matsukawa, 1999; Castanera *et al.*, 2011), así como sobre la composición y distribución de las antiguas comunidades animales (Farlow, 1992; Lockley *et al.*, 1994b; Lockley & Hunt, 1995; Wilson, 2005).

Otro punto importante en el estudio de huellas de dinosaurios es que pueden proveer valiosos indicios en cuanto a la identidad del organismo productor. El número y arreglo de las huellas puede indicar si se trataba de un dinosaurio bípedo o cuadrúpedo (Thulborn, 1989; Farlow *et al.*, 2000; Lockley, 2002), mientras que las dimensiones de las mismas pueden utilizarse para estimar tamaño corporal (Alexander, 1976; Thulborn, 1990; González Riga & Calvo, 2009). La forma de las huellas puede reflejar la anatomía de las extremidades del productor de las mismas, siendo una pista importante debido a que cada gran grupo de dinosaurios presenta un patrón estructural propio y distintivo en sus extremidades (Lockley, 2002). Sumando este tipo de información a las distribuciones estratigráficas y geográficas de los grupos de dinosaurios basadas en fósiles de cuerpo, se puede llegar a deducir qué tipo de dinosaurios vivían dónde y cuándo, disminuyendo así el espectro de posibles productores (Thulborn, 1990; Farlow, 1992; Carrano & Wilson, 2001; Wilson, 2005).

Por último, pero no menos importante, se conoce que las icnitas tienen un valioso potencial de zonación y correlación bioestratigráfica (Sarjeant, 1975; Lockley, 1998; Fernandes *et al.*, 2007). Suelen ser abundantes en facies

sedimentarias continentales donde los fósiles de cuerpo pueden ser más raros o estar ausentes, dándoles el potencial de completar vacíos estratigráficos del registro fósil continental. Un mismo individuo puede producir cientos a miles de huellas durante su vida, en comparación con los restos óseos que pueda dejar. Otro aspecto importante de las huellas fósiles es que, en general, no sufren transporte o retrabajamiento, por lo que proveen una conexión directa entre los organismos y su ambiente (Thulborn, 1990; Carrano & Wilson, 2001), resultando muy buenos indicadores paleoecológicos.

Las últimas tres décadas se han caracterizado por un renacimiento de la icnología de vertebrados (especialmente en cuanto a huellas y pistas de dinosaurios) con el resultado de una base de datos mundial cada vez más completa, que no sólo complementa al registro óseo sino que provee de nuevos conocimientos (Lockley, 1998). También se ha logrado una puesta a punto de métodos de estudio y toma de datos en campo, así como el establecimiento de criterios rigurosos al trabajar con la parataxonomía (Sarjeant, 1975; Leonardi, 1987 y 1994; Lockley *et al.*, 1994a; Carrano & Wilson, 2001).

1.2 Antecedentes Geológicos y Paleontológicos

1.2.1 Contexto Geológico Regional

La Cuenca Paraná constituye una inmensa región de sedimentación de América del Sur. Geográficamente, abarca parte del territorio al sur de Brasil, oeste de Paraguay, nordeste de Argentina y norte de Uruguay, ocupando un área total de 1.500.000 km². Es una cuenca cratónica con un registro sedimentario y volcano-sedimentario que abarca del Ordovícico al Cretácico, con potencias que superan los 7000 m en la parte central de la misma. El registro estratigráfico de la Cuenca Paraná incluye seis supersecuencias sedimentarias: Río Ivaí, Paraná, Gondwana I, Gondwana II, Gondwana III y Bauru. Las primeras tres corresponden a ciclos transgresivos - regresivos Paleozoicos, mientras que las otras tres representan secuencias sedimentarias continentales con rocas ígneas asociadas (ver Figura 1.1; Milani & Thomaz Filho, 2000; Milani, 2004).

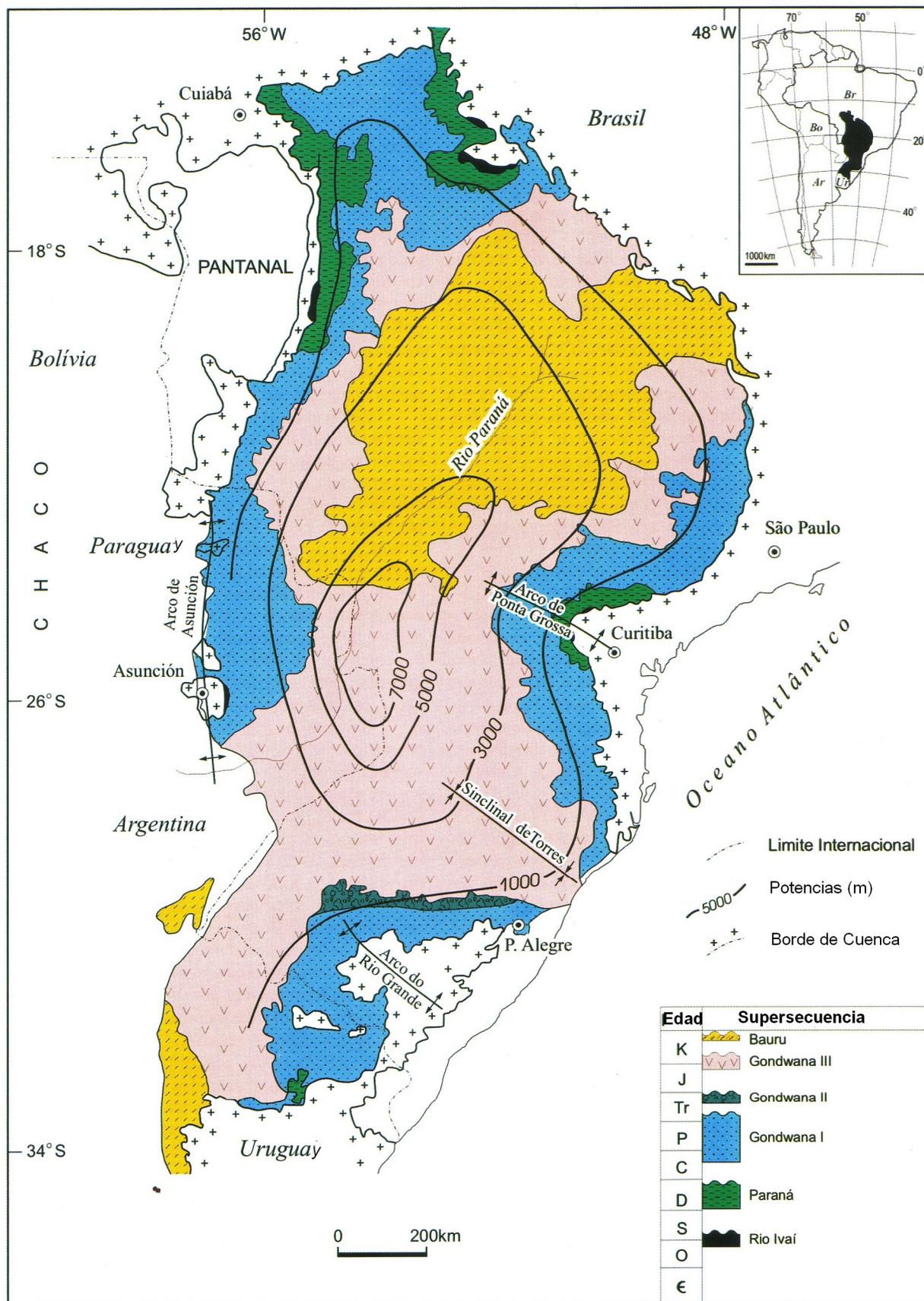


Figura 1.1: Mapa geológico simplificado de la Cuenca Paraná, mostrando la distribución de las supersecuencias mencionadas en texto. Tomado y modificado de Milani (2004).

Durante el Mesozoico, se desarrolló una tendencia irreversible hacia un clima árido y cálido, lo que provocó la desertificación de esta cuenca. El máximo de aridez se alcanzó durante el Triásico Medio, con la ocurrencia hacia el Cretácico Medio de otro pico de condiciones cálidas y áridas con paleotemperaturas hasta 14° más altas que las actuales (Ubilla *et al.*, 2003; Takashima *et al.*, 2006). Esta tendencia se vio reflejada en la presencia de sistemas depositacionales en los que dominaron los procesos sedimentarios fluvio - eólicos y puramente eólicos. Se generaron cuerpos de agua discontinuos, cuyas áreas se fueron reduciendo progresivamente hasta desaparecer casi o por completo. La estabilidad tectónica de la cuenca durante este intervalo de tiempo geológico, sumada a una subsidencia casi nula o nula y al proceso de aridificación, propició el desarrollo del paleodesierto de Botucatu. A inicios del Cretácico, esta estabilidad se vio interrumpida por la fragmentación del Gondwana Occidental y la apertura del Océano Atlántico (Milani & Thomaz Filho, 2000; Milani, 2004). Para fines del Cretácico se encuentran en funcionamiento los procesos de enfriamiento que llevarán al deterioro climático del Cenozoico (Ubilla *et al.*, 2003).

1.2.2 Contexto Geológico Local

Al norte del territorio uruguayo se encuentra la Cuenca Norte, un área de gran extensión en la que se han acumulado depósitos desde el Devónico hasta el Cretácico Tardío, y que constituye parte de la Cuenca Paraná. El registro sedimentario de esta cuenca se desarrolla en su mayor parte al norte del Río Negro, ocupando un área de alrededor de 100.000 km² y con potencias sedimentarias y volcano-sedimentarias de más de 2.500 m perforados en algunos puntos (de Santa Ana & Veroslavsky, 2003).

En el presente trabajo interesan particularmente los registros jurásicos y eocretácicos de la Cuenca Norte que constituyen un conjunto de rocas, de origen tanto sedimentario como ígneo, limitado por discordancias erosivas en techo y base. Esta secuencia presenta más de 1.400 m de potencia y se compone de diversas formaciones (ver Figura 1.2), entre ellas la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano).

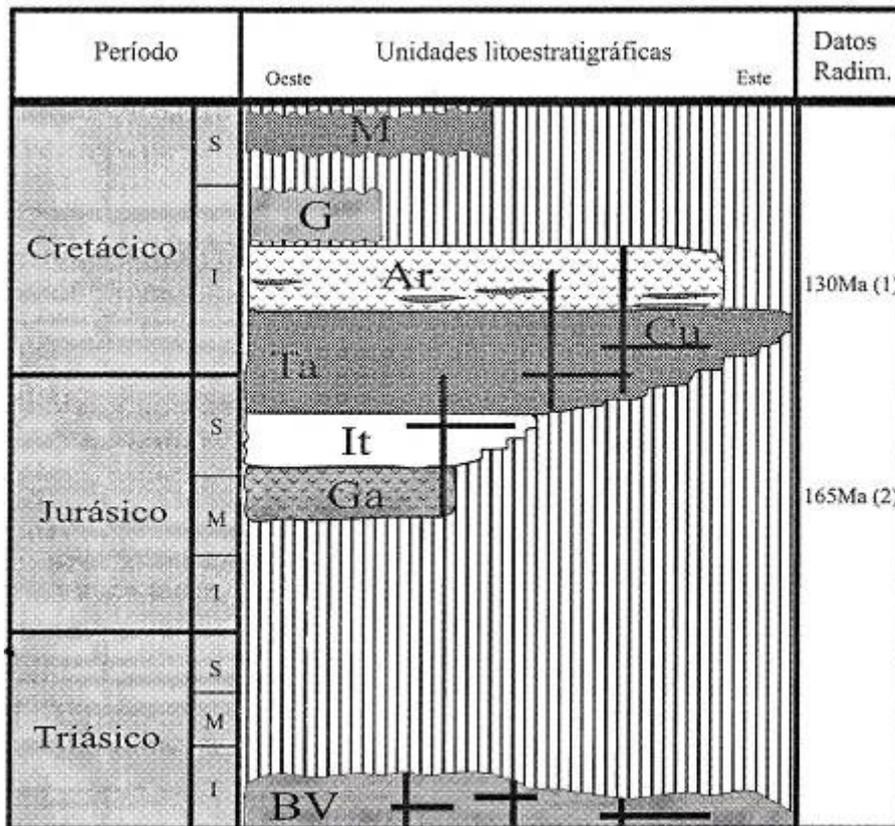


Figura 1.2: Columna estratigráfica de la Cuenca Norte (Uruguay). Referencias: BV = Formación Buena Vista; Ga = Formación Gaspar; It = Formación Itacumbú; Ta = Formación Tacuarembó; Cu = Formación Cuaró; Ar = Formación Arapey; G = Formación Guichón; M = Formación Mercedes. Se brindan edades radimétricas (1 y 2). Tomado y modificado de de Santa Ana & Veroslavsky (2003).

La Formación Tacuarembó (Bossi, 1966) forma parte de la secuencia volcanosedimentaria de la Cuenca Norte. Aflora al norte del territorio uruguayo (ver Figura 1.3) en los departamentos de Tacuarembó y Rivera en forma de una estrecha franja de unos 120 km de largo, con dirección N-S, aunque se extiende en subsuelo hacia el NW en forma de una cuña clástica. Se compone de areniscas y pelitas de origen fluvio-lacustre y areniscas de origen eólico (de Santa Ana & Veroslavsky, 2003; Perea & Martínez, 2003).

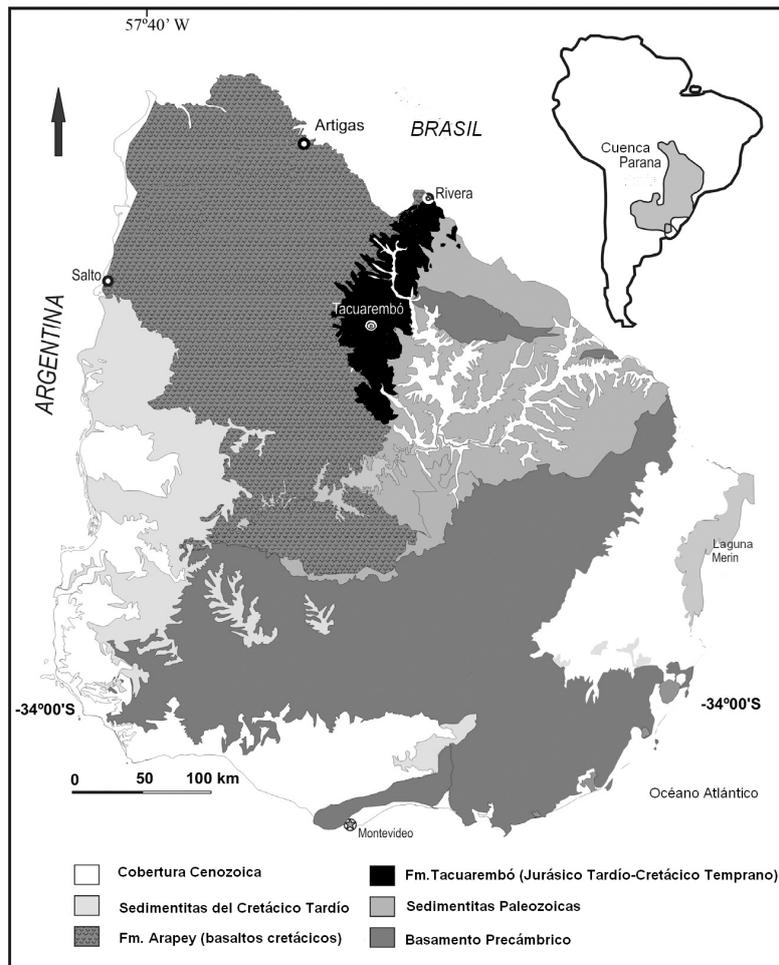


Figura 1.3: Mapa geológico simplificado de Uruguay. Se muestra el área de afloramiento de la Formación Tacuarembó. Tomado y modificado de Perea *et al.* (2009).

Las areniscas que componen esta unidad geológica fueron descritas por primera vez por Walther (1911). Falconer (1931) y Caorsi & Goñi (1958) las denominaron “Areniscas de Tacuarembó”. Su carácter de formación fue dado por Bossi (1966). Bossi *et al.* (1975) reconocieron la existencia de dos miembros (superior e inferior). El miembro inferior se consideró conformado de depósitos de ambiente subacuático mientras que al superior se le asignó un origen eólico en clima árido. Este esquema fue adoptado por la mayoría de los geólogos uruguayos. Posteriormente, la descripción de depósitos con características eólicas en la base del miembro inferior llevó a la propuesta de algunos autores de separar estas facies eólicas de las facies subacuáticas. Ferrando & Andreis (1986) proponen la denominación de Formación Cuchilla de Ombú para estos depósitos. Ferrando *et al.* (1987) proponen nombrar como Formación Rivera al miembro superior, quedando la Formación Tacuarembó integrada solamente por los depósitos de origen mayormente subacuático

(miembro inferior de Bossi *et al.* (1975) sin las facies eólicas de su base). Bossi *et al.* (1998) en su carta Geológica del Uruguay se suman a esta interpretación, considerando que las tres formaciones son producto de una génesis diferente. La Formación Cuchilla de Ombú representaría un cuerpo de dunas tipo barján y seif, de origen eólico (Ferrando & Montaña, 1987), sobre el cual se apoya discordantemente la Formación Tacuarembó. Esta última representaría depósitos generados en un sistema fluvial entrelazado de tipo distal (Ferrando & Andreis, 1986), asociado a dunas eólicas. Por arriba de esta formación se apoyaría en discordancia la Formación Rivera, integrada por depósitos correspondientes a grandes cuerpos de dunas (origen exclusivamente eólico). Bossi & Navarro (1991) agrupan a estas tres formaciones resultantes: Cuchilla de Ombú, Tacuarembó *sensu stricto* y Rivera, en el Grupo Batoví Dorado. Sin embargo, debe destacarse que dentro de la definición de la Formación Cuchilla del Ombú se incluyeron términos fluvio-eólicos que ya habían sido incluidos dentro de la Formación Buena Vista por Caorsi & Goñi (1958). de Santa Ana y Veroslavsky (2003) concluyen que las facies eólicas descritas como Formación Cuchilla de Ombú por Ferrando & Andreis (1986) en el área tipo se hallan asociadas lateralmente a las facies fluviales de la base de la Formación Tacuarembó (*sensu* Bossi *et al.*, 1975), y que constituyen un evento eólico “sin significación estratigráfica a nivel de cuenca” (de Santa Ana y Veroslavsky, 2003: pág. 63). Estos autores distinguen tres grandes conjuntos genéticos dentro de la asociación de facies de la Formación Tacuarembó: facies fluviales, facies fluvio-lacustres y facies eólicas (ver Figura 1.4). Perea *et al.* (2009) realizan una propuesta estratigráfica formal en la que se reconocen los dos miembros propuestos originalmente por Bossi *et al.* (1975), nombrando al inferior como Miembro Batoví y al superior como Miembro Rivera. En el presente trabajo se sigue este esquema litoestratigráfico.

El Miembro Batoví se apoya en forma discordante sobre los depósitos de las formaciones Yaguarí y Buena Vista, y en forma concordante sobre la Formación Itacumbú. Al tope se halla en contacto concordante con el Miembro Rivera. Muestra buenas exposiciones en toda el área de afloramiento de la formación, especialmente en los alrededores de la localidad de Martinote y en el área entre el Cerro Batoví y el Arroyo Batoví. Se encuentra conformado por

areniscas finas a medias (a veces muy finas o gruesas), cuarzosas, localmente subarcólicas o líticas-subarcólicas, de colores blanquecino, anaranjado rojizo y verdoso, localmente con tonos violeta. La selección varía de regular a buena, mientras que los granos se presentan subredondeados a redondeados. Las facies se presentan como areniscas con estratificación cruzada plano-paralela y en artesa, de gran escala, areniscas con estratificación/laminación plano-paralela horizontal, areniscas medias a gruesas con estratificación cruzada, areniscas masivas y bioturbadas y pelitas laminadas. La interpretación de estos depósitos los considera como el resultado de la interacción de procesos de origen fluvio-lacustre y eólico (de Santa Ana & Veroslavsky, 2003; Perea *et al.*, 2009).

El Miembro Rivera se apoya en concordancia sobre el Miembro Batoví y es cubierto por los basaltos de la Formación Arapey. Presenta buenas exposiciones en el departamento de Rivera, al oeste de la ciudad homónima, especialmente en el área de la Subida de Pena. Se compone de areniscas finas a medias, marrón rojizas a rojizas, mayormente cuarzosas y con selección buena a muy buena. Los depósitos se disponen en sets y cosets con espesores de unos 25 m en promedio. Comprenden facies netamente eólicas de dos tipos: 1) areniscas que exhiben estratificación cruzada plano paralela y en artesa de alto ángulo y gran escala, internamente mostrando estructuras de flujo y caída de granos, y 2) areniscas finas con estratificación plano paralela horizontal a subhorizontal, con estructuras internas de laminación “wavy” y/o gradación inversa. El primer tipo se interpreta como facies típicas de dunas eólicas, mientras que el segundo tipo es interpretado como depósitos de sábanas de arena. Localmente, pueden presentarse areniscas masivas y limolitas laminadas (de Santa Ana y Veroslavsky, 2003; Perea *et al.*, 2009).

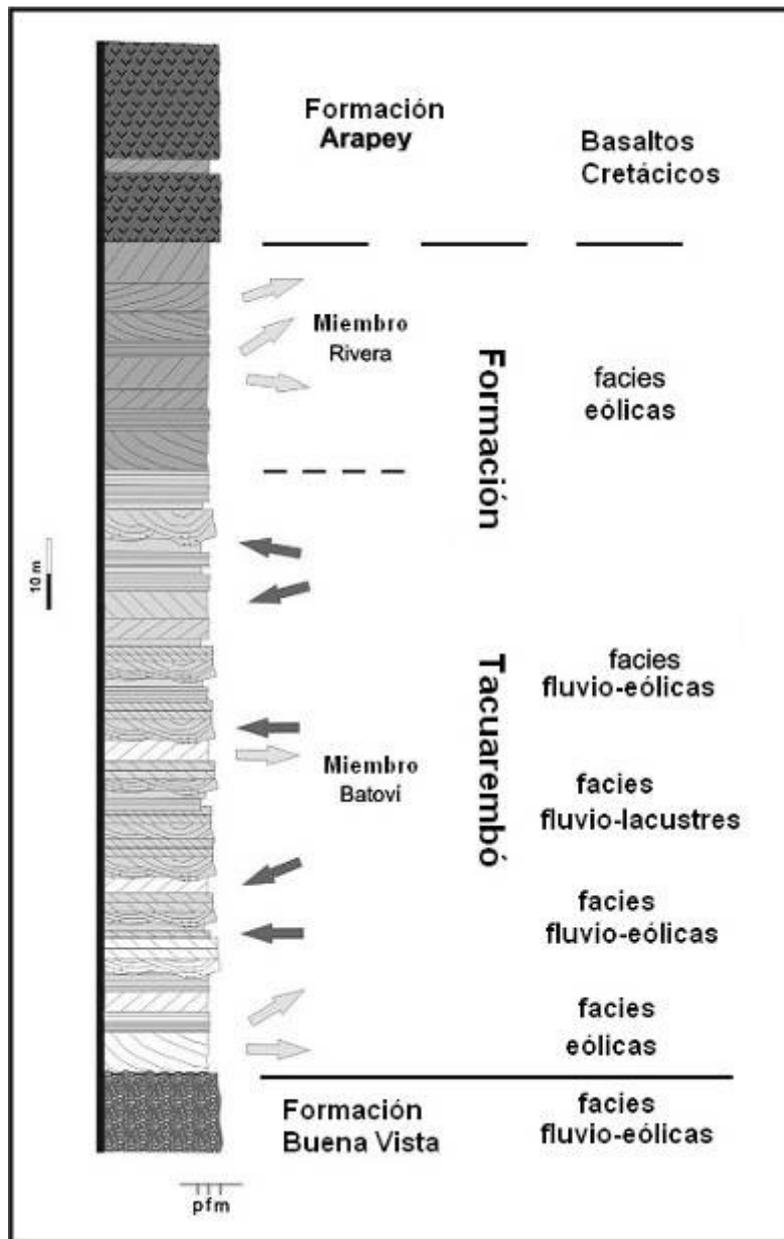


Figura 1.4: Columna estratigráfica generalizada de la Formación Tacuarembó, mostrando las asociaciones de facies descritas en el texto. Las flechas indican direcciones de paleocorrientes acuáticas y eólicas. Tomado y modificado de Perea *et al.* (2009).

1.2.3 Correlaciones Geológicas

A nivel regional, la Formación Tacuarembó ha sido correlacionada con depósitos mesozoicos de Argentina y Brasil, integrantes de las cuencas Chaco-Paraná y Paraná.

En Argentina, se la ha correlacionado con los depósitos de la Formación San Cristóbal (Padula & Mingramm, 1969) y depósitos infrayacentes a la Formación Solari (de Santa Ana *et al.*, 2006) en la región del Chaco-Mesopotamia. La Formación San Cristóbal solo se encuentra en subsuelo de la Provincia de Entre Ríos (NE de Argentina). Padula & Mingramm (1969) describen a esta formación como depósitos de areniscas medias a finas, ocasionalmente conglomerádicas con estratificación típica de dunas eólicas; subordinadamente se observa estratificación plano-paralela horizontal e indefinida. También describen lutitas con laminación o estratificación plano-paralela horizontal. Debido a las características de los sedimentos (colores variegados, granos de cuarzo con superficie mate y pátina ferruginosa, estratificación cruzada de tipo eólico) le asignan a la Formación San Cristóbal un origen continental desértico, haciendo notar que la mayor abundancia al SW de pelitas y areniscas de grano fino con estratificación horizontal (sumado a restos fósiles de peces) indicaría un ambiente de tipo lacustre. La correlación con la Formación Tacuarembó se hace en base a las litologías y las relaciones estratigráficas, especialmente con los basaltos que sobreyacen a estas formaciones: Formación Arapey en territorio uruguayo y sus correlatos a nivel regional, Formación Serra Geral en Brasil y Formación Curuzú Cuatía – Miembro Posadas/ Formación Posadas en Argentina (Muzio, 2003). Por otro lado, se ha planteado la correlación de la Formación Tacuarembó con depósitos infrayacentes a la Formación Solari. Esta última es el equivalente a los términos de areniscas intercaladas con basaltos que se encuentran por debajo de las coladas de basaltos de Arapey en nuestro territorio y en Argentina está constituida por acumulaciones clásticas continentales, a veces interpuestas y/o vinculadas lateralmente con los derrames basálticos de la Formación Serra Geral. Por debajo del par Formación Serra Geral- Formación Solari es que aparecen areniscas con características litológicas y estratigráficas que permitirían correlacionarlas a los depósitos uruguayos. La presencia de estos depósitos no sólo se ha verificado en subsuelo sino también en afloramientos en la provincia de Misiones, existiendo la propuesta de denominar a esta unidad como Formación San Ignacio o Misiones. Constituiría la unidad aflorante más antigua de esa región (de Santa Ana *et al.*, 2006). Debe destacarse que en algunos trabajos (ver por ejemplo Padula &

Mingramm, 1969; Franca *et al.*, 1995; Milani & Thomaz Filho, 2000) se ha utilizado el término “Formación Tacuarembó” para aludir a distintos tipos de depósitos clásticos continentales que se encuentran por debajo o interdigitados con los basaltos de la Formación Serra Geral, por lo que es conveniente no utilizar esta denominación para los depósitos argentinos.

La correlación con depósitos brasileros involucra dos formaciones, aflorantes en el estado de Río Grande del Sur. Franca *et al.* (1995) correlacionaron los depósitos de eolianitas de la Formación Tacuarembó con la Formación Botucatu, mientras que los depósitos del miembro inferior de la Formación Tacuarembó se correlacionaron con la Formación Guará (Lavina *et al.*, 1985; Lavina & Scherer, 1997; Scherer & Lavina, 2006). La Formación Botucatu se compone de areniscas finas a medias con estratificación cruzada de alto ángulo, representando depósitos de un gran campo de dunas eólicas (Scherer, 2000; Scherer *et al.*, 2000; Scherer & Lavina, 2006). La Formación Guará se compone de areniscas finas a gruesas, con pelitas en forma subordinada, depositadas por sistemas fluviales y eólicos (Scherer *et al.*, 2000; Scherer & Lavina, 2005). Desde el punto de vista litológico, las formaciones brasileras se correlacionan claramente con la Formación Tacuarembó: el Miembro Rivera con la Formación Botucatu y el Miembro Batoví con la Formación Guará. Sin embargo, existe una diferencia de criterios entre investigadores uruguayos y brasileros en cuanto a las relaciones estratigráficas entre los depósitos. Scherer *et al.* (2000) consideran que la Formación Botucatu se halla cubierta y se intercala con los basaltos de la Formación Serra Geral del Cretácico Inferior. En su base, se apoya en forma discordante sobre los depósitos de la Formación Guará. Esta última estaría entonces limitada por discordancias tanto en su base (se apoya sobre depósitos fluviales de la Formación Sanga do Cabral del Triásico Inferior) como en el tope (como ya se mencionó, se halla cubierta por la Formación Botucatu). Por otro lado, de Santa Ana & Veroslavsky (2003) no reconocen la existencia de una superficie de discordancia importante dentro de la Formación Tacuarembó (*contra* Ferrando & Andreis, 1986).

Más allá de las relaciones de contacto, la litocorrelación entre las unidades mencionadas es indiscutible. En la Figura 1.5 puede observarse un mapa geológico simplificado del área de afloramiento de las formaciones correlacionadas, en el que puede apreciarse la continuidad de los afloramientos uruguayos con los ubicados al sur de Río Grande del Sur.

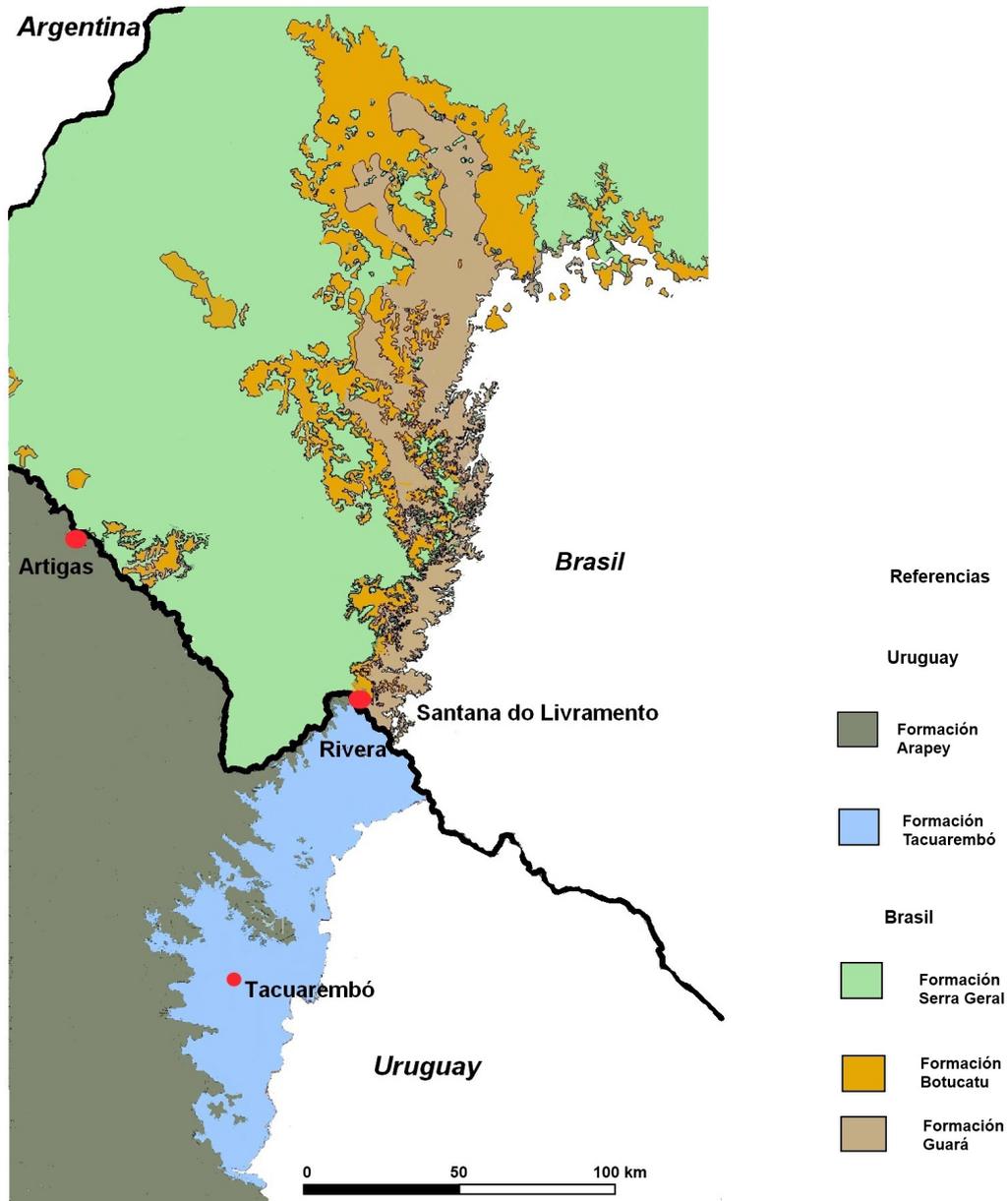


Figura 1.5: Mapa geol3gico simplificado mostrando las 1reas de afloramiento de las formaciones Tacuaremb3 y Arapey en Uruguay y sus correlatos geol3gicos en Brasil: formaciones Botucatu y Guarά para la primera y Formaci3n Serra Geral para la segunda. Modificado de Wildner *et al.* (2008) y Bossi *et al.* (1998)

1.2.4 Paleontología de la Formación Tacuarembó

La Formación Tacuarembó se caracteriza por presentar un rico registro fosilífero. Diversos taxones, tanto de invertebrados como de vertebrados, se han encontrado en afloramientos del Miembro Batoví. Hasta el momento no se han hallado fósiles en el Miembro Rivera. Se realiza una breve reseña de los taxones descritos hasta el momento.

Dentro de los fósiles de invertebrados, Falconer (1937) describe la presencia de gasterópodos, sin realizar una determinación más precisa. Se encuentran como conchillas y moldes, raramente recristalizados. Fueron referidos a la familia Viviparidae con dudas, debido a la mala preservación de los fósiles (Mones & Figueiras, 1981; Da Silva, 1990; Perea *et al.*, 2009). Herbst & Ferrando (1985) describen un conostráceo fósil como *Cyzicus (Lioestheria) ferrandoi*, especie que es reasignada por Shen *et al.* (2004) al subgénero *Orthestheria (Migransia)*. También se han descrito moluscos dulceacuícolas unionoideos, dos especies del género *Diplodon* (Martínez & Figueiras, 1991) y la almeja gigante *Tacuaremba caorsii* (Martínez *et al.*, 1993; ver Figura 1.6). Es de destacar que las especies mencionadas son todas endémicas para esta formación.



Figura 1.6: Valvas de *T. caorsii*, molusco dulceacuícola. Se observa el gran tamaño de sus valvas y el grosor de las mismas. Esta especie es endémica de la Formación Tacuarembó. Escala: 10 cm. Fotografía de S. Martínez.

En cuanto a los vertebrados, el primer registro fósil para la Formación Tacuarembó es el descrito por Walther (1933): una impresión del cuerpo de un

pez ganoide dejada en sedimentos arenosos finos. La impresión no muestra el cráneo ni las aletas pectorales. Mones (1980) reporta una especie de crocodiliforme de rostro largo y estrecho, al que denomina *Meridiosaurus vallisparadisi*. Al igual que *T. caorsii*, es una especie endémica de la Formación Tacuarembó. Su asignación inicial a los folidosáuridos se ha visto apoyada por trabajos más recientes (Fortier *et al.*, 2011). Dientes aislados han sido asignados a mesoeucrocodilos por Perea *et al.* (2009). Da Silva (1990) fue el primero en reportar la ocurrencia de peces pulmonados, tentativamente refiriendo dos placas dentarias de dipnoos al género *Ceratodus*. Recientemente, Soto & Perea (2010) asignan una de estas placas a la especie *Ceratodus africanus*, mientras que la segunda (junto con nuevos restos) se asigna a "*Ceratodus*" *tiguidiensis* (ver Figura 1.7). Restos de escamas, fragmentos óseos y dientes asignables a peces halecóstomos, probablemente semionotiformes, han sido mencionados y/o descritos por diversos autores, ya que son los restos dominantes en esta formación (Mones, 1980; Sprechmann *et al.*, 1981; Da Silva, 1990; Perea & Martínez, 2003; Perea *et al.*, 2009). Soto *et al.* (2012a) describen huesos de celacantos, cuyas características permiten referirlos al género *Mawsonia*.



Figura 1.7: Vista oclusal de placa dentaria inferior derecha del pez pulmonado *C. africanus*. Escala en centímetros. Fotografía de D. Perea.

Perea *et al.* (2001) reportan materiales que asignan al tiburón dulceacuícola *Priohybodus* cf. *P. arambourgi* (ver Figura 1.8a), determinación que se ve confirmada por Perea *et al.* (2009) y Soto *et al.* (2012b). Asociados a los restos de esta especie de tiburón dulceacuícola se hallaron dientes de

dinosaurios terópodos (Perea *et al.*, 2003). Soto & Perea (2008) describen dientes con afinidades a ceratosáuridos, mientras que otros presentan afinidades con carnosaurios (carcarodontosáuridos) (Perea *et al.*, 2009). También se ha reportado la presencia de tortugas, pero lo fragmentario del material no permite una asignación más precisa (Perea *et al.*, 2009). Es de destacar la importancia estratigráfica del tiburón *P. arambourgi*, de gran valor como fósil guía, y el cual ha sido registrado en depósitos del Jurásico Tardío de Somalia, norte de Yemen, Etiopía y en depósitos del Cretácico Temprano de Tunisia y Libia (Perea *et al.*, 2012). El único registro sudamericano de este taxón se encuentra en nuestro país. En base al mismo y otros taxones asociados, Perea *et al.* (2009) definen una Biozona (Zona de Asociación). Esta Biozona presenta grandes semejanzas con varias asambleas fósiles de formaciones africanas, lo que permitió utilizarla como criterio bioestratigráfico para confirmar la pertenencia de los depósitos de la Formación Tacuarembó al Jurásico Tardío – Cretácico Temprano (Perea *et al.*, 2009).

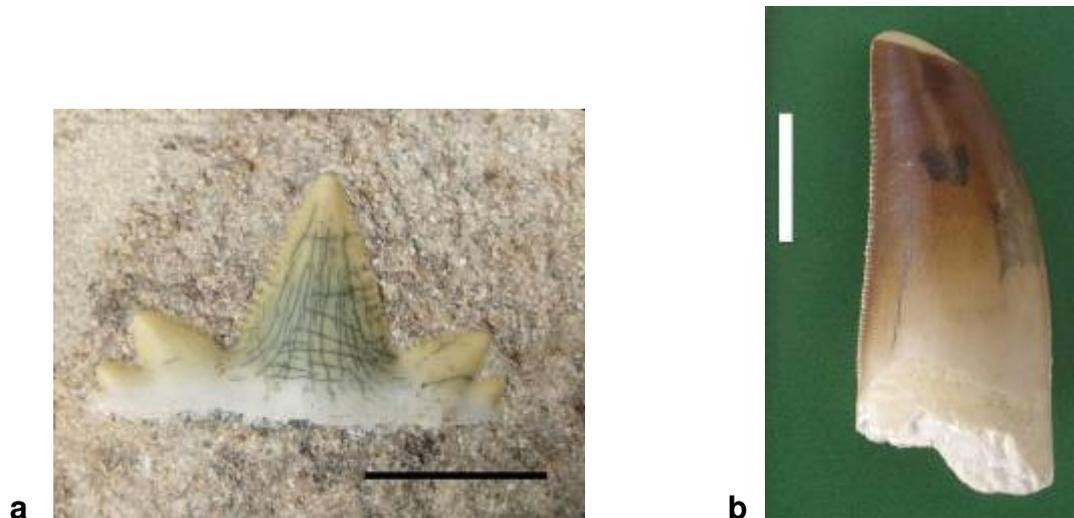


Figura 1.8: Fósiles de la Formación Tacuarembó. **a:** Diente de tiburón dulceacuícola *P. arambourgi*. Este taxón permitió la definición de una Biozona y la correlación bioestratigráfica con formaciones africanas. Escala: 10 mm. **b:** Vista lingual de un diente de dinosaurio terópodo indeterminado. Escala: 1 cm. Fotografías D. Perea.

El registro de icnofósiles del Mesozoico uruguayo hasta el momento es pobre, siendo considerado como de llamativa “esterilidad icnológica casi total”

(Verde & Perea, 2008: pág. 141). Esta escasez de registro icnológico ha sido atribuida al origen mayormente continental de los depósitos que lo integran. Para la Formación Tacuarembó, se han descrito trazas tubulares, asignables al icnogénero *Anchorichnus* (Soto, 2004 y referencias; Verde & Perea, 2008) y coprolitos (Sprechmann *et al.*, 1981; Da Silva, 1990). Dentzien-Dias *et al.* (2009) describen la existencia de bioturbaciones en un afloramiento de la Ruta 26, cercano a la localidad de Cuchilla del Ombú. Identifican un nivel en las facies arenosas eólicas en donde la estratificación se halla perturbada por la actividad de vertebrados. Mesa & Perea (2010) y Mesa *et al.* (2011) comunican los primeros hallazgos claros de pisadas fósiles, que se describirán detalladamente en el presente trabajo.

Capítulo 2

Justificación de la investigación y Objetivos

2.1 Justificación

Para aquellos investigadores dedicados al estudio de las faunas de vertebrados continentales que habitaron el Gondwana Sudoccidental a fines del Jurásico y principios del Cretácico, uno de los mayores desafíos ha sido la escasez de depósitos continentales fosilíferos sudamericanos pertenecientes a este intervalo particular de tiempo (Soto & Perea, 2009). Muchas de las formaciones que cumplen con los requisitos edad geológica y ambiente de depositación continental no presentan un buen registro fosilífero, debido a que se generaron bajo condiciones climáticas cada vez más áridas, en general poco conducentes a la preservación de fósiles. Un ejemplo es la Formación Guará en Brasil, que sólo presenta registro icnológico pero no de fósiles de cuerpo (Dentzien-Dias *et al.*, 2008). Por este motivo, los depósitos del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó (litocorrelatos a la Formación Guará) resultan especialmente importantes, ya que reflejan sistemas continentales y guardan registro tanto de fósiles de cuerpo como de icnofósiles en sus diferentes facies sedimentarias, aportando al conocimiento de este tipo de faunas poco conocidas. Este aporte es de gran valor a efectos de realizar correlaciones bioestratigráficas.

Además, el estudio en particular de los icnofósiles de Tacuarembó mejora el conocimiento de las comunidades que habitaban el paleodesierto de Botucatu. Emerge así una visión más clara y completa del tipo de organismos que vivían en este ecosistema árido, generando información a nivel local y regional.

El estudio de huellas fósiles de vertebrados es un campo nuevo dentro de la paleoicnología en Uruguay. El presente trabajo pretende apenas establecer los inicios de una nueva línea de investigación con el estudio y descripción de las huellas fósiles de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico

Temprano), esperando que redunde en un futuro desarrollo de esta disciplina extremadamente novedosa para nuestro país.

2.2 Objetivos

- Describir las primeras huellas fósiles de vertebrados terrestres para el Uruguay, aplicando metodologías nuevas para la paleontología uruguaya. Realizar una descripción rigurosa, siguiendo criterios desarrollados por la paleoicnología de vertebrados y especialmente aquellos enfocados hacia el estudio de huellas de dinosaurio. Aplicando criterios icnotaxonómicos, intentar llegar a una asignación lo más precisa posible.
- Para aquellos casos en que sea posible, aplicar métodos que permitan estimar tamaños corporales, mecanismos de desplazamiento y calcular velocidades de los productores de las huellas fósiles de la Formación Tacuarembó. Intentar llegar a una identificación de los posibles organismos productores.
- Comparar las icnitas uruguayas con materiales de la región, provenientes de formaciones geológicamente correlacionables.
- Establecer condiciones preservacionales determinantes de la diagénesis de las icnitas en base al estudio de los afloramientos fosilíferos y de los materiales. Integrar esta información con información geológica (novedosa y ya existente), a efectos de realizar inferencias paleoambientales que contribuyan a la reconstrucción paleoambiental de la Formación Tacuarembó, en especial de su Miembro Batoví.

Capítulo 3

Tafonomía

3.1 Tafonomía de huellas fósiles

La tafonomía se refiere al estudio de los procesos de preservación y como éstos afectan la información en el registro fosilífero (Behrensmeyer & Kidwell, 1985). Básicamente, cubre todos los aspectos desde la muerte de un organismo, pasando por su descomposición y desintegración, hasta su enterramiento y procesos posteriores. El entendimiento de los procesos de transporte, desagregación y fragmentación asociados, resulta fundamental para entender las condiciones ambientales en las que los organismos vivieron y murieron, así como las circunstancias que los llevaron a preservarse o no como fósiles (Martin, 1999). En el caso de las huellas fósiles, son afectadas por procesos tafonómicos similares pero con ciertas diferencias, ya que en este caso no se tratará de procesos post-mortem sino de procesos post-enterramiento, particularmente de tipo diagenético.

El proceso de formación de una icnita comienza con un organismo atravesando un área de sedimento blando, en la que deja sus huellas. Estas huellas pueden ser cubiertas por más sedimentos gracias a la acción de procesos sedimentarios. Una vez enterradas, se hallan protegidas de la acción destructiva del agua, el viento y/o el sol. La acumulación continua de sedimentos provocará un soterramiento cada vez mayor de las huellas. Debido a los cambios asociados de presión, temperatura y geoquímicos, entran en juego los procesos diagenéticos que llevarán a la litificación de esos sedimentos, preservando las icnitas. Eventualmente, estos sedimentos litificados serán exhumados y los procesos erosivos y de meteorización podrán exponer los estratos portadores de huellas (Thulborn, 1990). Las diferentes etapas se muestran en la Figura 3.1. Las pisadas y pistas pueden producirse tanto en sustratos arenosos (ej: depósitos de interduna) como en sedimentos limo-arcillosos cubiertos por una fina lámina de agua (ej: depósitos de planicies

de inundación), preservándose como impresiones de la planta de los pies del animal, en forma de moldes (epirrelieves cóncavos; ver Figura 3.2a) o como calcos naturales (hiporrelieves convexos o contramoldes; ver Figura 3.2b), producidos por los sedimentos sobreyacentes sobre las impresiones originales (Fernandes, 2005). En general, los contramoldes tienden a ser más llamativos que los moldes, no sólo por ser más resistentes a la erosión sino porque tienden a destacarse contra la superficie de la roca como relieves con cierta elevación (Thulborn, 1990).

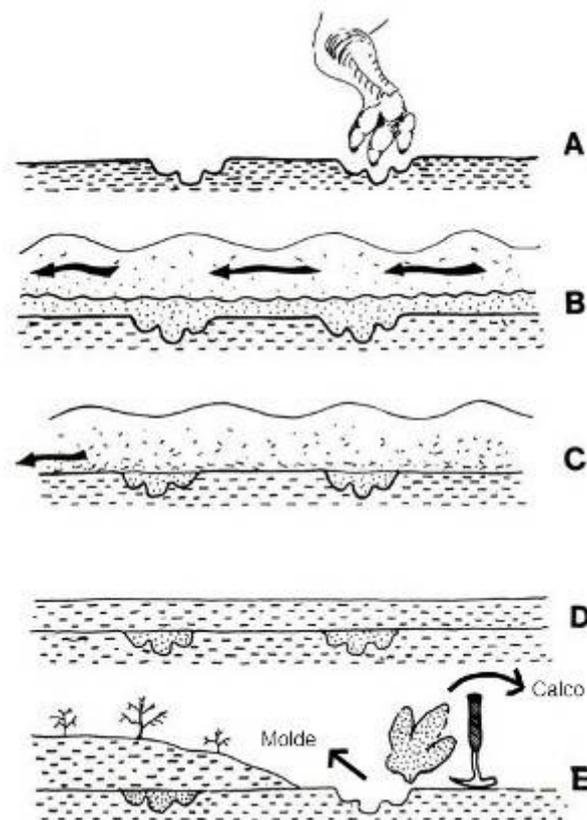


Figura 3.1: Etapas que llevan a la formación de icnitas. **A:** organismo camina sobre un sustrato blando, dejando las impresiones de sus autopodios; **B:** las huellas son rellenadas y enterradas por nuevos sedimentos; **C:** los procesos sedimentarios llevan a un soterramiento profundo de las huellas; **D:** acción de procesos diagenéticos, que llevan a la litificación de los sedimentos conteniendo huellas; **E:** exhumación de las rocas portando huellas fósiles en sus diferentes formas de preservación (tomado y modificado de Lockley & Hunt, 1995).



Figura 3.2: Ejemplos de huellas fósiles de dinosaurios terópodos, conservadas como **a**: molde; **b**: calco natural. Fotografías de Glen J. Kuban, tomadas en el Dinosaur Valley State Park, Texas, USA (<http://paleo.cc/paluxy/photogal.htm>).

Cuando se encuentran estratos con icnitas, es común asumir que se trata de la superficie original en la cual los organismos dejaron las huellas, exhumada. Sin embargo, es común que en realidad se trate de superficies estratigráficas infra o incluso suprayacentes a la superficie original. En el caso de animales de gran peso, el ingreso del pie al sedimento (especialmente en sedimentos poco consolidados) puede provocar deformación y rotura de los estratos sedimentarios inferiores. Al irse abriendo los estratos o láminas a profundidades sucesivas, la huella resultante será cada vez menos completa, menos clara. Cuando se tiene una de estas secciones más profundas, se denomina como “*undertrack*”, subtraza o subhuella (ver Figura 3.3; Sarjeant, 1975; Thulborn, 1990; Gatesy, 2003; Fernandes, 2005).

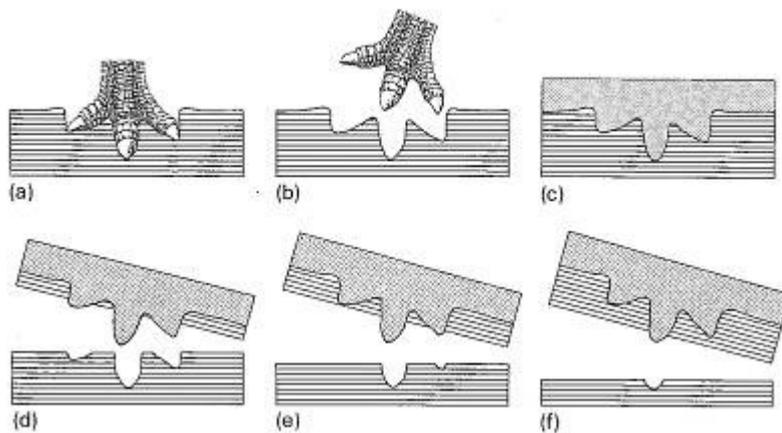


Figura 3.3: Formación de subhuellas. (a) Ingreso del pie al sustrato laminado/estratificado. (b) El pie es retirado. (c) Enterramiento de la huella y acción de procesos diagenéticos hasta su litificación. (d-f) Rotura del sustrato a niveles cada vez más profundos, revelando secciones por debajo de la huella original, cada vez menos completas. Tomado de Thulborn (1990).

Si el sustrato laminado es lo suficientemente plástico en su comportamiento, puede responder al impacto del pie del dinosaurio deformándose y plegándose. En este caso el impacto del pie se transmite a través de los estratos sedimentarios formando una pila de moldes y contramoldes que se denomina huella transmitida o huella fantasma (“*ghost-print*”). Usualmente, este tipo de huellas se vuelven cada vez menos profundas y más vagamente definidas a niveles inferiores sucesivos (ver Figura 3.4). Las huellas transmitidas raramente son producidas por dinosaurios pequeños y livianos, pero sí por aquellos organismos más grandes y pesados (Sarjeant, 1975; Thulborn, 1990; Gatesy, 2003).

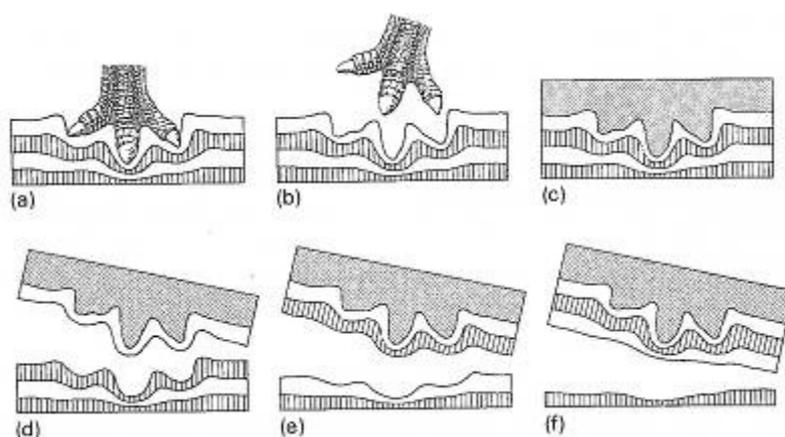


Figura 3.4: Formación de huellas transmitidas. (a) El impacto del pie en un sedimento plástico deforma las capas subyacentes de sedimentos. (b) El pie es retirado. (c) Enterramiento y litificación de las estructuras sedimentarias. (d-f) La rotura del sustrato rocoso a diferentes niveles de profundidad muestra “versiones” de la huella cada vez menos profundas. Tomado de Thulborn (1990)..

Las huellas verdaderas se han definido como aquellas que quedaron marcadas en una superficie expuesta sobre la cual el organismo realmente caminó (Sarjeant, 1990; Lockley, 1997; Gatesy, 2003). Dentro de las características que se utilizan como criterios determinantes a la hora de definir si una icnita es una verdadera huella o una subhuella, se encuentran su similitud con la morfología del pie del organismo productor y la presencia de detalles morfológicos finos (Thulborn, 1990; Gatesy, 2003; Jackson *et al.*, 2009). Sin embargo, las icnitas poseen una naturaleza tridimensional, que no siempre se considera adecuadamente. Este hecho resulta evidente en aquellas

huellas donde la profundidad es grande y en las que el peso del animal, sumado al tipo de sustrato, provoca no sólo la deformación de las capas sedimentarias sino también su ruptura y desorganización. Es así que algunos autores han hecho notar que las extremidades de un animal deben no sólo deformar en forma permanente sino incluso cortar las capas de sedimento al descender y luego ser retiradas, para que una huella pueda ser creada (Allen, 1997; Gatesy, 2003), yendo en contra de la idea clásica de deformación del sustrato como forma de crear una verdadera huella.

3.2 Influencia de los factores de preservación

Las pistas de huellas fósiles resultan esenciales para el entendimiento del comportamiento de dinosaurios, ya que brindan información valiosa sobre el tamaño corporal, estimación de velocidad de desplazamiento, comportamiento social, etc. La longitud y el ancho de las huellas y pistas son parámetros importantes en la determinación del tamaño corporal y la velocidad de los productores de huellas. Para lograr un entendimiento adecuado, es esencial entender el tipo de preservación de las icnitas e interpretarlas correctamente. Esto ha llevado a la realización de experimentos donde se simulan pistas en laboratorio (utilizando animales actuales, modelos computacionales o dispositivos mecánicos) a efectos de determinar el valor de aquellas medidas registradas en superficies por debajo de la superficie por la que se movió el organismo, cómo se ve afectada la morfología de las huellas con la profundidad e intentar comprender como afectan ciertos factores a la generación y preservación de huellas (algunos ejemplos: Allen, 1997; Gatesy, 2003; Henderson, 2006; Milán & Bromley, 2006; Romano *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2009).

Dentro de los factores que afectan la preservación final de las pistas (Romano *et al.*, 2007), tienen gran importancia:

- 1) La forma en la que se generaron las huellas: si son huellas verdaderas, subhuellas o huellas transmitidas (ver Figura 3.5). El grado de detalles

morfológicos y la semejanza a la estructura ósea de un pie o mano será mayor cuando las huellas pertenezcan al primer tipo y no a los otros dos.

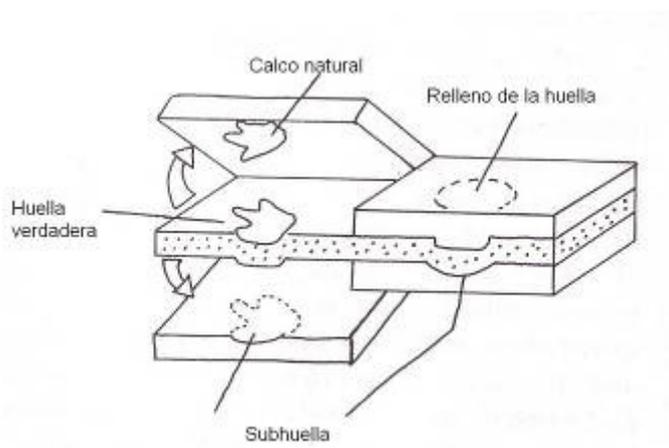


Figura 3.5: Esquema mostrando las diferentes relaciones entre una huella verdadera, un calco natural y una subhuella. Tomado y modificado de Lockley & Hunt (1995).

Sin embargo, algunos autores (Gatesy, 2003) consideran que cuando el pie o mano de un animal interacciona con un sustrato altamente incompetente, hundiéndose a cierta profundidad, no sólo distorsionará las capas de sedimentos sino que las perforará o cortará. Este tipo de huellas “profundas” (ver Figura 3.6) dará poca información morfológica pero mucha información desde el punto de vista del movimiento, acerca de qué capas se vieron afectadas directa e indirectamente por las extremidades del organismo. Aunque no cumplen las características típicas asociadas a una huella verdadera, no deberían considerarse subhuellas. Este tipo de abordaje demuestra que aún queda mucho por comprender en el campo del estudio de huellas fósiles.

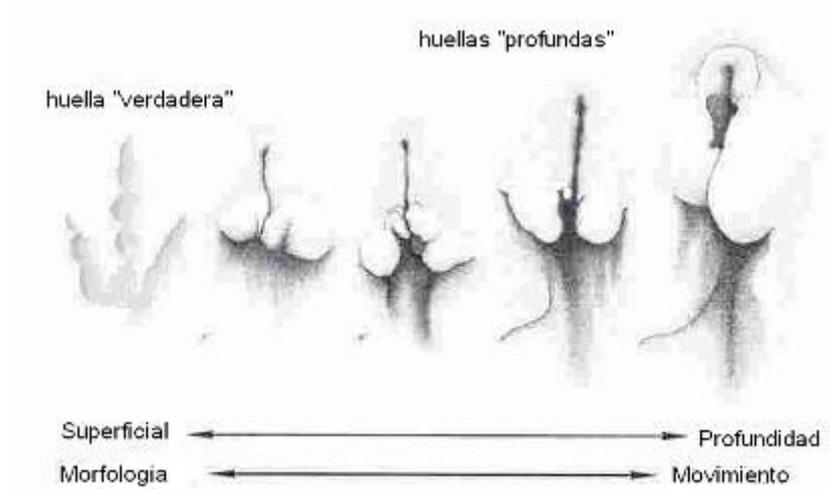


Figura 3.6: Esquema de huellas terópodas, representando una secuencia continua que va desde las huellas más superficiales y que conservan mayores detalles morfológicos (huellas “verdaderas”) a aquellas que al tener más profundidad conservan menos o ningún detalle morfológico (huellas “profundas”), pero brindan mayor información sobre el movimiento del organismo productor. Tomado y modificado de Gatesy (2003).

2) El tipo y estado del sedimento: su granulometría original, homogeneidad y contenido de humedad. Un sustrato demasiado blando (ver Figura 3.7), demasiado duro o demasiado heterogéneo puede llevar a que incluso las huellas verdaderas se preserven en forma incompleta (Lockley, 1998).

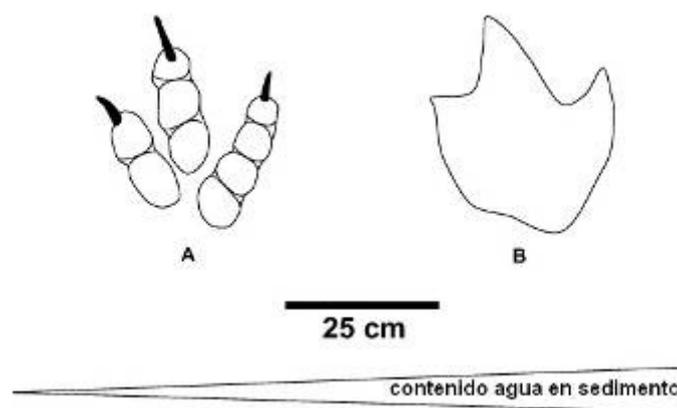


Figura 3.7: Esquema mostrando la preservación diferencial de huellas en función del contenido de agua de los sedimentos. *Megalosauropus* isp de Alemania (tomado y modificado de Diedrich, 2004). **A:** buena preservación de detalles morfológicos como almohadillas y garras, en sedimentos de planicies arenosas húmedas; **B:** impresión sin marcas claras de dígitos y sin mayores detalles en sedimentos limosos más blandos, de planicies mareales.

Los efectos de estos factores se han demostrado claramente en huellas expuestas en secciones verticales (ver Figura 3.8), en cuyo caso se observa claramente la deformación de las capas sedimentarias alrededor y por debajo de las huellas (Romano *et al.*, 2007).

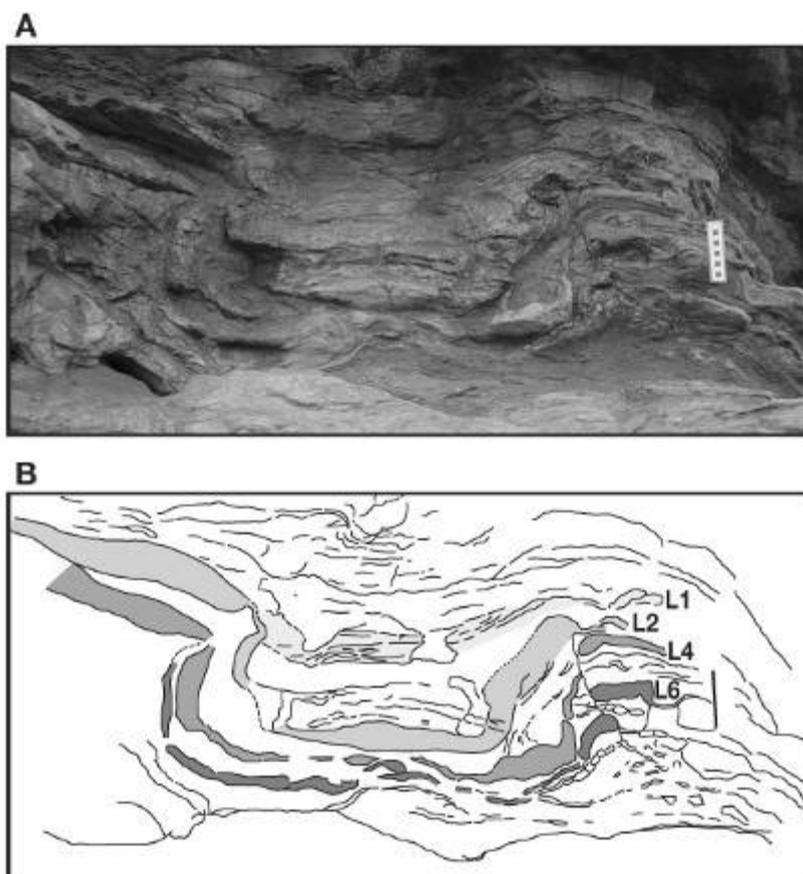


Figura 3.8: Fotografía (A) y dibujo (B) de una vista en sección de una icnita saurópoda de gran tamaño en areniscas de la Formación Scalby del Jurásico Medio de Yorkshire, Inglaterra. Las diferentes capas sedimentarias afectadas por el pie del animal se hallan identificadas como L1 (superficie donde se genera la huella), L2, L4 y L6 (superficies de transmisión de la huella; las dos últimas constituyen el piso de la misma). Escala: 10 cm. Tomado y modificado de Romano *et al.* (2007).

El nivel al cual se preserva la huella determinará las dimensiones que se registren en el campo. Diferencias en el tipo de sustrato, humedad del sedimento y fuerza aplicada provocarán diferencias significativas en las medidas de una huella (ver Figura 3.9; Moratalla *et al.*, 1994; Lockley *et al.*, 2002), diferencias que tendrán un efecto significativo en cualquier cálculo de altura de la cadera, velocidad, paso, etc. Al tomar medidas de dimensiones de

huellas siempre debe conocerse y entenderse el tipo de preservación a fin de evitar cálculos erróneos.

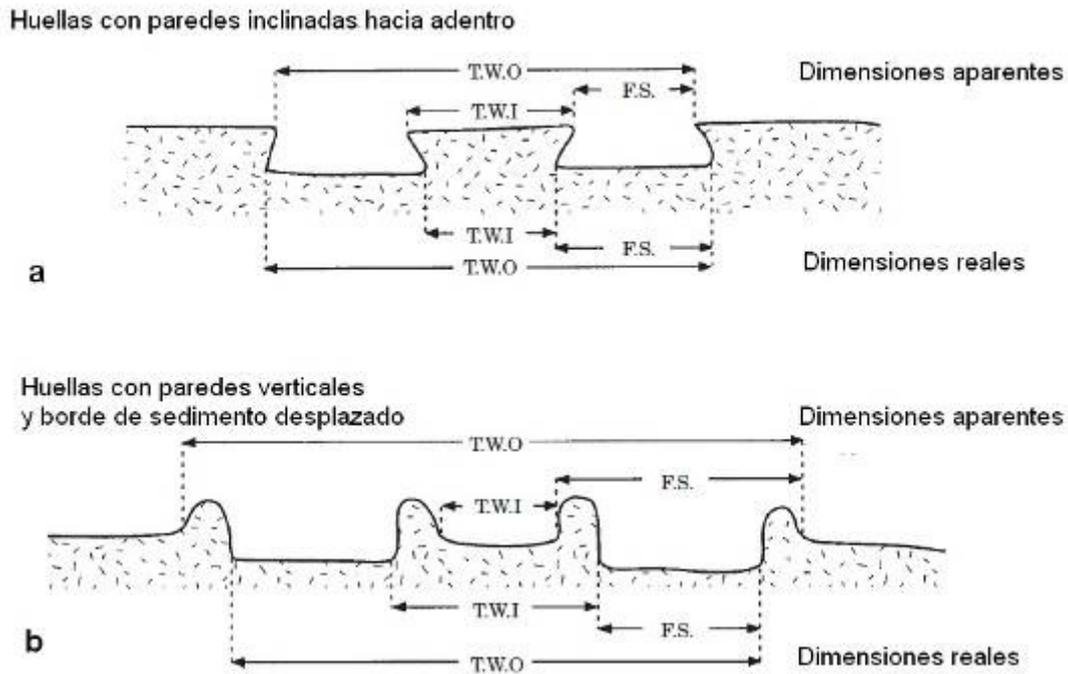


Figura 3.9: El tipo de preservación puede afectar las medidas que se tomen sobre una huella, afectando posteriormente cálculos basados en estas dimensiones. En este caso se muestra un ejemplo de cómo las dimensiones aparentes pueden afectar el cálculo de la amplitud del rastro. **a:** huella preservada con las paredes levemente inclinadas hacia adentro; indicadoras de sustratos con cierta consolidación inmediatamente por debajo de la superficie donde se genera la huella; **b:** huella con paredes verticales y borde de sedimento desplazado, indicando un sustrato más blando. En algunos casos, las dimensiones verdaderas se sobreestiman mientras que en otros se subestiman. Abreviaturas: TWO = ancho externo de la huella; TWI = ancho interno de la huella; FS = tamaño de la huella (largo o ancho). Tomado y modificado de Lockley *et al.* (2002).

Capítulo 4

Iconotaxonomía de huellas de dinosaurios

4.1 Generalidades

La iconotaxonomía de huellas se basa tanto en la **morfología** de las huellas como en los **parámetros morfométricos** de las huellas y de las pistas (Lockley & Hunt, 1995; Romero *et al.*, 2003; Romano *et al.*, 2007; Díaz-Martínez *et al.*, 2008). Un ejemplo clásico lo constituye *Brontopodus birdi* Farlow *et al.* 1989, donde la morfología característica de las huellas de manos y pies se une al arreglo de la pista para dar una diagnosis de la icnita. Sin embargo, a los efectos de aplicar una nomenclatura iconotaxonomica exitosa se requiere de un profundo entendimiento de la preservación de la huella y de una aplicación consistente de los parámetros.

Una de las mejores pistas sobre la identidad de un productor de huellas es la forma de las mismas. El número y arreglo de las huellas puede indicar si se trataba de un dinosaurio bípedo o cuadrúpedo (*vide* Romilio & Salisbury, 2010; Apesteguía & Gallina, 2011; Lucas *et al.*, 2011), mientras que sus dimensiones pueden utilizarse para calcular el tamaño del organismo productor (algunos ejemplos: Thulborn, 1990; Henderson, 2003). En el caso de aquellos dinosaurios bípedos facultativos (que podían dejar pistas tanto bípedas como cuadrúpedas), las huellas muestran que tipo de desplazamiento utilizó el organismo en un momento dado. La forma de las huellas es un reflejo de la anatomía de las extremidades del productor, y resulta particularmente importante ya que cada gran grupo de dinosaurios presenta un patrón estructural propio y distintivo en sus extremidades (Thulborn, 1990). Sin embargo, es común que la identificación no llegue más allá de la asignación de una pista o huellas aisladas a alguno de los grandes grupos e incluso, en muchos casos todas estas estrategias fallan, y no es posible llegar a una conclusión acerca del tipo de dinosaurio en particular productor de las huellas.

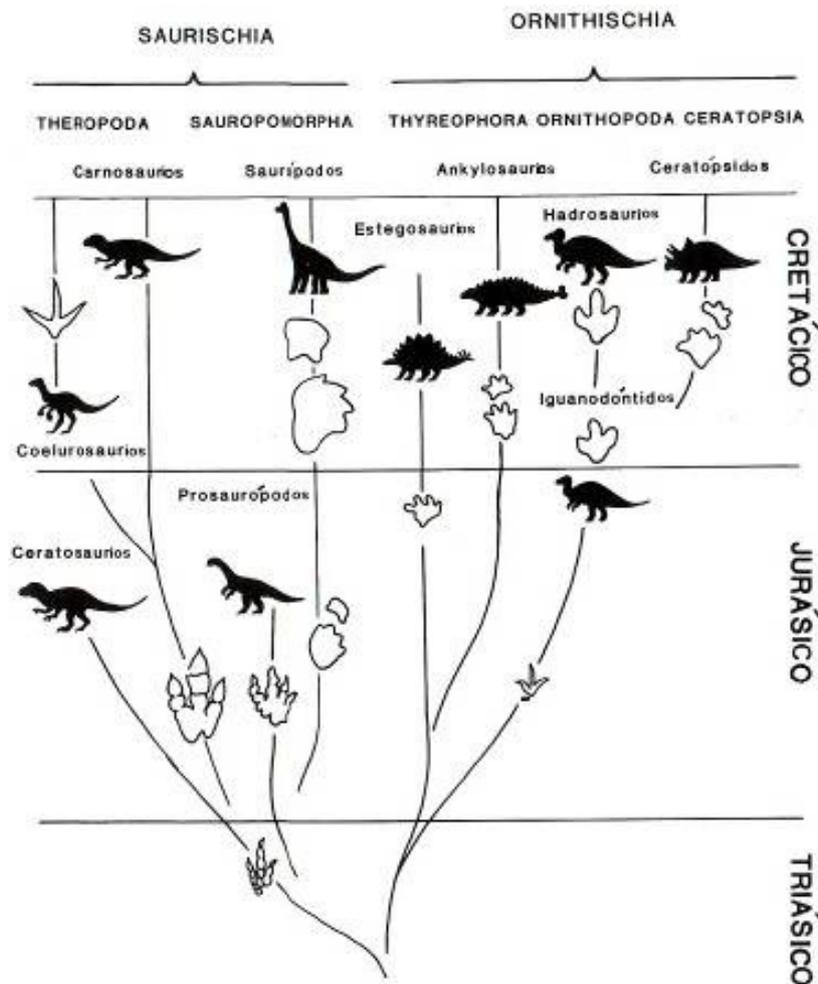


Figura 4.1: Principales grupos de dinosaurios y tipos de huellas asociadas (tomado y modificado de Lockley & Hunt, 1995).

La mayoría de las icnitas descritas en la literatura se asignan a uno de los siguientes grandes parataxones: Sauropoda, Theropoda y Ornithopoda (ver Figura 4.1; Thulborn, 1990; Lockley, 2002; Romero Molina *et al.*, 2003; Díaz-Martínez *et al.*, 2008). Es de notar que los parataxones tienen el mismo nombre que los taxones naturales. Aunque esta es una práctica que en general se intenta evitar en el campo de la icnología, en el caso de las huellas de dinosaurios la denominación de estos parataxones se ha mantenido por el uso. Existen icnitas asignadas a otros grupos, pero no se comentará sobre ellas en el presente trabajo, debido a su escasez en el registro fósil mundial y su ausencia del registro fósil uruguayo.

4.2 Icnotaxón Sauropoda

Se han identificado huellas y pistas de saurópodos en formaciones del Jurásico Temprano al Cretácico Tardío de todos los continentes, exceptuando la Antártida (Farlow, 1992; Lockley, 1994; Wright, 2005). Son fácilmente reconocibles por presentar una morfología altamente distintiva (ver Figuras 4.2 y 4.3). Cuando la preservación es buena, se puede apreciar que las huellas de los miembros posteriores son groseramente ovales, subcirculares o elípticas, un poco más estrechas en la parte posterior, con una serie de muescas que representan las garras a lo largo del borde anterior. Son ligeramente más largas que anchas. Es común que el margen interno del pie se imprima más profundamente que el borde exterior y generalmente se encuentran rodeadas de un borde prominente de sedimento desplazado. Frecuentemente se ven acompañadas de una cresta de arenisca en forma de media luna (en dirección del buzamiento de los estratos), que representa un desplazamiento de arena producido por los pies del animal, a medida que atraviesa las dunas (Thulborn, 1990; Romero Molina *et al.*, 2003; Fernandes, 2005).

En caso de pistas con muy buena preservación, se han podido observar huellas de los pies con evidencia de hasta 5 dedos dirigidos anterolateralmente y un talón grande y redondeado. En casos de pistas pobremente preservadas, pueden aparecer como depresiones ovales a subcirculares, sin presentar mayores detalles. Las huellas de los miembros anteriores siempre son más pequeñas que las producidas por los miembros posteriores. Aparecen típicamente como formas cóncavas posteriormente, en forma de media luna creciente o herradura, sin impresiones distintivas de dígitos excepto por marcas de garras del *pollex*, en casos excepcionales (Farlow *et al.*, 1989; Thulborn, 1990; Farlow, 1992). La identificación de los autores de los rastros de saurópodos es generalmente dificultosa debido a la morfología uniforme de los pies y manos de estos animales y a la preservación pobre de la mayoría de las pistas halladas.

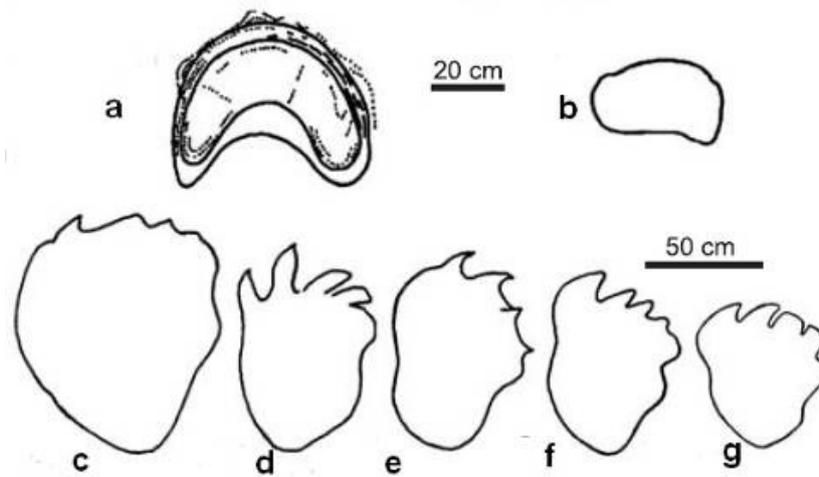


Figura 4.2: Esquemas de icnitas de saurópodos con muy buen estado de preservación. **a-b:** huellas de manos. **a:** *Breviparus taghbaloutensis*, Jurásico Medio de Marruecos; **b:** *Parabrontopodus mcintoshii*, Jurásico Superior de USA; **c-g:** huellas de pies **c:** *Breviparus taghbaloutensis*, Jurásico Medio de Marruecos; **d:** *Polyonyx gomesi*, igen. et isp. nov., Jurásico Medio de Portugal; **e:** *Brontopodus birdi*, Cretácico Inferior de USA; **f:** *Brontopodus* aff. *B. birdi*, Jurásico Superior de Portugal; **g:** icnita innominada, Jurásico Superior de Asturias (España). Tomado y modificado de Santos *et al.* (2009).

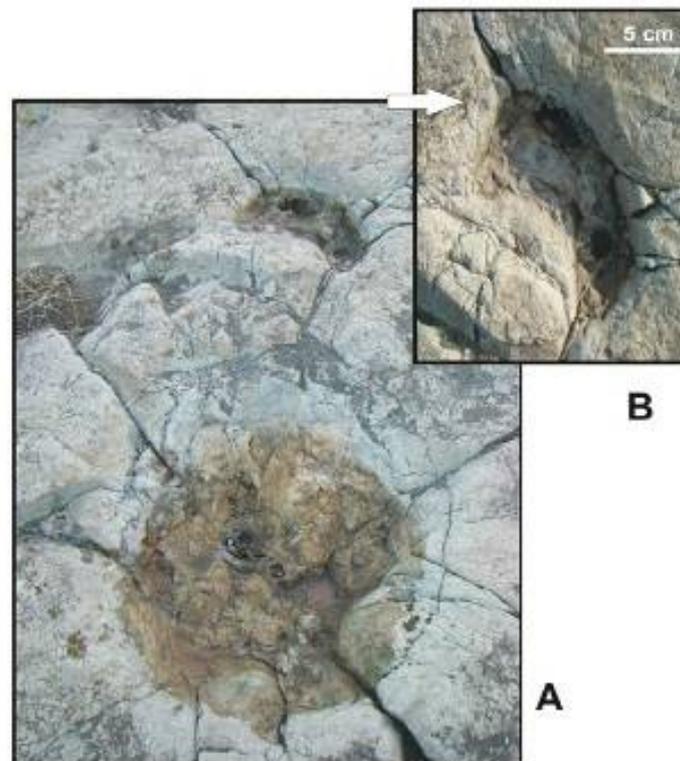


Figura 4.3: Ejemplo de icnitas con la distintiva morfología saurópoda. *Titanopodus mendozensis* (Cretácico de Mendoza, Argentina); **a:** par de huellas mano-pie de una pista y **b:** detalle de una huella de mano. Tomado de González Riga (2011).

4.3 Icnotaxón Theropoda

Se caracterizan por ser icnitas mesaxónicas (dígito central III es el más largo y constituye el eje estructural de la extremidad), tridáctilas (dedos II al IV) o tetradáctilas (dedos I al IV). Es bastante común que no se vea la impresión del dedo I, debido a que los dedos II al IV se presentan con un patrón simétrico, mientras que el dedo I se extiende medial o posteriormente. En general, más largas que anchas, con una envolvente ovalada (ver Figura 4.4a). Las impresiones de los dígitos, cuando están bien marcadas, los muestran largos, con terminación acuminada, y con una relación longitud/anchura elevada (ver Figura 4.4b). Los ángulos interdigitales suelen ser bajos. Pueden presentar cierta curvatura (usualmente convexos hacia el exterior). El contorno de los mismos es en forma de “V”. En caso de visualizarse las almohadillas o cojinetes, hay más de uno por dedo.

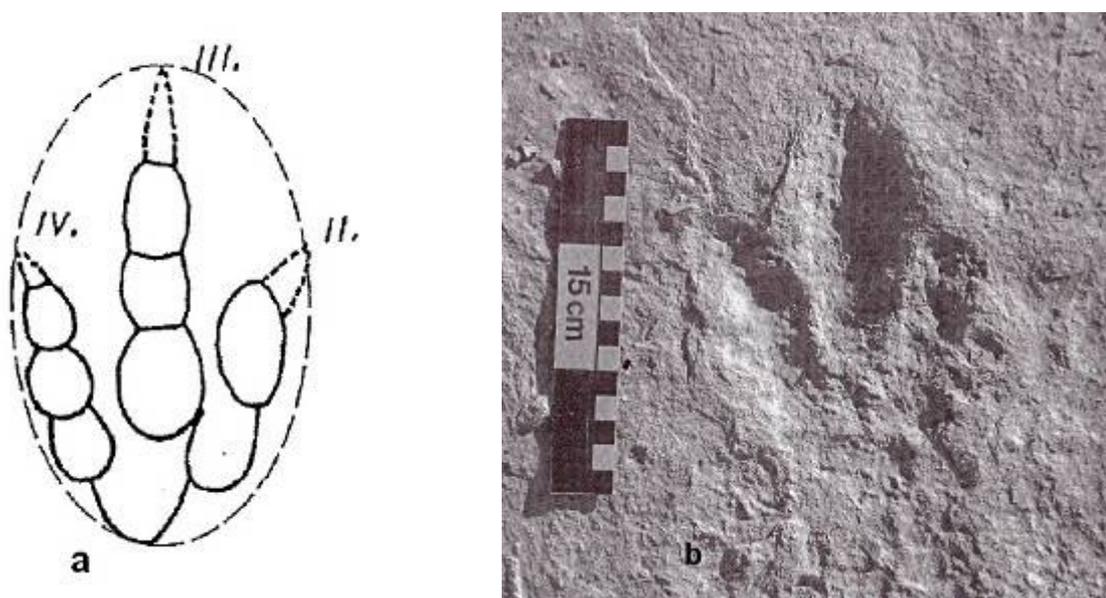


Figura 4.4: Morfología típica de las icnitas de terópodos. **a:** Esquema de una icnita terópoda generalizada (tomado y modificado de Romero Molina *et al.*, 2003); **b:** pequeña huella de terópodo, Purgatoire Valley, Jurásico Tardío de USA (tomado de Lockley & Hunt, 1995).

Cuando se imprime el talón, se observa angular o con forma de “V”, muy saliente, formado por la almohadilla metatarso-falangeal del dedo IV, o bilobulado si se imprime también la almohadilla proximal del dedo II. En caso

de individualizarse marcas de garras, son estrechas y muy puntiagudas. La terminación posterior de las huellas es asimétrica (marcada por una escotadura por detrás del dedo II, del lado interno del pie), que permite establecer si se trata de un pie derecho o izquierdo (Thulborn, 1990; García-Ramos *et al.*, 2001; Romero Molina *et al.*, 2003).

4.4 Icnotaxón Ornithopoda

Las icnitas dejadas por las extremidades posteriores de ornitópodos son mesaxónicas, tridáctilas (dedos II al IV) tetradáctilas (dedos I al IV). Son más anchas que largas, con una envolvente subcircular (ver Figura 4.5a). La impresión de los dedos los muestra relativamente pequeños y más bien gruesos, de aspecto y distribución en un patrón bastante simétrico (dedos II al IV). Los bordes son paralelos y con terminación redondeada u oval, ensanchándose hacia sus extremos anteriores. Esta forma hace que el contorno de la huella tenga forma de trébol (ver Figura 4.5b). Los extremos anteriores de los dedos son romos. Esta característica resulta muy obvia en el dedo III y especialmente en huellas de grandes ornitópodos (hadrosaurios e iguanodontes). El dedo I, cuando existe, está representado por una impresión dirigida hacia delante, a lo largo de la base del dedo II. En algunos casos, esta impresión puede apuntar hacia el medio, pero a diferencia de las icnitas dejadas por terópodos, nunca hacia atrás. Los ángulos interdigitales son más altos que en los terópodos. Cuando se conserva la impresión de las almohadillas, se visualiza solamente una por dedo. La impresión del talón lo muestra amplio y redondeado, simétrico y en forma de "U", debido a la existencia de una almohadilla grande y centrada. Esto hace que sea difícil determinar si se trata de una huella derecha o izquierda cuando se hallan aisladas. En el caso de ornitópodos cuadrúpedos, las huellas dejadas por las manos son mucho más raras, y se caracterizan por presentar forma de estrella o abanico (ver Figura 4.1; Thulborn, 1990; García-Ramos *et al.*, 2001; Romero Molina *et al.*, 2003).



a



b

Figura 4.5: Morfología típica de las icnitas ornitópodas. **a:** Icnita ornitópada generalizada (tomado y modificado de Romero Molina *et al.*, 2003); **b:** huella de ornitópedo de la Formación Botucatu,, Cretácico Inferior de Brasil (tomado y modificado de Fernandes, 2005). Escala en cms.

Capítulo 5

Metodología

5.1 Parámetros morfométricos empleados

5.1.1 Parámetros de huellas

Cuando se toman medidas en una huella deben tenerse ciertas cosas en cuenta, especialmente dos: que sean medidas confiables y fáciles de obtener. Una medida ideal en términos de confiabilidad es aquella que presenta poca o ninguna variación a lo largo de una pista, mientras que una ideal en cuanto a su conveniencia es aquella fácil de tomar y que permite una predicción correcta del tamaño corporal. Lamentablemente, no existe una única medida que satisfaga ambos criterios (Thulborn, 1990). A continuación, se presentan algunos términos y parámetros de los más utilizados a la hora de caracterizar icnitas (a menos que se especifique lo contrario, todas las definiciones *sensu* Leonardi, 1987 y Thulborn, 1990). La forma en la que se toman las medidas se muestra en la Figura 5.1.

Largo de la huella (FL = “*footprint length*”) – Es la distancia entre el punto más anterior y el más posterior de la huella, medida paralelamente a un eje longitudinal (**FLA = “*footprint long axis*”**) que atraviesa la huella. **FL** no siempre se aproxima al tamaño real y muchas veces es difícil de medir o de estimar debido al tipo de preservación, a la ausencia de marca de talón, arrastre del dedo central o impresión del metapodio (Romano et al, 2007). Sin embargo, si se seleccionan huellas bien preservadas o incluso subhuellas que muestren entrada y salida vertical del sedimento, sin marcas de arrastre, se puede lograr una buena aproximación al tamaño real de las extremidades de los productores de huellas.

Ancho de la huella (FW = “*footprint width*”) – Es la distancia entre el punto medial más lejano y el punto lateral más lejano de la huella, medida

paralelamente a un eje transversal (**FTA** = “*footprint transverse axis*”) que divide la huella (perpendicular al eje longitudinal).

Índice del tamaño de la pisada (SI = “*index of footprint size*”) – Este índice se utiliza comúnmente en descripciones de huellas fósiles, ya que estudios han probado que presenta poca variación dentro de una misma pista (Thulborn, 1990). Se calcula como **SI = (FL x FW)^{0.5}** (mismas unidades que **FL** y **FW**). Cuando la huella está bien preservada, con un límite claro y definido, sus dimensiones **FL** y **FW** pueden medirse con una precisión razonable. Pero si una huella presenta una preservación pobre, y sus límites son vagos o irregulares, puede resultar muy difícil obtener medidas válidas. La variación en el tamaño de las huellas dentro de una misma pista es algo común, lo que la convierte en una gran fuente de incertidumbre a la hora de evaluar el tamaño corporal del productor.

Eje del dígito (DA = “*digit axis*”) – Es una línea imaginaria que pasa a través del centro de la almohadilla metapodial-falangeal (o en caso de ausencia de la misma, por el punto medio de la sección proximal del dígito). Cuando los dígitos son rectos, este eje sirve como un eje aproximado de simetría. Si los dígitos son rectos proximalmente pero se curvan distalmente, sirve como eje de simetría para la sección proximal. Si los dígitos se curvan completamente, se traza un eje de simetría rectificado. El eje del dedo III define el eje longitudinal **FLA** de la huella.

Largo de los dígitos – Existen varias formas de medir el largo de los dígitos, ya que los criterios varían de acuerdo a la morfología de la huella y su estado de preservación. Debido a esto es importante siempre indicar cómo se tomó la medida mediante un esquema. El **largo del dígito (DL** = “*digit length*”) es la distancia entre la punta de la uña o garra con la última almohadilla digital visible del dedo en consideración. Cuando los dedos presentan curvatura, esta medida no representa el largo real. La **longitud libre (DFL** = “*digit free length*”) se refiere a la medida del segmento que une la extremidad distal del dígito con el punto medio de la distancia entre dos hypexes adyacentes. El **largo de la porción falangeal (LPP** = “*length of phalangeal portion*”) es la medida del

segmento que une el extremo distal del dígito con el punto medio correspondiente de la almohadilla metapodial-falangeal. El **largo real del dígito** (**TLD** = “*true length of digit*”) es igual al **LPP** cuando los dedos son rectos. Es la medida que más se acerca al largo anatómico real del dedo.

Divergencia de los dígitos (**DD** = “*divarication of digits*”) – Se denomina como ángulo interdigital al ángulo entre dos dedos del mismo pie o mano. El ángulo entre dígitos adyacentes se denomina **divergencia parcial** (**PDD**). El ángulo entre los dígitos II y IV, en huellas tridáctilas, o entre I y IV, en huellas tetradáctilas, se denomina **divergencia total** (**TDD**). Los ángulos pueden ser agudos, rectos u obtusos.

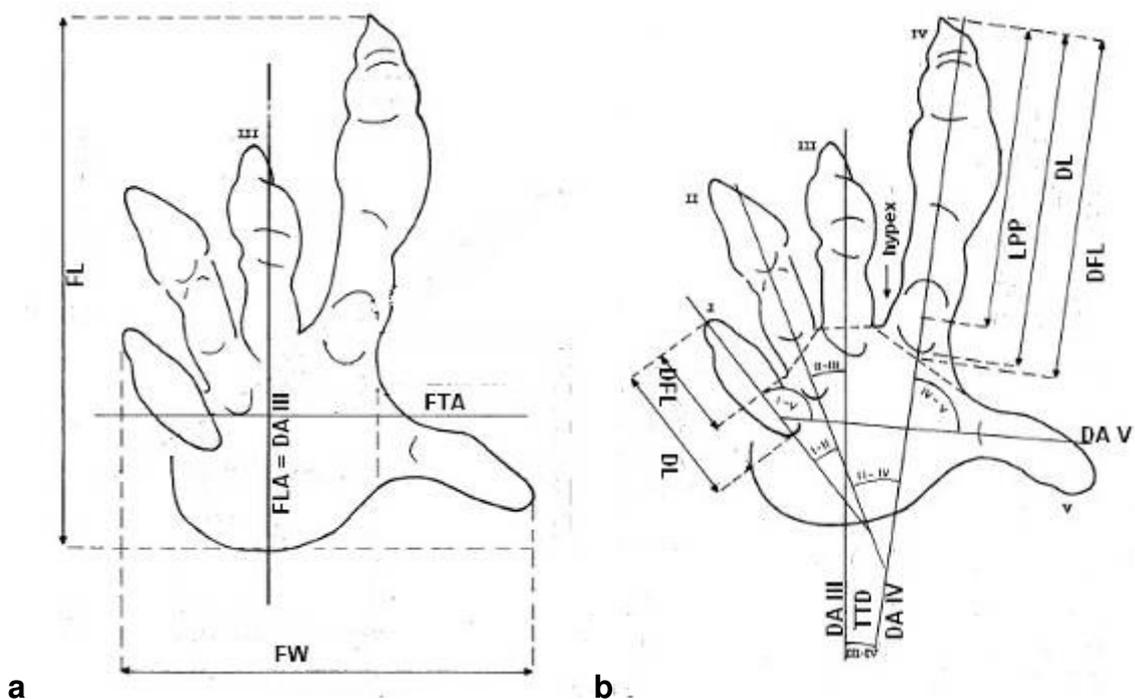


Figura 5.1: Forma en la que se toman las medidas sobre una icnita (tomado y modificado de Leonardi, 1978). **a:** Se muestra como se toman el largo y ancho de la huella y el trazado de los ejes longitudinal (coincidente con el eje del dígito III) y transversal. **b:** Se muestran las diferentes formas de medir la longitud de los dígitos, el hypex y la forma de medir los ángulos interdigitales para obtener la divergencia parcial y total. Significado de las siglas en el texto.

5.1.2 Parámetros de pistas

A continuación se brinda un listado de parámetros morfométricos aplicables a pistas fósiles (a menos que se especifique lo contrario, todas las definiciones *sensu* Leonardi, 1987 y Thulborn, 1990). Como pista o rastro (“*trackway*”) se considera una serie de huellas sucesivas dejadas por un animal. En cuadrúpedos, el mínimo ideal de huellas para considerarlas como una pista es de tres sets secuenciales de huellas (seis huellas; tres posteriores consecutivas y tres anteriores asociadas), mientras que en bípedos se consideran tres sets (tres huellas posteriores consecutivas). En el caso de obliteración de las huellas anteriores con las posteriores, se requieren tres posteriores consecutivas (al igual que en bípedos). La forma en la que se toman las medidas se muestra en la Figura 5.2.

Línea Media (ML = “*midline*”) – Traza imaginaria del plano sagital del productor de huellas en su intersección con el sustrato. En una pista recta, es una línea equidistante entre las huellas que la integran. En una pista irregular, se curva y puede llegar incluso a tocar y/o cortar el contorno de algunas huellas.

Heteropodia/Homopodia – La relación entre las áreas de la mano y del pie muestra si un organismo tenía manos y pies morfológica y dimensionalmente diferentes (heteropodia) o similares (homopodia). Se halla como área mano/área pie.

Paso Oblicuo (OP = “*oblique pace*”) – Es la distancia entre la impresión de la mano derecha o pie derecho y la de la mano izquierda o pie izquierdo. Se mide en forma oblicua a la línea media.

Zancada (S = “*stride*”) – La zancada se refiere al movimiento pendular de un miembro, movimiento que se completa cuando el mismo vuelve a su posición inicial, o a la distancia que se cubre durante este movimiento. En icnología, la zancada es la distancia entre dos puntos de referencia correspondientes entre dos huellas consecutivas del mismo lado (un punto de referencia es cualquier

punto homólogo que pueda identificarse con claridad en una huella). Esta distancia suele ser medida en forma bastante paralela a la línea media y resulta una medida con poca variabilidad dentro de una misma pista, siempre y cuando el organismo no haya cambiado su velocidad.

Paso (Simple) ($P = \text{“}[length\ of]\ pace\ \text{”}$) – Es la distancia que separa dos puntos de referencia correspondientes en dos huellas consecutivas de un pie/mano izquierda (o derecha), proyectada sobre la **ML**. Es la mitad del valor de **S**.

Distancia entre manos y pies ($DMP = \text{“}distance\ between\ manus\ and\ pes\ \text{”}$) – Es la distancia entre las proyecciones sobre la **ML** de los centros de las huellas (se utilizan como puntos de referencia los puntos medios de las huellas, ya que entre huellas de manos y pies no existen puntos homólogos). Cuando existe sobreimpresión de huellas de los pies sobre las de las manos, este valor será negativo.

Ancho del Paso ($WP = \text{“}width\ of\ pace\ \text{”}$) - Es la distancia entre los puntos medios de dos huellas consecutivas de lados opuestos (pie izquierdo con derecho o mano izquierda con derecha), proyectada sobre un eje perpendicular a la **ML**.

Ancho Externo del Rastro ($ETW = \text{“}external\ trackway\ width\ \text{”}$) – Es el ancho total del rastro, tomado como la distancia entre las tangentes al borde externo de las huellas, medida en forma paralela a la **ML**. En la realidad, esta definición asume que estas tangentes son paralelas a la **ML**, lo que no siempre ocurre. Por eso es usual tomar varias medidas y realizar un promedio.

Ancho Interno del Rastro ($ITW = \text{“}internal\ trackway\ width\ \text{”}$) – Es la distancia entre las tangentes al borde interno de las huellas de las manos/pies consecutivos de lados opuestos. Nuevamente, se asume que estas tangentes son paralelas a la **ML**, por lo que también se recomienda expresarla como el promedio de varias medidas.

Ángulo de Paso (PA = “pace angulation”) – Ángulo ($^{\circ}$) formado por los segmentos que unen puntos correspondientes (preferentemente, el centro de la almohadilla metapodial-falangeal del dígito III) de tres huellas consecutivas del pie o mano (izquierda-derecha-izquierda o derecha-izquierda-derecha). Tiene un valor bastante constante siempre que la velocidad se mantenga constante, ya que es directamente proporcional a ésta. Los ángulos presentan valores bajos cuando las pistas son anchas y las zancadas cortas, y altos cuando las pistas son estrechas y las zancadas largas. Cuando las huellas de las manos están más cercanas a la **ML** que las de los pies, el **PA** de las manos es mayor que el de los pies. Es raro que ocurra lo contrario.

Divergencia del pie/mano con respecto a la línea media (DPML o DHML = “divarication of pes/hand from midline”) – Ángulo formado por el **FLA** con la **MD**. La divergencia puede ser positiva (pie/mano apuntando hacia afuera de la **ML**) o negativa (pie/mano apuntando hacia adentro de la **ML**).

Cociente Zancada/Largo de la huella (S/FL) – Este cociente se utiliza frecuentemente en descripciones formales. Se lo ha propuesto (Romero Molina *et al.*, 2003) como un indicador de cuán robustas son las extremidades de un organismo (ver Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Valores de la relación S/FL y su significado (tomado de Romero Molina *et al.*, 2003)

S/FL	Extremidades
> 6	Delgadas
6 a 5.5	Normales
5.5 a 3	Gruesas
< 3	Muy gruesas

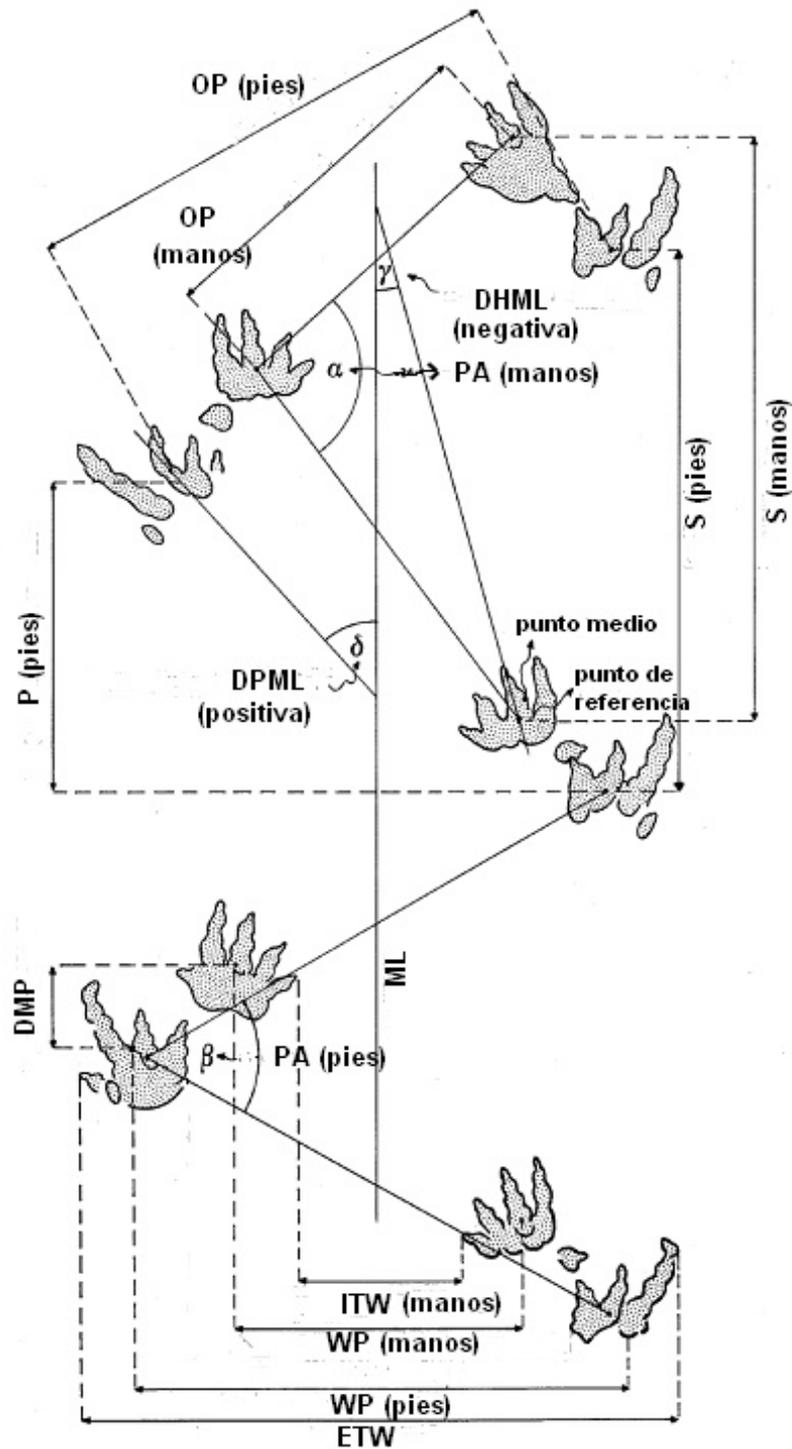


Figura 5.2: Parámetros de una pista fósil. Significado de las abreviaciones en el texto. Tomado y modificado de Leonardi (1987).

a) Pistas de dinosaurios cuadrúpedos: Sauropoda

Aunque las pistas de dinosaurios cuadrúpedos no se conocen tan bien como las de los bípedos (Thulborn, 1990), el tipo y arreglo de las huellas (tanto de manos como de pies) en las pistas de saurópodos (demostradas como tales o probables) han llevado al reconocimiento de tipos distintivos.

La **FL** en las huellas de los pies puede variar entre 20 cm (Lim *et al.*, 1994; Lockley *et al.*, 2002) hasta 1 m o más (Wright, 2005). Thulborn (1990) propone como valores más usuales entre 90 y 100 cm. Sin importar el tamaño, todas las pistas de saurópodos presentan las clásicas impresiones subtriangulares a subredondeadas con el extremo anterior dirigido hacia afuera de la **ML** y, cuando existen, impresiones de las garras dirigidas anterolateralmente (Wright, 2005). La **DPML** varía entre los 20° a 30°. La relación **S/FL** normalmente es de 7/1 o 8/1. El **PA** es de 120° a 140° (Thulborn, 1990), aunque otros autores admiten valores menores; por ejemplo, Moreno & Benton (2005) consideran un **PA** menor a 110° como típico de pistas saurópodos.

Además de las características morfológicas de las huellas mencionadas en la sección 3.2.1, otras características importantes que identifican a estas pistas, cuando se tiene una pista discernible como tal, son: la posición de la mano relativa al pie, la amplitud de la luz del rastro o pista o “*trackway gauge*” (definido por la posición lateral de las huellas con respecto a la **ML**), y la heteropodia (Thulborn, 1990; Lockley *et al.*, 1994a; Platt & Hasiotis, 2006).

Hasta fines de 1990, se midió el ancho de las pistas empleando diferentes criterios: ancho interno, ancho externo y ancho angular (Thulborn, 1990) sin que existiesen términos generales y/o específicos para describir o categorizar el ancho de la pista en relación al tamaño de las huellas o la distancia entre las mismas (Romano *et al.*, 2007). Farlow (1992) instauró el concepto de la amplitud de la luz del rastro como una característica definitoria de las pistas fósiles de saurópodos, utilizando los términos “*narrow - gauge*” (luz de rastro estrecha) y “*wide - gauge*” (luz de rastro amplia). La aplicación de

estos términos es dependiente de dos factores: 1) el ancho del espacio entre los márgenes internos de las huellas de los miembros posteriores y 2) la posición de las huellas de los miembros anteriores. Las pistas “*wide - gauge*” presentan las huellas traseras relativamente lejos de la línea media, mientras que las pistas “*narrow -gauge*” muestran las huellas traseras cerca de o sobre la línea media (ver Figura 5.3; Farlow *et al.*, 1989; Lockley *et al.*, 1994; Moratalla *et al.*, 1994; Henderson, 2006).

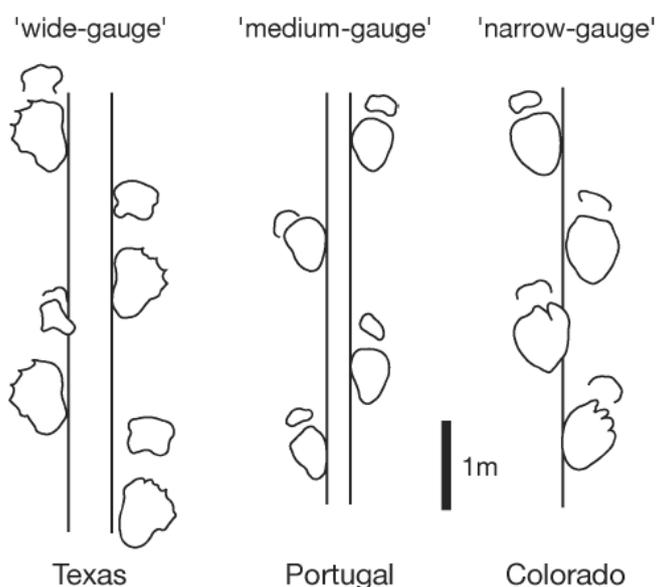


Figura 5.3: Ejemplos de pistas de saurópodos tipo “*wide*”, “*medium*” y “*narrow-gauge*”. Tomado de Romano *et al.* (2009).

Algunas de las pistas de saurópodos mejor preservadas son las provenientes de la Formación Glen Rose del Cretácico Temprano de Texas, USA, particularmente las expuestas en los estratos de caliza del lecho del Río Paluxy (Parque Estatal del Dinosaur Valley) (Farlow, 1992). Observadas por primera vez en 1934, una de estas pistas constituye el espécimen tipo del icnogénero *Brontopodus birdi* Farlow *et al.*, 1989, estándar de las pistas tipo “*wide-gauge*”. Las huellas de manos en este espécimen se hallan bien conservadas. Presentan un largo y ancho de unos 40 a 50 cm, tienen una forma similar a la de una herradura. Las huellas de los pies se hallan bien preservadas, con una **FL** entre 50 cm a más de 1 m, y un **FW** entre 60 a 65 cm.

Son fuertemente asimétricas, con marcas de grandes garras dirigidas lateralmente en los dedos I al III, y marcas más pequeñas de ungüales o callosidades en los dedos IV y V. Las huellas presentan más profundidad a lo largo de los márgenes internos, lo que indicaría que el autor del rastro transportaba la mayor parte de su peso en el lado interno de los miembros traseros, conclusión consistente con la robusta construcción de los metatarsales internos del pie de los saurópodos. Existe una profunda marca de un “talón” en la parte posterior de la huella, indicando la presencia de una almohadilla de tejido conectivo sustancial, similar a la que presentan los elefantes para absorber impactos, por detrás y debajo de los huesos del pie (Farlow, 1992). Tanto las huellas de las manos como las de los pies se encuentran posicionadas lejos de la **ML**. Los centros de las huellas de los pies están más alejados de la **ML** que los de las manos. Ambos tipos de huellas se orientan con un **DPML** de entre 20° a 30° hacia afuera con respecto de la dirección de desplazamiento del dinosaurio (divergencia positiva). El cociente área mano/área pie es de 1:3. El **OP** y la **S** son aproximadamente los mismos para huellas de manos y pies; la **S** es de unas 3 veces y media la longitud de las huellas de los pies. El **PA** varía entre 100° a 120°, tanto para manos como para pies (Farlow *et al.*, 1989; Lockley & Rice, 1990; Farlow, 1992; Lockley *et al.*, 1994a).

En contraste con las pistas de saurópodos “*wide-gauge*”, existen muchos sitios con pistas en donde las huellas de los pies (y a veces también las de las manos) están cerca o incluso intersectan la **ML**. Uno de los estándares de pistas tipo “*narrow*” es el de *Parabrontopodus mcintoshi* (Lockley *et al.*, 1994a). Caracterizada por no presentar espacio entre la **ML** y el borde interno de las huellas posteriores, esta pista está formada por huellas más largas (**FL** = 78 cm) que anchas (**FW** = 56 cm). El **FLA** está dirigido hacia afuera, así como las impresiones de las garras de los dígitos I, II y III, indicando divergencia positiva. Las huellas de las manos son semicirculares y pequeñas en comparación con las de los pies, más anchas (**FW** = 38 cm) que largas (**FL** = 24 cm). La heteropodia es pronunciada (1:5) (Lockley *et al.*, 1994a; Wright, 2005).

El uso de la terminología “*wide*” y “*narrow*” para categorizar las pistas en base a su ancho fue uno de los primeros intentos de subsanar el problema de cómo medir este parámetro y cómo relacionarlo al tamaño y posición de las huellas, pero llevó a la generación de otro problema: en dinosaurios cuadrúpedos, el ancho de la pista no es el mismo necesariamente para manos y pies (Thulborn, 1990; Romano *et al.*, 2007) y dentro de una misma pista pueden ocurrir variaciones de la amplitud de la luz del rastro (Wright, 2005). A esto se sumó la no cuantificación del parámetro, lo que llevó a la utilización en forma indiscriminada de la terminología para los diferentes tipos de anchos de pistas. Meyer *et al.* (1994) ilustraron una categoría “*medium*” (ver Figura 5.3), sin describirla, mientras que otros autores comenzaron a utilizar adjetivos como “moderado” o “levemente” “*wide-gauge*” (Wright, 2005). Es por esto que Romano *et al.* (2007) propusieron la utilización de un nuevo parámetro, la **Tasa del Ancho de Pista** (**TR** = “*trackway ratio*”) a efectos de sustituir la terminología empleada hasta el momento para describir el ancho de las pistas, que no permitía cuantificarlo y por ende no se podían realizar comparaciones precisas entre diferentes pistas. Este parámetro se expresa como el cociente del ancho de las huellas en relación al ancho total de la pista, teniendo la ventaja de poder calcularse por separado para manos y pies (**PTR** = “*pes trackway ratio*” y **MTR** = “*manus trackway ratio*”). El índice **TR** propuesto se calcula como:

$$\mathbf{TR} = (\mathbf{SW}/\mathbf{OW}) \times 100\%$$

En esta ecuación **SW** (“*side width*”) es el ancho de la huella medido en forma transversal; pudiendo tomarse el ancho de las huellas derechas o izquierdas o la media de ambas, y **OW** (“*overall width*”) es el ancho total de la pista, medido entre los márgenes externos de las huellas del lado izquierdo y derecho. Las medidas se toman de forma perpendicular a la **ML** (ver Figura 5.4). En pistas donde las huellas presenten su **FLA** paralelo a la **ML**, **SW** coincidirá con **FW**. **OW** equivale al **ETW**. Lo ideal es calcular este índice para los diversos segmentos de la pista (por cada par de huellas izquierda - derecha), todo a lo largo de la pista. Sin embargo, este índice puede aplicarse también a pistas pobremente preservadas, en las que no se hayan conservado

las huellas de las manos e incluso en las que los márgenes de las huellas se hallan desdibujados (aproximando los márgenes laterales de las mismas). Se obtiene así un índice generalizado para toda la pista. Una de las ventajas del índice **TR** es que, al involucrar la medida del ancho del espacio entre los márgenes internos de las huellas posteriores y/o anteriores, además del ancho de las mismas, permite distinguir entre pistas donde la luz del rastro es similar pero las huellas son de diferente tamaño, identificando posibles variantes ontogenéticas (cuando las huellas son de diferente tamaño pero el índice es el mismo) (Romano *et al.*, 2007).

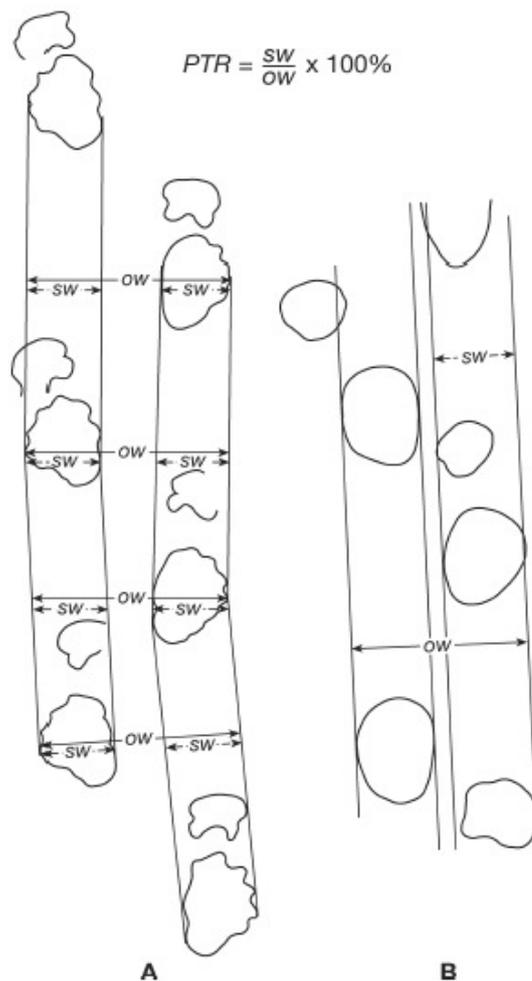


Figura 5.4: Determinación del parámetro **PTR** de acuerdo con el estado de preservación de la pista. **A:** determinación de las medidas **SW** y **OW** en una pista de *Brontopodus birdi* y cálculo del índice **PTR** a lo largo de los diferentes segmentos de la pista; **B:** cálculo de un **PTR** generalizado en una pista pobremente preservada, donde apenas se individualizan los márgenes de las huellas. Tomado de Romano *et al.* (2009).

Romano *et al.* (2007) testearon la validez del concepto “*narrow*” y “*wide-gauge*” en términos de su índice **TR**, buscando pistas de saurópodos descritas en la literatura a las que se les pudieran realizar medidas y calcular el índice **PTR**. De su trabajo se desprenden las siguientes tres categorías:

“*narrow*” $\geq 50\%$

“*medium*” entre 49% y 36%

“*wide*” $\leq 35\%$

Encontraron también una relación entre el **PTR** y el **PA**: altos valores de **PA** y **PTR** caracterizan a las pistas “*narrow*” mientras que lo contrario ocurre para las pistas tipo “*wide*”. Esta relación es de esperarse cuando la velocidad de un animal cambia: a medida que la **S** se hace mayor con el aumento de la velocidad, el valor de **PA** se vuelve más alto, lo que se asocia a una pista con una luz de amplitud más estrecha.

Al igual que otros parámetros derivados de medidas tomadas sobre huellas y pistas, el índice **TR** se verá afectado por la calidad de la preservación. Variaciones en el largo y profundidad de la huella con la profundidad tendrán efectos significativos en el cálculo de variables como el tamaño corporal, la velocidad de desplazamiento, el paso y el **TR** (Romano *et al.*, 2007).

Algunos autores han propuesto que las pistas tipo “*narrow*” dominaron durante la mayoría del Jurásico, mientras que las pistas tipo “*wide*” predominaron durante el Cretácico y que, durante cierto período de tiempo, entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, ambos tipos mostraron abundancias groseramente similares (Lockley *et al.*, 1994a; Wilson & Carrano, 1999; Henderson, 2006). Esta afirmación ha sido utilizada como evidencia de que el patrón de las pistas refleja una diferencia estructural entre diferentes autores de rastros de saurópodos (Farlow, 1992). Es concebible pensar que las diferencias en la amplitud de la luz del rastro, entre pistas “*wide-gauge*” con pistas “*narrow-gauge*”, reflejen diferencias en la estructura del esqueleto de los autores de las pistas. Una de las hipótesis propuestas es que las pistas tipo “*narrow*” son producto de animales con extremidades levemente inclinadas medialmente (hacia adentro), mientras que las pistas tipo “*wide*” lo son de

animales con miembros dirigidos verticalmente (Farlow, 1992; Henderson, 2006). El análisis detallado de los miembros posteriores y cintura pélvica de los titanosaurios ha sugerido que estos saurópodos, dominantes durante el Cretácico, eran osteológicamente capaces de producir pistas tipo “*wide-gauge*” (Wilson & Carrano, 1999; Henderson, 2006), pero sigue sin encontrarse una explicación biomecánica para los dos tipos de pistas totalmente satisfactoria. Las correlaciones que los diferentes autores han planteado entre el patrón del rastro y las diferencias taxonómicas siguen siendo inciertas. Se ha sugerido que las diferencias en amplitud pueden deberse a la consistencia del sustrato sobre el cual caminaron los organismos, a cambios en la velocidad y por lo tanto en el modo de desplazamiento o incluso a la ontogenia, más que a diferencias taxonómicas (Farlow, 1992; Wilson & Carrano, 1999; Wright, 2005). Si los diferentes patrones son producto de estas diferencias, tendrán poco valor sistemático.

b) Pistas de dinosaurios bípedos: Theropoda y Ornithopoda

Las pistas de dinosaurios bípedos suelen ser llamativamente estrechas (**PA** entre 160° y 170°), con las huellas derechas e izquierdas usualmente cayendo en una misma línea en vez de seguir un patrón en zigzag (ver Figura 5.5). Esto indica que cada pie era plantado bajo la línea media, a efectos de proveer el mayor soporte posible durante la zancada. Medidas tomadas de cientos de pistas de dinosaurios bípedos muestran que éstos favorecían la caminata; las pistas de animales realizando un trote o corriendo son escasas. Esta preferencia es evidente para dinosaurios de todos los tamaños (Thulborn, 1990).

Cuando la preservación es buena y las huellas exhiben marcas de garras y bordes claramente definidos, es sencillo distinguir entre pistas dejadas por terópodos y ornitópodos (Thulborn, 1990). Sin embargo Farlow (1987) considera que en general los ejemplares con tan buen estado de conservación son poco comunes, representando los extremos claros de lo que denominó una “secuencia continua borrosa”. Mientras que los terópodos eran organismos exclusivamente bípedos, los ornitópodos eran bípedos con algunas formas con

cuadripedalismo. La mayoría de las pistas de ornitópodos descritas son de tipo bípedo, aunque existen rastros cuadrúpedos documentados (Meyer & Thüring, 2003), pero cuando se está ante una pista bípeda, puede tratarse de un rastro dejado por un animal perteneciente a cualquiera de los dos grupos: Theropoda u Ornithopoda. Esta similitud entre pistas se debe a que ambos grupos poseen extremidades posteriores con pies funcionalmente tridáctilos y con simetría mesaxónica (Thulborn, 1994; Fastovsky & Smith, 2004; Romilio & Salisbury, 2010). Debido a esto se debe tener extremo cuidado al designar una pista como producida por un dinosaurio terópodo u ornitópodo.

Algunos de los criterios utilizados para discriminar entre grupos se refieren a la morfología individual de las huellas (mencionados en la sección 3.2.1): las huellas de terópodos tienden a ser más largas que anchas, ocurriendo lo contrario para ornitópodos; los dedos más romos y más cortos, con terminación en forma de “U” y no de “V” son típicos de ornitópodos (ver Figura 5.5; Thulborn, 1990). Sin embargo, existe una gran variación morfológica dentro de los clados y similitud morfológica entre clados, lo que puede dificultar la identificación de los productores de huellas (Mateus & Milan, 2008; Romilio & Salisbury, 2010)

Lockley (2001) sugirió que la distinción entre pistas de terópodos y ornitópodos puede hacerse en base al patrón de la pista y el índice **SI**, donde las huellas de terópodos son típicamente elongadas, con pistas que muestran pasos largos y **PA** elevados (acercándose a 180°). En contraste, propone que las huellas de ornitópodos son tan (o más) anchas que largas, mientras que las pistas muestran pasos cortos y **PA** más bajo. Lockley (2001) considera como posiblemente diagnóstica la divergencia negativa moderada a pronunciada del **FLA** en pistas de ornitópodos, hipótesis discutida por otros autores (*vide* Thulborn, 1990). Las huellas de terópodos tienden a presentar impresiones mejor definidas de almohadillas en comparación con huellas de ornitópodos de igual tamaño (Lockley *et al.*, 2008), pero la claridad de estas impresiones depende de factores como el tamaño de la huella y las condiciones de preservación.

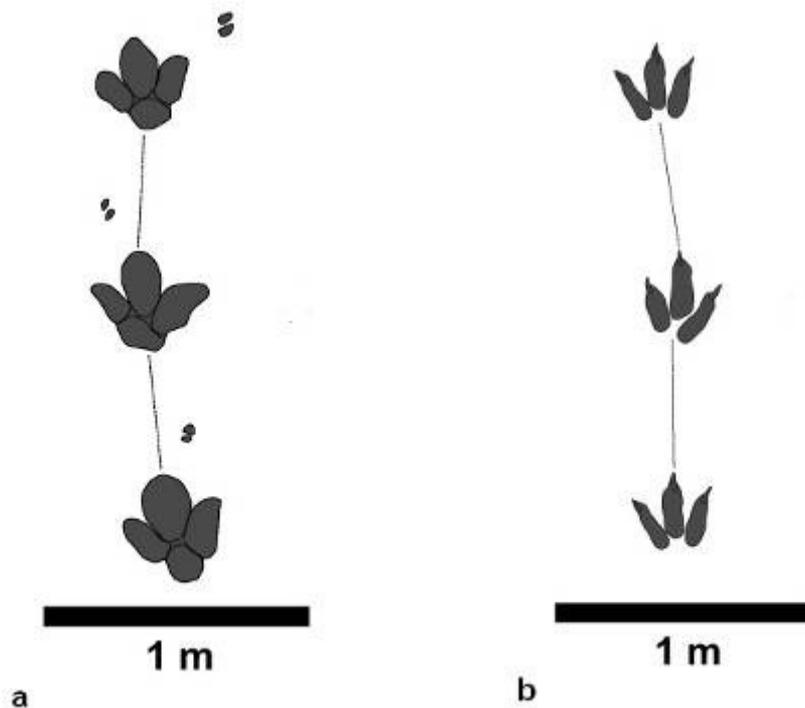


Figura 5.5: Diseño de pistas típicas de dinosaurios del Cretácico Inferior de Alemania; **a:** pista de ornitópodo tipo *Iguanodon* (mostrando un caso de desplazamiento cuadrúpedo); **b:** terópodo carnívoro de gran tamaño (bípedo). Tomado y modificado de Diedrich (2004).

Varios autores han planteado la utilización de análisis multivariados de parámetros morfométricos de las pistas (*vide* Moratalla *et al.*, 1988; Mateus & Milan, 2008). Thulborn & Wade (1979) estudiaron las icnitas de Lark Quarry, que se encuentran en depósitos de areniscas intercaladas con arcillitas al oeste de Queensland, Australia. Uno de los horizontes que estudiaron mostraba más de 160 huellas asignadas a pequeños dinosaurios bípedos (terópodos y ornitópodos). En el mismo horizonte observaron una pista de 11 huellas, que asignaron a un gran dinosaurio terópodo (tipo carnosaurio), moviéndose en sentido contrario a las pistas de los pequeños dinosaurios. Esta “estampida” fosilizada en el tiempo es uno de los casos más conocidos en la literatura de huellas fósiles, y es un típico ejemplo de la aplicación de la paleoicnología al estudio del comportamiento (hábitos gregarios en pequeños dinosaurios; huida ante un depredador). Romilio & Salisbury (2010) revisaron este caso, aplicando a los datos los análisis multivariados utilizados por Moratalla *et al.* (1988) y Mateus & Milan (2008). Encontraron que las huellas asignadas a un gran

terópodo carnívoro pertenecerían en realidad a un ornitópodo de gran tamaño, demostrando que, siempre que sea posible, se requieren más estudios que involucren análisis estadísticos para evitar asignaciones parataxonómicas equivocadas.

5.2 Estimación de tamaño corporal, velocidad y modo de desplazamiento

Todas las conclusiones que se obtienen a partir de una pista sobre la identidad, tamaño y comportamiento de los dinosaurios dependen de métodos originados en el estudio de otros animales. En el caso de la locomoción, por ejemplo, estos métodos se basan en el entendimiento de la locomoción de animales vivientes (Alexander, 1976; Thulborn, 1990)

5.2.1 Parámetro *h*: Altura de la cadera

Uno de los parámetros de tamaño corporal más comúnmente calculados es la **altura de la cadera** ($h = \text{"hip height"}$), definida por R. McN. Alexander como "la altura de la cadera sobre el piso" (Thulborn, 1990; Romano *et al.*, 2007). Puede calcularse directamente a partir del esqueleto o estimarse a partir de la evidencia de pistas dejadas por dinosaurios, en general en términos del valor de **FL**. Alexander (1976) realizó una primera aproximación válida tanto para dinosaurios bípedos como cuadrúpedos, calculando este parámetro como $h \approx 4 \text{ FL}$ ($0.25 h = \text{FL}$). Sin embargo, este mismo autor ha reconocido que **FL** puede representar valores variados con los distintos tipos de dinosaurios, reconociendo que un estimado de h puede variar desde **3.6 FL** a **4.3 FL**.

Este tipo de ecuación asume que el tamaño del pie de un dinosaurio, y por ende el tamaño de su huella, tendrá una relación constante con h . Existen dos razones por las cuales este razonamiento puede no ser correcto. Una de ellas es que el cociente h/FL probablemente varíe de forma sistemática entre los diferentes taxones de dinosaurios. La segunda es que este cociente puede variar durante la vida de un individuo (por ejemplo, debido al crecimiento

alométrico; Farlow *et al.*, 1995). A pesar de esto el uso de cocientes resulta útil en el análisis de pistas, resultando más adecuado el uso de diferentes cocientes para los diferentes grupos taxonómicos. De acuerdo a Thulborn (1990), los cocientes h/FL para los diferentes grupos son:

Pequeños terópodos ($FL < 25$ cm): $h \approx 4.5 FL$

Grandes terópodos ($FL > 25$ cm): $h \approx 4.9 FL$

Pequeños ornitópodos ($FL < 25$ cm): $h \approx 4.8 FL$

Grandes ornitópodos ($FL > 25$ cm): $h \approx 5.9 FL$

Pequeños dinosaurios bípedos en general ($FL < 25$ cm): $h \approx 4.6 FL$

Grandes dinosaurios bípedos en general ($FL > 25$ cm): $h \approx 5.7 FL$

Para el caso de grandes cuadrúpedos, como los saurópodos, se ha sugerido que se asemejarían al caso de los grandes ornitópodos, siendo una buena estimación $h \approx 5.9 FL$ (Thulborn, 1990). Sin embargo, en saurópodos la anatomía y postura del pie no se conoce muy bien, lo que hace imposible una ecuación que prediga el parámetro h de forma que sea completamente confiable (la ecuación original de Alexander asumía que la articulación metatarsal se apoya en el suelo, mientras que la tarsometatarsal, no). Algunos autores utilizan la expresión original de Alexander ($h \approx 4 FL$), mientras que otros optan por utilizar el rango $h \approx 4$ a $5.9 FL$ y dar una media (ver por ejemplo Moreno & Benton, 2005).

5.2.2 Estimación de velocidad y modo de desplazamiento

A partir del parámetro h , se pueden calcular el modo de desplazamiento (caminata, trote, carrera) y la velocidad de movimiento con la S . Por esto reviste gran importancia lograr una determinación lo más exacta posible de las dimensiones de las huellas. Ya que S puede medirse entre dos puntos correspondientes de huellas sucesivas del mismo pie, sin verse afectada por la preservación, una vez obtenidos h (a partir de FL) y S se podrá estimar el tamaño, velocidad y paso del organismo productor (Thulborn, 1990; Romano et

al, 2007). Es común obtener un valor de **S** denominado **largo de la zancada estandarizada** o **zancada relativa** (calculado como **S/h**), (Thulborn, 1990). Alexander (1976) encontró que los actuales vertebrados terrestres cambian de una caminata al paso a un trote o carrera cuando **S/h** alcanza un valor de 2.0, sugiriendo que lo mismo era probable para los dinosaurios. Se han definido (Thulborn, 1990) incluso 3 tipos de andar en dinosaurios:

Caminata: **S/h** menor a 2.0

Trote: **S/h** entre 2.0 y 2.9

Carrera: **S/h** mayor a 2.9

Este parámetro de zancada relativa no sólo es indicador del tipo o modo de andar sino que también puede utilizarse para realizar una estimación de la velocidad absoluta del productor de huellas. Es uno de los mejores criterios de los que se dispone para estimar y comparar las habilidades locomotoras de los dinosaurios.

Existen varios métodos para determinar velocidades absolutas (Thulborn, 1990); algunos son más fácilmente aplicables que otros. Básicamente existen dos: el método de Alexander y el de Demathieu (en su versión para pistas y no a partir de restos esqueléticos).

Alexander (1976) realizó observaciones sobre diversos animales actuales, incluyendo pequeños mamíferos, caballos, elefantes y aves. Determinó que existía la siguiente relación entre **S**, **h** y la velocidad (**v**):

$$S/h \approx 2.3 (v^2/gh)^{0.3}$$

Esta relación general puede aplicarse a pequeños y grandes animales, sean bípedos o cuadrúpedos, caminen, troten o corran, y no será afectada seriamente por variaciones en la consistencia del sustrato.

Transformando la ecuación anterior se tiene: $v \approx 0.25g^{0.5} S^{1.67} h^{-1.17}$

(Las medidas lineares se hallan en metros, la velocidad en m/s y la aceleración gravitatoria en m/s²).

Esta ecuación se ha aplicado a pistas de dinosaurios, donde **S** puede medirse directamente y **h** estimarse a partir del largo de las huellas. Las velocidades estimadas con este método son generalmente muy bajas (no excediendo los 10 km/h). Las estimaciones en general son realistas, aunque el método tiende a subestimar las velocidades bajas y sobreestimar las altas. Es un método apropiado para dinosaurios que tendían a caminar (**SL/h** menor a 2.0), y no es influenciado por el tamaño de los organismos o el tipo de sustrato, requiriendo solamente una estimación de **h** (Thulborn, 1990).

5.3 Metodología aplicada en campo

5.3.1 Localidades fosilíferas estudiadas

Los materiales estudiados provienen de dos localidades a las que se denominó Cañada del Ombú I y II, ambas ubicadas en el Departamento de Tacuarembó, sobre la Ruta 26. Estratigráficamente, las facies de estos afloramientos corresponden a la base de la Formación Tacuarembó. A unos 25 kilómetros de distancia, por la Ruta 26 hacia la localidad de Ansina, aparecen afloramientos de depósitos del Pérmico Tardío (Formación Yaguarí). La localización del área de trabajo se muestra en las Figuras 5.6 y 5.7.



Figura 5.6: Mapa esquemático mostrando la localización de la localidad Cuchilla del Ombú (*). Modificado de Google Maps.



Figura 5.7: Imagen satelital Google mostrando la ubicación de las dos localidades fosilíferas (CDO I y CDO II) sobre la Ruta 26. Escala en metros.

Cañada del Ombú I (CDO I): Afloramiento en el Km 262.500 sobre el margen Sur de la Ruta 26 (ruta que une las ciudades de Tacuarembó y Melo), cercano a la localidad Cuchilla del Ombú (ver Figura 5.7).

Coordenadas: 31 °45'37.18"S
 55 °42'0.77"O

Este afloramiento comprende litologías pertenecientes al Miembro Batoví: areniscas con estratificación plano-paralela horizontal. Estratos de unos 10 cm de potencia, con buzamiento subhorizontal (3°) al SE (ver Figura 5.8b). Granos de arena muy fina y bien seleccionada. El mineral dominante es cuarzo, con feldespatos en menor abundancia. En lámina delgada (ver Figura 5.8a) se observa baja porosidad primaria, consistente con el tamaño de grano observado. Algunos granos sufrieron disolución parcial, produciendo porosidad secundaria. Se trata de depósitos de origen eólico, del tipo interduna. Las icnitas se observan en planta, en estado de preservación variable debido a que se hallan en más de un nivel.

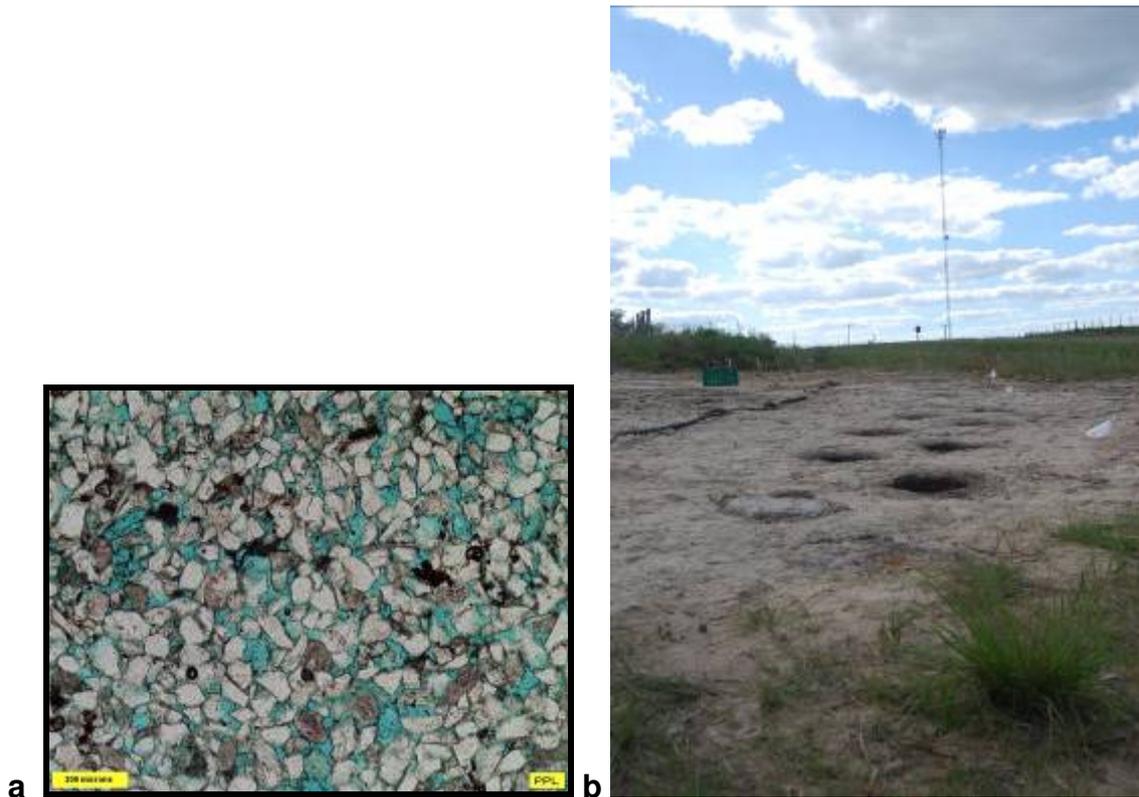


Figura 5.8: Afloramiento CDO I. **a:** Microfotografía de lámina delgada, con tinción azul para observar los poros. Vista con luz polarizada plana (imagen cortesía de Edward Jarvis, FUGRO ROBERTSON); **b:** Vista general del afloramiento. Se observa parte de una pista de huellas de dinosaurio.

Cañada del Ombú II (CDO II): Afloramiento en el Km 262. 400 sobre el margen Sur de la Ruta 26, a unos 100 m del anterior (ver Figura 5.7).

Coordenadas: 31 °45'33.36"S
 55 °42'6.69"O

Se trata de un desmonte artificial, a ras del suelo. Área de unos 24 m de largo por 3 m de ancho, sin vegetación. Areniscas asignables al Miembro Batoví, con iguales características litológicas que las del primer afloramiento (ver Figura 5.9).

Las icnitas se observan en planta, en un estado de preservación muy pobre, afectadas por la meteorización y el pasaje de una máquina.



Figura 5.9: Vista general del afloramiento CDO II. Se observan huellas en un pobre estado de preservación.

5.3.2 Levantamiento de datos

Se estudiaron dos pistas (denominadas como A y B) provenientes de un mismo afloramiento, así como 4 huellas aisladas, provenientes del mismo afloramiento (1 huella) y de otro afloramiento cercano (3 huellas). Una vez limpia la superficie de los afloramientos, se tomaron medidas de buzamiento de los estratos rocosos. Luego se procedió al registro de las icnitas presentes. Las medidas se tomaron siguiendo los criterios recomendados por Leonardi (1987). En todos los casos, las medidas se tomaron directamente en el campo, utilizando cinta métrica de 10 m. Se tomaron fotografías de todos los materiales, tanto en su estado natural como mojados con agua a efectos de que se destaquen del sustrato.

Se midieron todos los parámetros posibles de los mencionados en la sección 5.1, siempre que el estado de preservación lo permitió. Para las huellas aisladas se tomaron valores de **FL** y **FW** y de **DD** cuando fue posible, además de calcularse el **SI**. En el caso de las pistas, se registraron valores de **FL** y **FW**. Debido a la ausencia de impresiones digitales, no pudo medirse el largo de los dedos ni la **DD**. En el caso de las medidas de **P**, **OP**, **S**, **WP** y **PA**, se utilizaron

como puntos de referencia el centro de las huellas. Esta estrategia se recomienda cuando se tiene una pista con huellas en las que los detalles morfológicos, como son las impresiones de garras, dígitos y almohadillas, están oscurecidos (Leonardi, 1987). Se calcularon índices como el **SI**, el **S/FL** y el **PTR**. Para este último, por tratarse de huellas sin detalles morfológicos, se calculó como un índice generalizado. Con las medidas tomadas se realizaron estimaciones del tamaño corporal y de la velocidad y modo de desplazamiento de los productores de las pistas. En el texto se brindan los valores promedios de las diferentes medidas para cada pista. La lista detallada de medidas por huella se encuentra en los anexos (Tablas I a IV).

Se realizó un calco en nylon de la pista A y en papel de las huellas aisladas, ambos a escala real. No pudo aplicarse la misma metodología a la pista B debido al gran tamaño de las huellas. Tentativamente, se procedió al vaciado de una huella perteneciente a la pista A (huella A₁₄). Esta decisión se tomó luego de llegar a la conclusión de que no existía la posibilidad de separar el relleno sedimentario de la icnita del molde en forma de calco natural, debido a su naturaleza friable. Previamente, se verificó que su extracción no afectara la integridad estructural de la icnita. El vaciado de la huella A₁₄ también posibilitó la búsqueda de detalles morfológicos. Finalmente, se retiró el relleno de las huellas A₆ a A₁₃.

Se procedió al análisis sedimentológico del relleno, a efectos de conocer su composición e intentar determinar el momento de su depositación (antes o después de la consolidación de las huellas). En el caso de las huellas A₆ a A₉ se descartó 1 cm del relleno que contenían (la porción superficial en contacto directo con la superficie), colectándose el resto. En el caso de las huellas A₁₀ a A₁₃ se descartaron los primeros 5 cm del relleno, colectándose el resto. Las muestras fueron secadas en estufa a 50 °C, realizándose una limpieza manual de restos vegetales. De cada muestra se tomaron aproximadamente 1000 g (mediante cuarteo), salvo en el caso de la huella A₆ donde no había muestra suficiente. Se realizó el procedimiento estándar de tamizado por rotap.

La posibilidad de coleccionar las icnitas para su ingreso a colección fue evaluada y descartada por los siguientes motivos:

- 1) la tenacidad de la arenisca;
- 2) la alta probabilidad de fragmentación del material al intentar coleccionarlo;
- 3) el alto número de huellas.

Ante la imposibilidad de colecta, se elaboraron réplicas de aquellas huellas de la pista A que presentasen bordes definidos. Por esta razón no se realizaron réplicas de las huellas A₁, A₅ y A₁₆. Un técnico especializado realizó dos tipos de moldes por huella: uno flexible, de látex, y uno rígido, de resina. Estos moldes se utilizaron para construir las réplicas. En total se elaboraron 14 réplicas que fueron ingresadas a colección como Lote FC - DPV 2697 (Láminas I a V en Anexos muestran las etapas de trabajo en campo y elaboración de calcos, y las réplicas una vez terminadas). No se realizó este procedimiento para la pista B. Debido al tamaño de las huellas y el estado de sus bordes, no se consideró acertado retirar el relleno de las mismas. La posibilidad de realizar el mismo procedimiento para esta pista debe evaluarse en un futuro, tomando en cuenta los posibles efectos negativos sobre su integridad estructural.

Las fotos fueron tomadas con cámaras fotográficas Nikon D60 y Nikon Coolpix S300. Para el manejo de imágenes y elaboración de Figuras se utilizaron los programas PaintNet y Mapinfo.

Capítulo 6

Descripción y Resultados

6.1 Descripción de huellas aisladas

6.1.1 Huella tridáctila aislada: Huella C

La huella C (ver Figura 6.1) se halla en el afloramiento CDO I (ver Figura 6.18). Se trata de una huella tridáctila, más ancha que larga: **FL** = 18 cm y **FW** = 20 cm. El **SI** = 19 cm. Los bordes anteriores y laterales de la huella se hallan bien marcados, observándose claramente la deformación de los estratos sedimentarios. En su parte posterior el borde se halla poco definido, aunque parece definir un talón amplio y redondeado. Alrededor de la huella se observa una coloración anaranjada-cobrizo, que parece seguir el contorno de la misma.

En el extremo anterior se observa la impresión de 3 dedos con terminación redondeada, con una profundidad de 1.5 cm en los dígitos laterales y de 2 cm en el central. Los dígitos presentan uniones en forma de “U” y los extremos romos, sin marcas de garras o uñas. Las impresiones de los dedos laterales son simétricas, no pudiendo distinguirse si se trata de una extremidad derecha o izquierda, por lo que se denominaran como dígito lateral izquierdo (en referencia a su posición con respecto al dígito central), III y lateral derecho. Debido a la ausencia de marcas de almohadillas e hypexes bien marcados, no se tomaron medidas de largo de dígitos.

El trazado tentativo de los **DA** permitió obtener valores aproximados de **DD** (ver Figura 6.2). Los ángulos interdigitales medidos son los siguientes:

PDD (dedo lateral izquierdo y dedo III) = 43°

PDD (dedo III y dedo lateral derecho) = 36°

TDD = 79°

En base a estas observaciones, la huella se considera como una icnita ornitópoda.



Figura 6.1: Fotografía de la huella C. Se observan los tres dígitos y la deformación de los planos de estratificación. El pincel mide 18 cm.

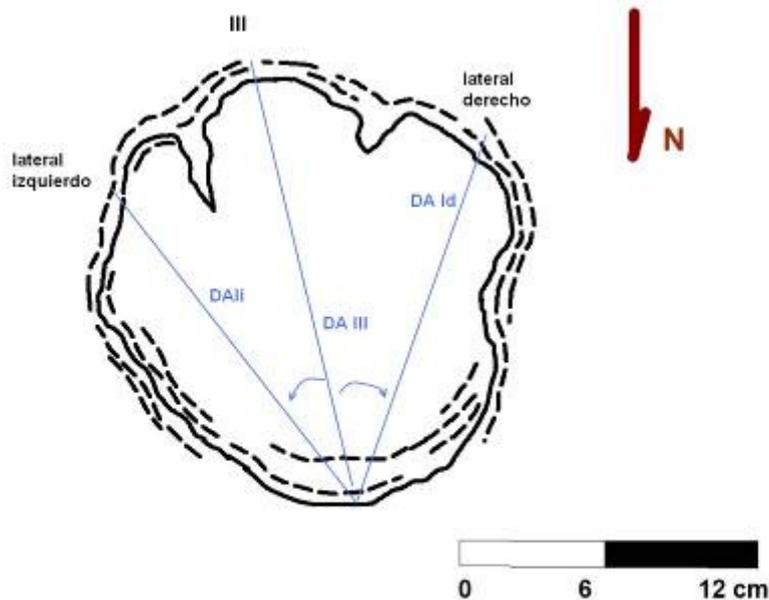


Figura 6.2: Dibujo interpretativo en base a un calco realizado de la huella C, indicando su posición respecto al N. La línea entera marca el borde de la huella; la línea punteada marca la deformación de la estratificación. Se muestra la denominación de los dígitos y el trazado aproximado de los ejes de cada dígito (DA). Las flechas azules indican la DD medida. Escala en centímetros.

6.1.2 Huella tridáctila aislada: Huella D

La huella D se halla en el afloramiento CDO II. Se trata de una huella tridáctila de muy pequeño porte, más larga (**FL** = 11 cm) que ancha (**FW** = 7.8 cm). El **SI** es de 9.3 cm. Su estado de preservación es muy pobre, ya que el afloramiento se encuentra muy meteorizado y afectado por el pasaje de maquinaria y animales. Resulta imposible establecer si se trata de la impresión de un pie derecho o izquierdo, ya que la leve asimetría observada puede ser un efecto de la mala preservación de los bordes. Presenta la misma coloración a su alrededor que la descrita para la huella C (ver Figura 6.3). Se halla en la misma superficie estratigráfica que las huellas E₁ y E₂ (ver Figura 6.6).

Las impresiones de los dígitos están poco marcadas, distinguiéndose tres dedos alargados, de terminación acuminada: dígito III y dos laterales al mismo (derecho e izquierdo). Los hypexes presentan forma de “V”, No se observan marcas claras de garras, aunque las impresiones de los dedos III y lateral derecho muestran extremos afilados. Presenta un claro carácter mesaxónico (dígito central es el más largo).

Al igual que en el caso anterior, se tomaron medidas aproximadas de divergencia, pero no de largo de los dígitos (ver Figura 6.4). Los ángulos interdigitales medidos son:

PDD (dedos lateral izquierdo y III) = 29°

PDD (dedos III y lateral derecho) = 22°

TDD = 51°

En base a estas observaciones, se considera una icnita terópoda.



Figura 6.3: Fotografía de la huella D. El material presenta un pobre estado de preservación, debido a la gran alteración de la arenisca (debida a meteorización y tránsito de vehículos y ganado). Se observa la pátina anaranjada alrededor de la huella. La flecha de la escala indica el N.

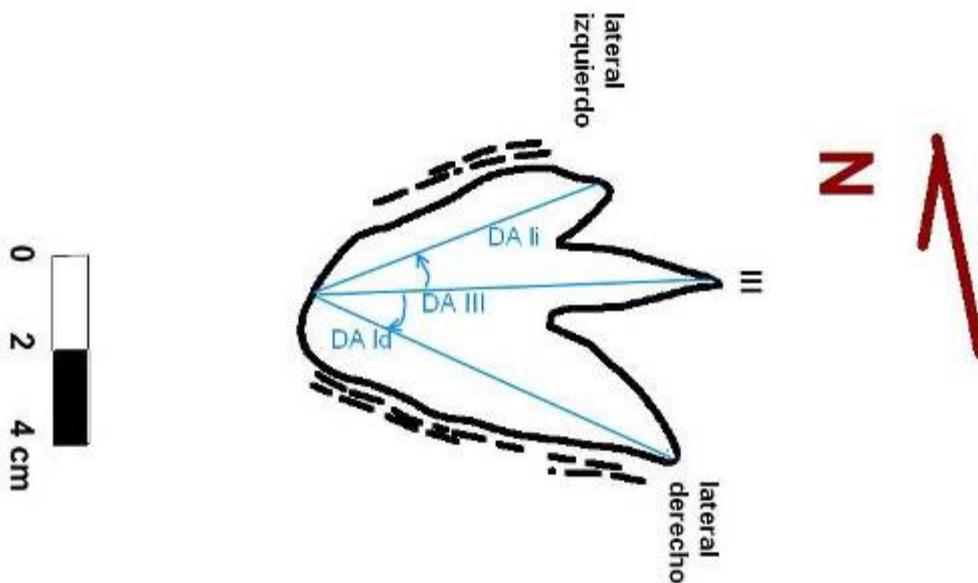


Figura 6.4: Dibujo interpretativo realizado en base a un calco de la huella D, indicando su posición respecto al N. La línea entera marca el borde de la huella; la línea punteada marca la deformación de la estratificación. Se muestra la denominación de los dígitos y el trazado aproximado de los ejes de cada dígito (DA). Las flechas azules indican la DD medida. Escala en centímetros.

6.1.3 Huellas tridáctilas: E₁ y E₂

Las huellas E₁ y E₂ se hallan en el afloramiento CDO II (ver Figura 6.6). Se trata de dos huellas tridáctilas de pequeño porte (ver Figura 6.5), más largas que anchas: **FL** = 10 cm y **FW** = 9 cm. El **SI** es de 9.5 cm.

Presentan un claro carácter mesaxónico. En la huella E₁ se observa la impresión de 3 dedos (dedo III y laterales al mismo) con forma alargada y terminación acuminada (ver Figura 6.7). Los hypexes presentan forma de "V". En el borde posterior de ambas huellas se observa una pequeña marca circular en el sedimento, que se asemeja a la marca dejada por un talón pequeño y redondeado. Una marca similar en la impresión del dedo lateral derecho podría indicar la existencia de un cojinete, pero el pobre estado de preservación del material impide un reconocimiento más preciso. La existencia de estas marcas en posición similar hace pensar que se trata de dos huellas del mismo pie. En ese caso, el valor de **S** = 42 cm (utilizando la muesca circular del dedo IV como punto de referencia en cada huella). Sin embargo, no se descarta que se traten de dos huellas consecutivas, en cuyo caso el valor mencionado representaría el **P**, mientras que **S** sería de aproximadamente el doble (84 cm). Esta posibilidad parece apoyada al calcular el cociente **S/FL**, como se verá en la sección 5.3.1, y por el hecho de que las huellas no parecen estar exactamente sobre una misma línea sino que muestran un desplazamiento muy leve con respecto a la **ML** (E₁ a la derecha y E₂ a la izquierda de la misma). Al igual que las huellas anteriormente descritas, se hallan rodeadas de una pátina anaranjada. Como ya fue mencionado, se encuentran en la misma superficie estratigráfica que la huella D.



Figura 6.5: Fotografía de las huellas E1 y E2. Obsérvese que ambas huellas no se hallan exactamente sobre una misma línea, sino que presentan cierto desfasaje. Se puede observar la mala preservación del material y el borde anaranjado alrededor de cada huella. La cinta métrica se halla extendida 60 cm.

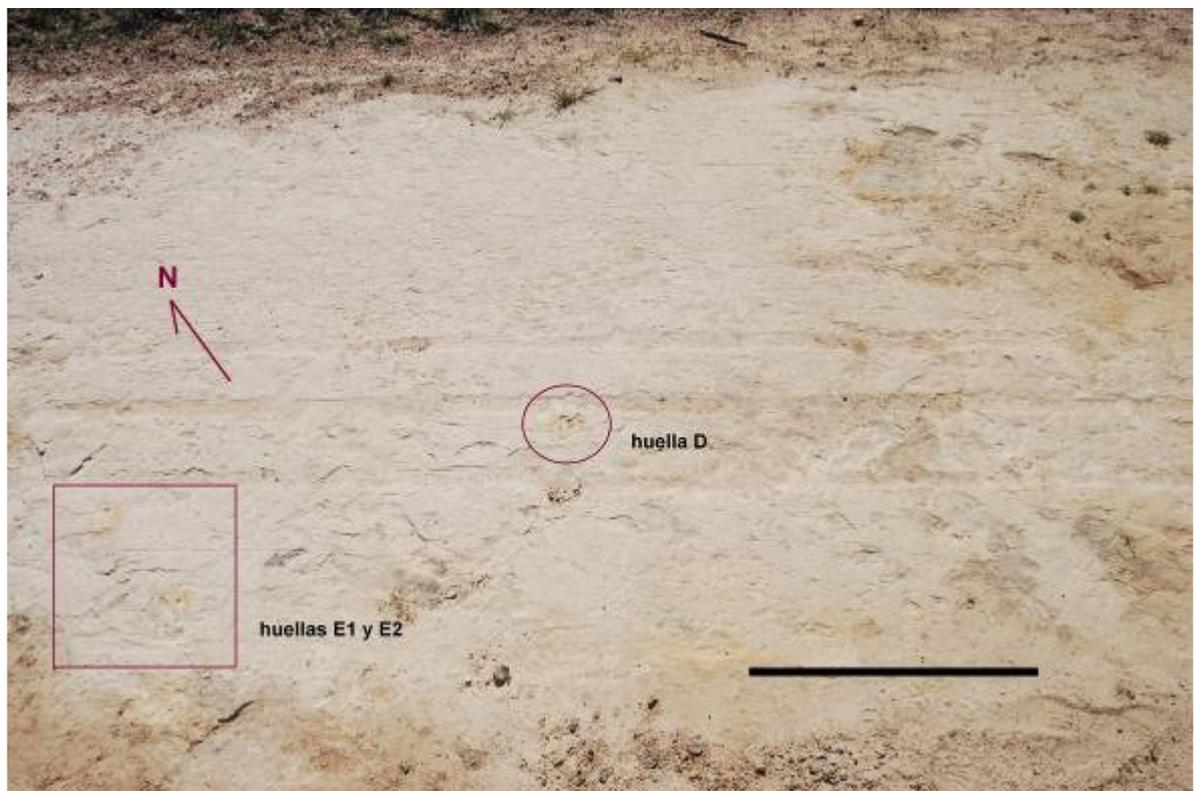


Figura 6.6: Fotografía del afloramiento CDO II. Se marca la posición de las huellas entre sí y con respecto al N. Huellas E₁ y E₂ indicadas dentro del rectángulo; huella D dentro del círculo. Escala: 1m.

Para la huella E₁ se tomaron valores aproximados de divergencia de dígitos, al igual que en los casos anteriores (ver Figura 6.8). Los ángulos interdigitales son los siguientes:

PDD (dedos lateral izquierdo y III) = 24°

PDD (dedos III y lateral derecho) = 23°

TDD = 47°

Para la huella E₂ no fue posible tomar los mismos datos, ya que la impresión del dígito lateral izquierdo ha desaparecido completamente. Se aprecia parcialmente la base del dígito III, mientras que se observa la impresión muy tenue del dígito lateral derecho (ver Figuras 6.9 y 6.10).

En base a las observaciones, se consideran estas huellas como icnitas terópodas.



Figura 6.7: Fotografía de la huella E₁. Puede apreciarse el pobre estado de preservación del material. La cinta métrica está extendida 15 cm.

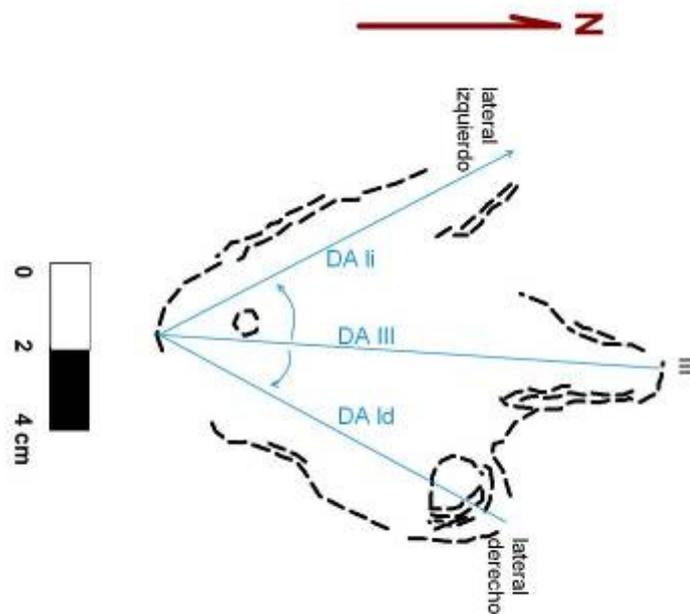


Figura 6.8: Dibujo interpretativo realizado en base a un calco de la huella E₁, indicando su posición respecto al N. El estado de preservación del material no permite distinguir los bordes tan claramente como en otras de las icnitas; con línea punteada se marcan tanto bordes inferidos como la deformación de la estratificación. Se muestra la denominación de los dígitos y el trazado aproximado de los ejes de cada dígito (DA). Las flechas azules indican la DD medida. Escala en centímetros.



Figura 6.9: Fotografía de la huella E₂. Material con un estado de preservación muy pobre. Los bordes casi no pueden apreciarse; la huella se distingue del sustrato arenoso por la deformación de la estratificación y la pátina anaranjada a su alrededor. La cinta métrica está extendida 15 cm.

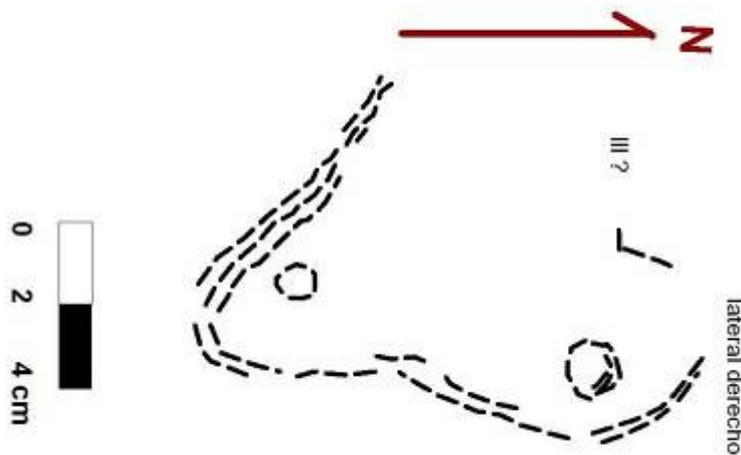


Figura 6.10: Dibujo interpretativo en base a un calco de la huella E₂, indicando su posición respecto al N. No se distinguen bordes claros; con línea punteada se marcan los bordes inferidos a partir de la deformación de la estratificación. Se muestra la denominación de los dígitos. Escala en centímetros.

6.2 Descripción de pistas

6.2.1 Pista A

Se trata de una pista recta y regular, de 11,90 m de largo, observable en planta. Se compone de 16 huellas (denominadas como A_1 a A_{16}), no consecutivas a lo largo de la pista. De la A_1 a la A_5 la pista tiene un rumbo N154, mientras que de la A_8 a la A_{16} , el rumbo es N170 (ver Figura 6.14). La pista se halla en el afloramiento CDO I, junto con la pista B y la huella C (ver Figura 6.18).

Solamente se observan huellas posteriores. Las huellas de las manos se hallan ausentes. La morfología de las huellas es redondeada a subredondeada, en algunos casos llegando a ser subtriangular, apreciándose más claramente en aquellas huellas cuyo relleno fue retirado. Alrededor de las huellas se observa la coloración anaranjada-cobrizo, al igual que en las huellas aisladas.

Se trata de huellas más largas que anchas, con una **FL** = 54.4 cm y un **FW** = 46.6 cm. El **SI** es de 50.3 cm. El **WP** = 63.2 cm y el **P** = 69.9 cm. El **OP** y la **S** son de 94.9 cm y 138.7 cm, respectivamente. El **PA** varía a lo largo de la pista, con una media de 95.3°.

Las huellas A_1 a A_5 son impresiones prácticamente sin profundidad, como puede apreciarse en las fotos y en los calcos de las mismas. La huella A_1 se hallaba muy deteriorada al momento de su hallazgo; hoy en día ya no se distinguen sus límites. De la A_2 a la A_5 presentan profundidades de 1 a 2 cm y bordes poco resaltados, aún así presentan la clásica morfología asociada a las huellas de saurópodos. De la A_6 a la A_{14} , las huellas presentan profundidades mucho mayores, en el entorno de los 20 cm o incluso más. Las huellas A_{15} y A_{16} también se encuentran muy afectadas en cuanto a su preservación; la A_{16} tampoco se distingue hoy en día.

En el caso de las huellas que presentan profundidades variables, se observa que en general presentan mayor profundidad hacia el borde interno y

hacia el extremo anterior que hacia el borde externo y extremo posterior (ver Figuras 6.11 y 6.12). Esto permite saber en qué dirección se desplazaba el organismo, ya que la parte más profunda refleja la presión ejercida por la porción anterior del pie durante la caminata (Dentzien-Dias, 2007).

La pista presenta un **ETW** de 114.5 cm y un **ITW** de 14.5 cm. Es una pista con aspecto “*narrow-gauge*”, donde las huellas llegan a ser intersectadas en alguno de sus bordes por la **ML** (ver Figura 6.14). De acuerdo al valor de la media del **PTR** calculado, y siguiendo el criterio de Romano *et al.* (2007), se clasifica como una pista “*medium-gauge*”. Si se observan los valores presentados en la Tabla II (anexos), puede verse que en general se presenta como “*medium*” mientras que en algunos segmentos puede llegar a ser considerada incluso como “*wide*”. Esto último puede deberse a los bordes poco marcados de las huellas del primer tramo de la pista, aunque es de notar que también ocurre en algunos tramos del final de la pista, donde las huellas tienen bordes claros.

Existe una clara diferencia en el estado de preservación de las huellas A_1 a la A_5 con respecto a las huellas A_8 a la A_{16} . Las primeras presentan bordes poco marcados, no se observan los rebordes de sedimento o crenulaciones que marcan el desplazamiento de sedimento provocado por el peso del animal. Tampoco presentan grandes profundidades ni un relleno diferente al sustrato que las contiene. En contraste, el segundo grupo de huellas presentan bordes más definidos (salvo las dos últimas), y se hallan rodeadas por un reborde saliente de sedimento, además de verse claramente la deformación de los planos de sedimentación (ver Figura 6.13). En los casos en que no se observan estos bordes parece ser debido a la rotura reciente de los mismos (en algunos casos se observaron los fragmentos alrededor de las huellas), en oposición al caso de las anteriores donde no se observan ni parecen haber desaparecido en forma reciente. Otro factor llamativo es el relleno sedimentario de las huellas del segundo grupo. Se trata de un sedimento friable, sin estratificación aparente, de color grisáceo. Los análisis sedimentológicos (ver Tablas V y VI en anexos) realizados a este relleno muestran que predomina la arena fina (representando aproximadamente un

44% de las muestras), acompañada de arena media y muy fina como fracciones importantes (23 y 20% respectivamente). El color se debe a la presencia de materia orgánica (muestra reacción en presencia de peróxido de hidrógeno).

En base a la descripción, se considera a la pista A como una pista de tipo saurópoda.



Figura 6.11: Fotografía de la huella A₁₃ una vez retirado el relleno. Se trata de una huella producida por una extremidad posterior izquierda. Morfología subcircular, más profunda hacia el borde interno (lado inferior de la foto) que hacia el externo (lado superior de la foto). Material con un buen estado de preservación. Los bordes se aprecian claramente. Escala: 5 cm. La flecha indica el N.

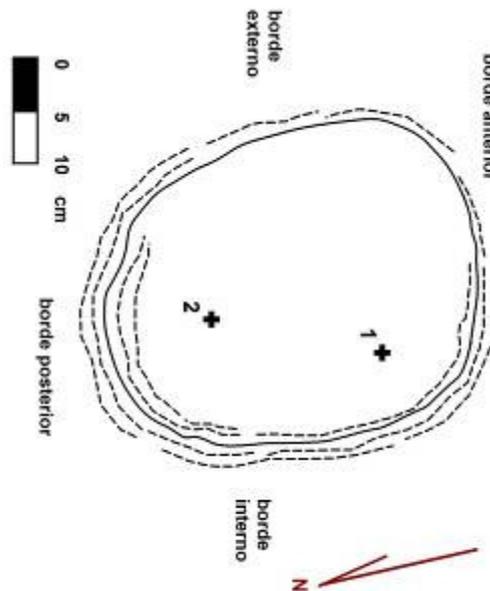


Figura 6.12: Dibujo interpretativo en base a un calco de la huella A₁₃, indicando su posición respecto al N. Con línea entera se marcan los bordes; con línea punteada se marca la deformación de la estratificación. Las cruces indican las dos áreas de mayor profundidad de la huella: 20 cm en punto 1; 14 cm en punto 2. Escala en centímetros.

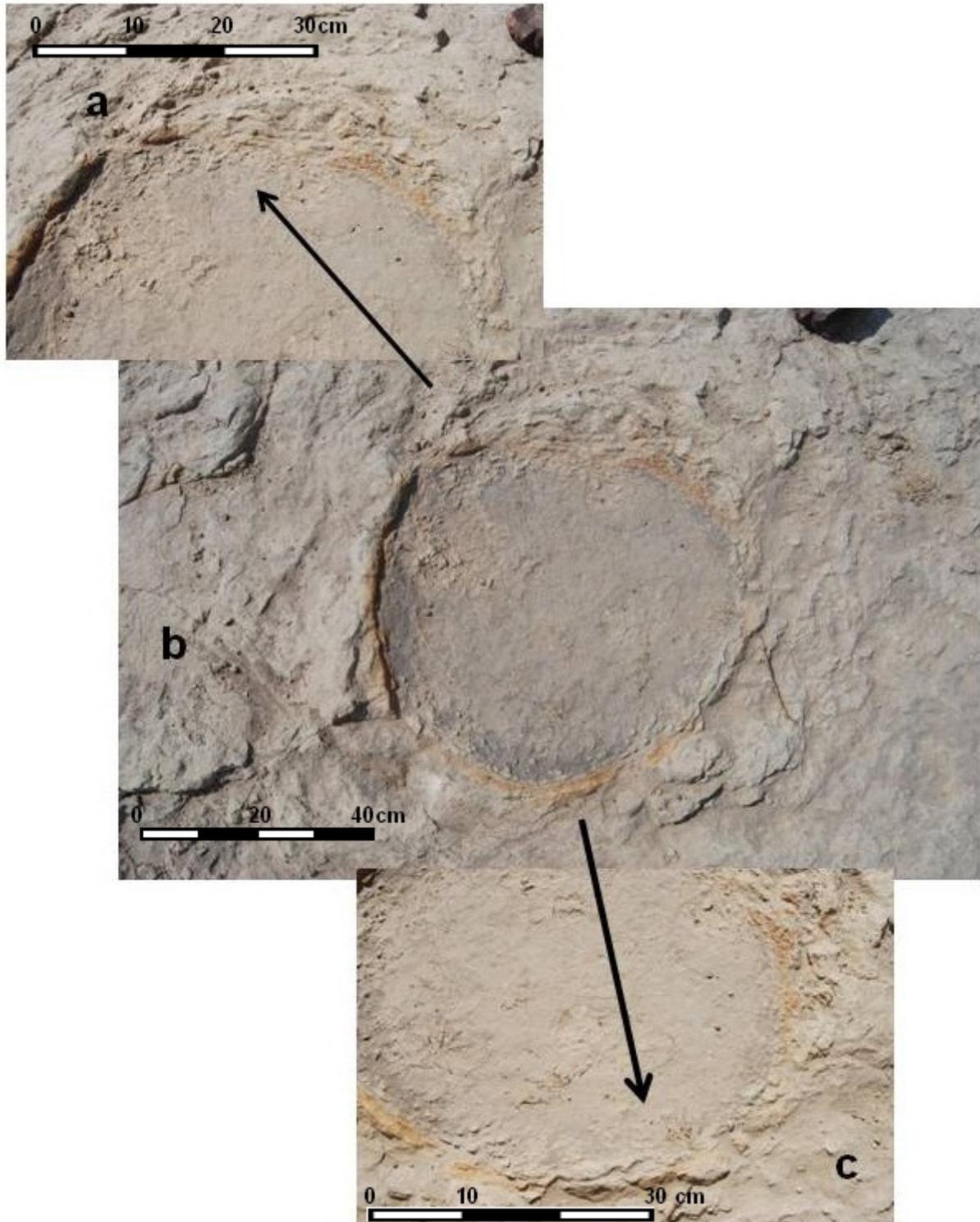


Figura 6.13: Fotografías de la huella A₁₃ antes de retirar el relleno. **a** y **c**: Detalles del borde elevado de sedimento alrededor de la huella; **b**: vista general en planta de la huella.

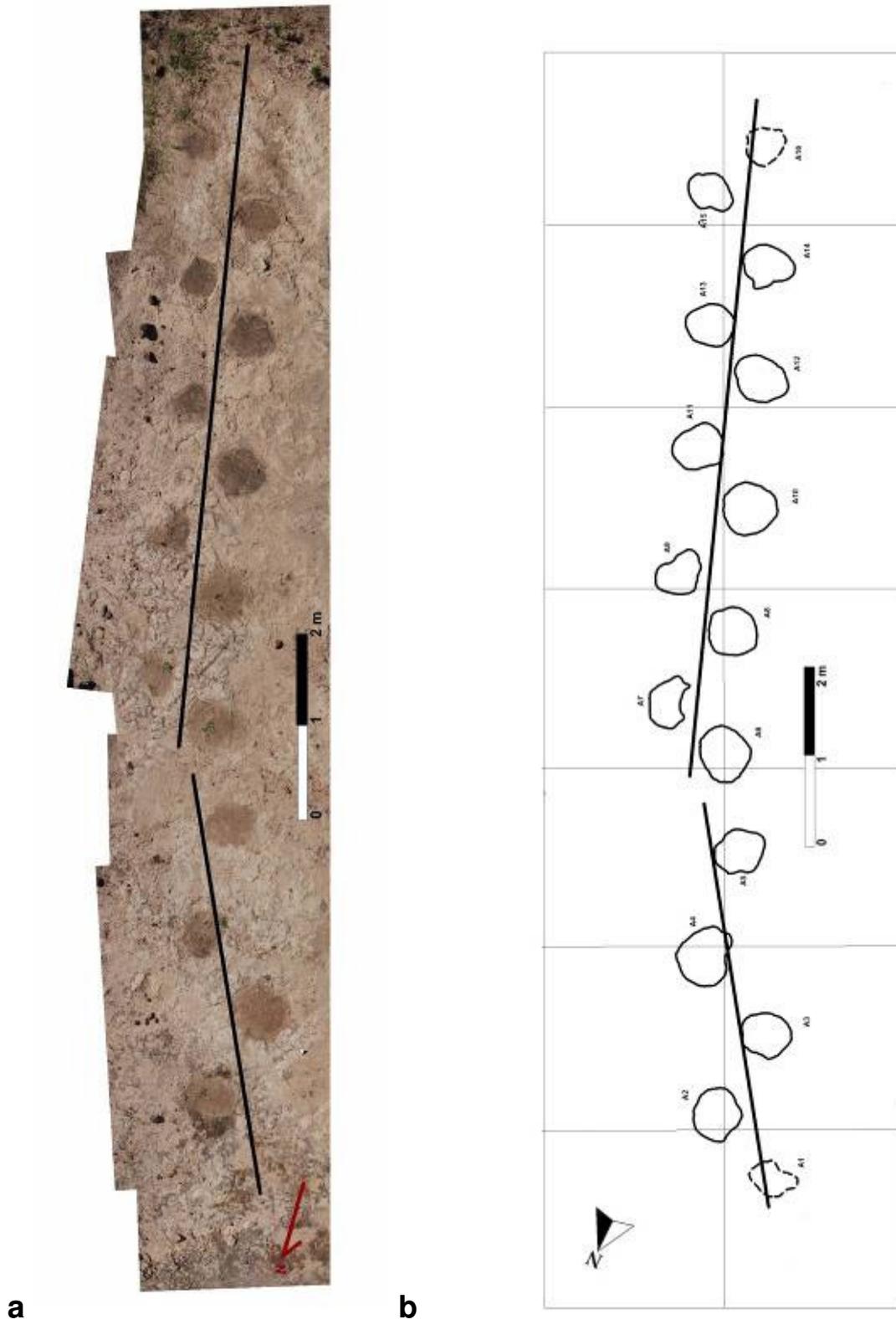


Figura 6.14: Fotografía y esquema interpretativo de la pista A. **a:** Vista en planta de la pista A. Se muestra la **ML** y la posición de la pista con respecto al N; **b:** Dibujo en base al calco de la pista A. Se muestra la denominación de las huellas. La línea entera marca bordes bien definidos; la línea punteada marca bordes imprecisos. La grilla tiene divisiones de 2m x 2m.

6.2.2 Pista B

Esta pista se halla en un plano estratigráfico superior al de la pista A (diferencia de 28 cm entre ambos planos de estratificación) pero en el mismo afloramiento (CDO I) que la A y que la huella C (ver Figura 6.18).

Es una pista recta y regular, de 14,5 m de largo, observable en planta. La pista presenta un rumbo general N36 (la **ML** apenas se desvía; es casi una línea recta). Se compone de 14 huellas (B_1 a la B_{14}), consecutivas (ver Figura 6.17). Al igual que en el caso anterior, no se observan huellas de miembros anteriores, sólo de miembros posteriores. La morfología de las huellas en la superficie es redondeada; se desconoce si varía en profundidad. Debido a que presentan un relleno similar al de las huellas de la pista A, no pueden observarse detalles morfológicos internos, especialmente aquellos que pueden brindar evidencias sobre la dirección de desplazamiento del organismo (como en el caso de la pista A). El rumbo no indica dirección de desplazamiento del organismo, sino orientación de la pista.

Los bordes no se presentan tan marcados como en las anteriores; se hallan muy rotos por la meteorización y el pasaje de vehículos y animales. En los casos que se observan, se presentan con características similares a los de las huellas de la pista A. Se distingue la deformación de los planos de estratificación alrededor de las huellas, así como la pátina de color anaranjado-cobrizo a su alrededor (ver Figuras 6.15 y 6.16). Las huellas B_1 a B_{12} presentan un estado de preservación similar, mientras que las dos últimas se hallan muy afectadas por el crecimiento de vegetación.

Las huellas son más largas (**FL** = 109,7 cm) que anchas (**FW** = 103 cm), pero la falta de detalles morfológicos claros no permite trazar claramente los **FLA**, por lo que no puede determinarse claramente el tipo de **DPML** que presenta la pista. El **SI** es de 106.3 cm. El **WP** es de 95 cm, mientras que el **P** es de 100.3 cm. El **OP** = 137.5 cm y la **S** = 198.3 cm. El **PA** varía a lo largo de la pista, con un valor medio de 91.8°.

En cuanto al ancho de la pista, el **ETW** es de 197.1 cm, mientras que el **ITW** es de -6.8 cm. Este valor negativo indica que las huellas se hallan muy desplazadas hacia la **ML**. Este valor y el aspecto general la colocan dentro de las pistas de tipo “*narrow-gauge*”. Esto se ve apoyado por el **PTR** calculado, de 52.4 %. De acuerdo a Romano *et al.* (2007) este valor la coloca en la categoría “*narrow*”. A diferencia de lo que ocurre con la pista A, no sólo el valor medio del **PTR** permite clasificarla de esta forma. El **PTR** para cada tramo de la pista la coloca en esta categoría, a excepción del último tramo que la marca como “*medium*”, aunque en ese sector de la pista es donde las huellas se hallan más afectadas por el crecimiento de la vegetación y donde los bordes no se distinguen con claridad.

En base a la descripción, se considera a la pista B como una pista de tipo saurópoda.



Figura 6.15: Fotografía de la huella B3. Se observa su morfología circular y el borde resaltado bastante deteriorado, visible gracias a la coloración anaranjada que rodea la huella. El relleno presenta una textura diferente a la arenisca. La cinta métrica está extendida 40 cm.

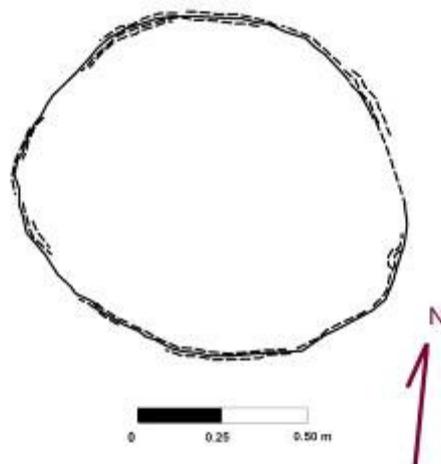


Figura 6.16: Dibujo interpretativo en base a una fotografía de la huella B₃, indicando su posición respecto al N. Con línea entera se marcan los bordes; con línea punteada se marca la deformación de la estratificación y el borde saliente de sedimento. Escala en metros.

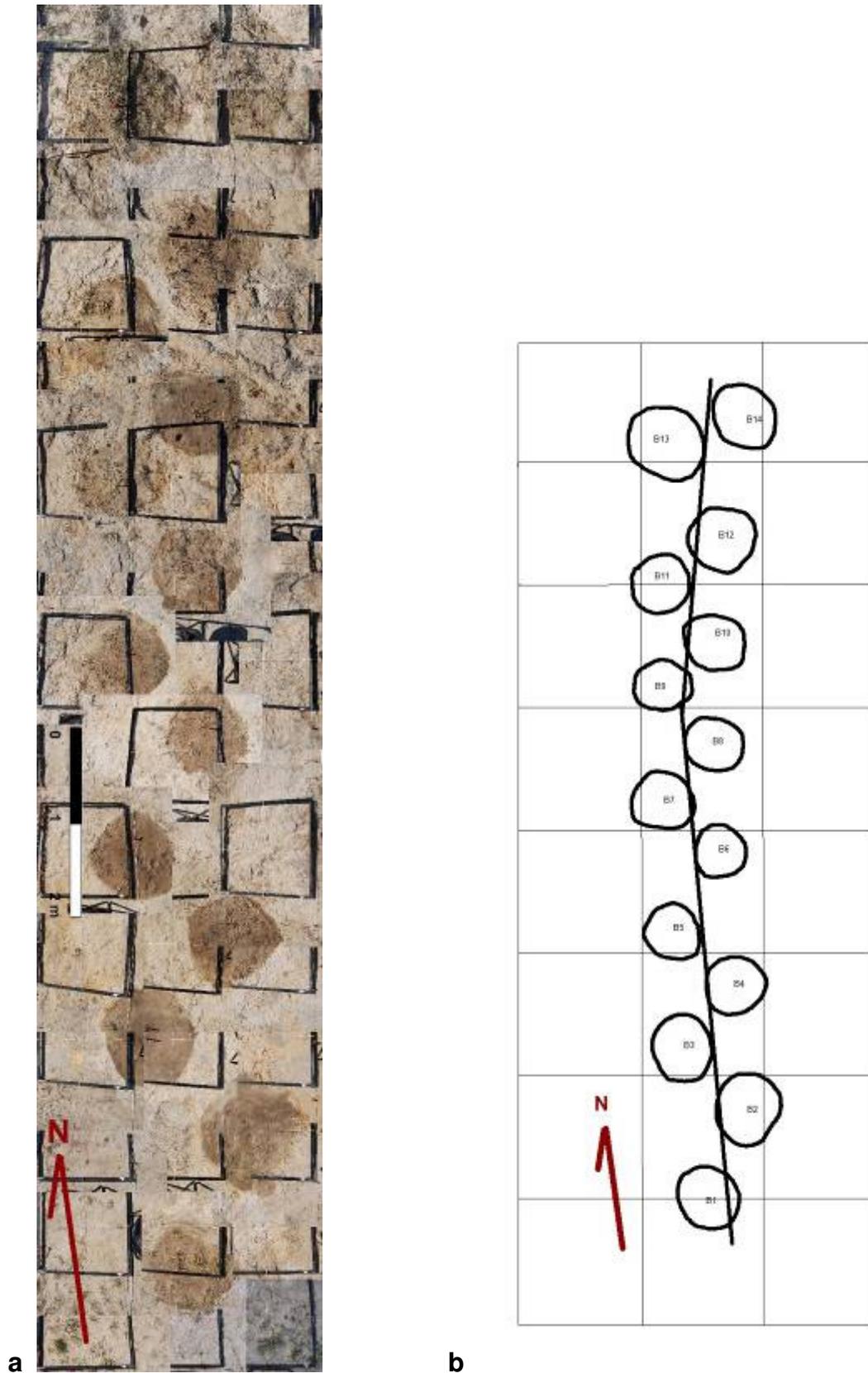


Figura 6.17: Fotografía y esquema interpretativo de la pista B. **a:** Vista en planta de la pista B. Se muestra la **ML** y la posición de la pista con respecto al N; **b:** Dibujo en base a la fotocomposición de la pista B. Se muestra el contorno y la denominación de las huellas. La grilla tiene divisiones de 2m x 2m.

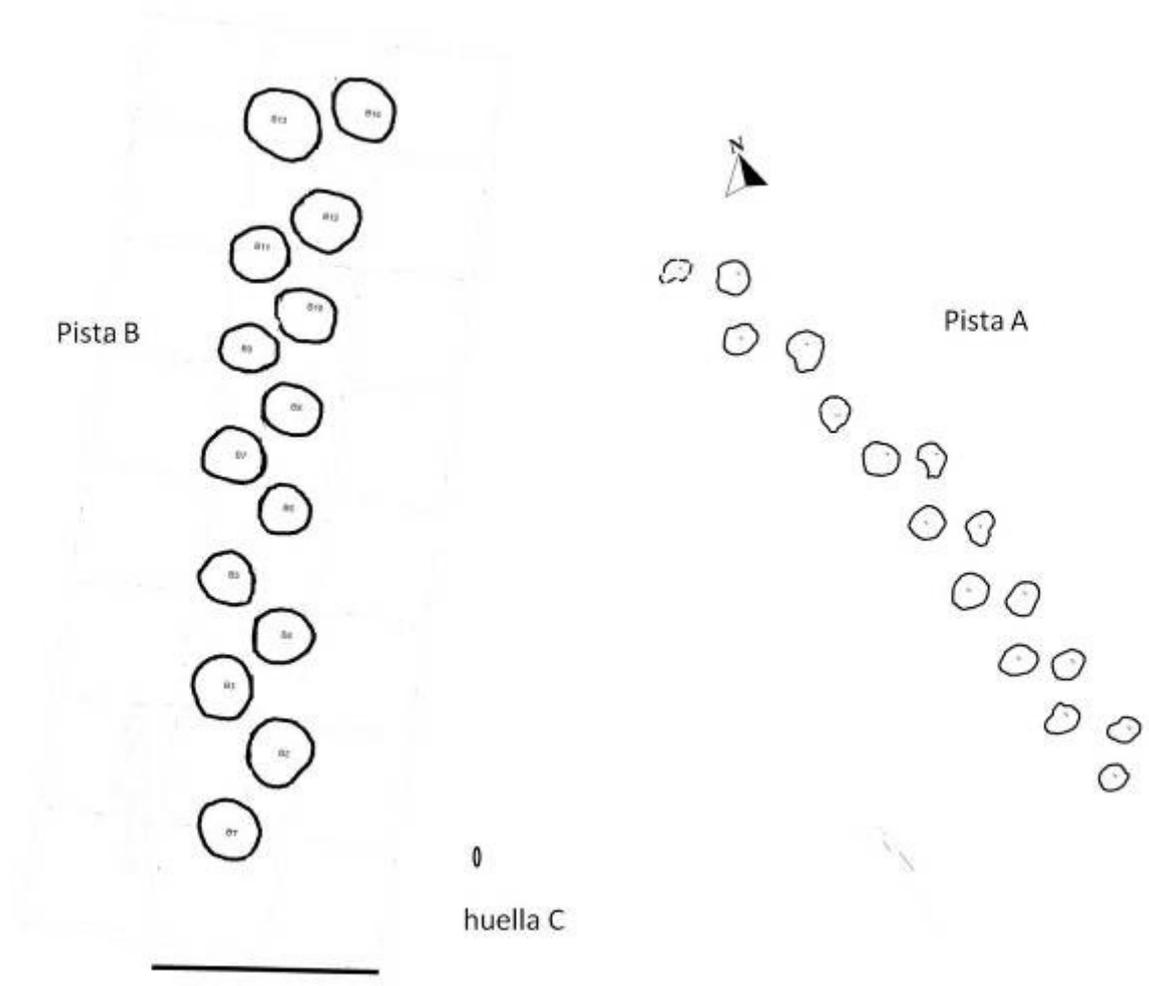


Figura 6.18: Esquema del afloramiento CDO I mostrando la posición de las pistas A y B con respecto al N y entre sí, así como la ubicación de la huella aislada de ornitópodo C. Escala: 4 m.

6.3 Estimaciones de tamaño corporal para los productores de huellas de la Formación Tacuarembó

Como ya se mencionó en la sección 5.2.1, a partir de los valores promedio de **FL** y asignando una huella a un tipo morfológico (Theropoda, Ornithopoda o Sauropoda), puede obtenerse el parámetro **h**, que permite realizar un estimado del tamaño corporal de los organismos.

A continuación, se presentan el cálculo de la altura de la cadera para los productores de huellas de la Formación Tacuarembó (ver Tabla 6.1; los cálculos se muestran en anexos). La ecuación usada es la de Alexander (1976), con el factor de corrección de acuerdo a Alexander (1976) y Thulborn (1990) (ver sección 5.2.1).

Tabla 6.1: Estimados de **h** para los diferentes productores de huellas de la Formación Tacuarembó. Factor de corrección por grupo: pequeños terópodos, 4.5; pequeños ornitópodos, 4.8; grandes cuadrúpedos, 5.9 (de acuerdo con Thulborn, 1990).

Huella(s)	FL (cm)	Factor corrección	h (cm)
C	18	4.8	86.4
D	11	4.5	49.5
E ₁ y E ₂	10	4.5	45
pista A	54.4	4.0 a 5.9	269.3 ± 51.7
pista B	109.7	4.0 a 5.9	543.0 ± 104.2

En cuanto a los terópodos representados en el Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó puede verse que se trata de animales de pequeño porte, con un **h** menor a 50 cm. Su altura total no superaría el metro. Para el caso del ornitópodo, el estimado de **h** indica menos de 1 m de altura de la cadera sobre el piso. No se puede determinar con certeza si se trataba de un animal bípedo o cuadrúpedo, ya que actualmente se sabe que podían ser cuadrúpedos facultativos y es normal que no se conserven las impresiones de las manos en las pistas producidas por este tipo de dinosaurios (Meyer & Thüring, 2003), por lo que se desconoce su altura total sobre el piso.

En el caso de los dinosaurios que produjeron las pistas saurópodos, puede verse que el productor de la pista A tiene una *h* de prácticamente la mitad del productor de la pista B: aproximadamente 2.7 m de altura de la cadera para el productor de A y 5.4 m para el productor de B. Esto indicaría que el productor de la pista A era un saurópodo de pequeño porte, de tamaño similar a un elefante adulto actual, mientras que el productor de la pista B duplicaba este tamaño. Resulta imposible saber con certeza si pertenecían o no a la misma especie, en cuyo caso esta diferencia podría deberse a que se trataba de un juvenil y un adulto respectivamente, o a que representan individuos de diferentes especies.

En cuanto al índice **S/FL** (Tabla 6.2; cálculos en anexos), siguiendo el criterio de Romero Molina *et al.* (2003), los saurópodos que dejaron las pistas A y B poseían extremidades posteriores muy gruesas, mientras que el terópodo productor de las huellas E₁ y E₂ presentaba extremidades delgadas. Para este último, el cálculo se realizó considerando el valor de la **S** como 42 cm y 84 cm, respectivamente. El cálculo con el primer valor da como resultado extremidades gruesas, lo que resulta poco probable para un terópodo de tan pequeño porte, por lo que este índice parece indicar que las huellas E₁ y E₂ son consecutivas y representan impresiones de ambos pies.

Tabla 6.2: Cálculo del índice S/FL para los diferentes productores de huellas de la Formación Tacuarembó. Para el terópodo E se consideraron las huellas como consecutivas y no como impresiones del mismo pie.

Productor	S media (m)	FL media (m)	S/FL
saurópodo A	1.4	0.5	2.6
saurópodo B	2.0	1.1	1.8
terópodo E	0.8	0.1	8.4

6.4 Estimación de velocidad y modo de desplazamiento

A efectos de determinar el modo de desplazamiento de los productores de las pistas A y B, se calculó la zancada estandarizada (S/h) a partir de las medias de la S y el parámetro h (ver Tabla 6.3 a continuación; cálculos en anexos). Para el saurópodo productor de la pista A, se obtuvo un valor de 0.44. De acuerdo a Thulborn (1990), un valor de S/h menor a 2.0 indica que el dinosaurio se desplazaba caminando. En cuanto al saurópodo productor de la pista B, el valor obtenido de S/h es de 0.31, indicando también un desplazamiento en forma de caminata. Por otro lado, para el terópodo E el valor de S/h es de 1.87. Este valor se halla cercano al límite entre la caminata y el trote (2.0), pero estaría indicando caminata. Nuevamente se utilizaron ambos valores de S para calcular este índice, obteniéndose un valor más acorde a lo esperado para un terópodo con $S = 84$ cm que con $S = 42$ cm.

Tabla 6.3: Cálculo de la zancada relativa (S/h) y de la velocidad (m/s y km/h) de los productores de las pistas cuadrúpedas A y B de la Formación Tacuarembó.

Productor	S media (m)	h media (m)	S/h	v (m/s)	v (km/h)
saurópodo A	1.39	3.20	0.44	0.35	1.2
saurópodo B	1.98	6.47	0.31	0.28	1.0
terópodo E	0.84	0.45	1.87	1.49	5.4

En cuanto a la velocidad, en el caso del saurópodo productor de la pista A, el animal se desplazaba a 1.2 km/h, mientras que en el caso del productor de la pista B, la velocidad era de 1.0 km/h. Para el terópodo E, la velocidad calculada fue de 5.4 km/h, valor acorde a las velocidades calculadas para este tipo de organismos (ver por ejemplo Thulborn, 1990).

6.5 Análisis comparativo con materiales de la región

En la sección 1.2.3 se mencionaron las formaciones correlativas a los depósitos de la Formación Tacuarembó: Formación San Cristóbal en Argentina y Formaciones Guará y Botucatu en Brasil. En cuanto a la primera, no presenta un registro fosilífero importante, ya que sólo se expresa en subsuelo y los pocos materiales (escamas y dientes aislados de peces) que se han registrado, provienen de testigos de perforaciones (Padula & Mingramm, 1969). No existe registro de huellas fósiles de vertebrados para esta formación.

Por el contrario, las formaciones del territorio brasileiro presentan registro de huellas fósiles. La Formación Botucatu, en particular, posee un rico registro icnofosilífero compuesto por trazas de invertebrados y vertebrados, que ha sido estudiado en profundidad por diversos investigadores. Dentro de los icnofósiles de invertebrados se han descrito estructuras dejadas por anélidos y coleópteros, pertenecientes al icnogénero *Taenidium* (Fernandes *et al.*, 1988 y 1990), así como rastros de locomoción de insectos, asignadas al icnogénero *Hexapodichnus* (Pimenta *et al.*, 2010). En cuanto a los icnofósiles de vertebrados, la mayoría de ellos se hallan asociados a dinosaurios, aunque algunos pertenecen a tetrápodos indeterminados (Leonardi, 1977) y mamíferos, como es el caso de las huellas de *Brasilichnium elusivum* (Leonardi, 1981). La mayoría de las trazas de vertebrados son huellas, aunque existen otro tipo de trazas, como urolitos (ver Fernandes, 2005 y Fernandes *et al.*, 2004). Las huellas de dinosaurios descritas muestran que una variada fauna habitaba el desierto mesozoico de Botucatu. Se han descrito huellas de dinosaurios terópodos (Leonardi & Sarjeant, 1986; Leonardi & Oliveira, 1990; Fernandes, 2005 y Fernandes *et al.*, 2008) y ornitópodos (Fernandes, 2005; Fernandes & Carvalho, 2007 y 2008). Como ya se mencionó en la sección 1.2.3, esta formación se correlaciona con el Miembro Rivera (superior) de la Formación Tacuarembó. Debido a que los depósitos brasileiros representan extensos campos de dunas eólicas, las condiciones de generación y preservación de las huellas son diferentes a las de las huellas uruguayas, generadas y preservadas en depósitos de interduna del Miembro Batoví (inferior). Esto dificulta la comparación entre materiales. Sin embargo, dentro de los materiales descritos

por Fernandes (2005), las huellas de dinosaurios terópodos con mayor similitud a las huellas D, E₁ y E₂, serían las asignadas a lo que este autor denomina como Grupo B, compuesto por huellas con las siguientes características: tridáctilas, mesaxónicas, ligeramente más largas que anchas, con valores de **FL** y **FW** de 10 cm y 8.7 cm, respectivamente. La relación **FL/FW** ronda el 1.1. El dedo III es más largo que los dedos II y IV, prácticamente recto con respecto al **FLA** de la huella. Todos los valores son valores medios, calculados en base a varios materiales. Estas características las asemejan a las huellas terópodas de la Formación Tacuarembó (ver comparación de valores en Tabla VII de Anexos). No se comparan el parámetro *h* ni la velocidad de desplazamiento obtenida en este trabajo con los valores obtenidos por Fernandes (2005) para el Grupo B, ya que este autor utilizó una ecuación diferente para el cálculo de dichos parámetros.

En cuanto a las huellas de ornitópodos, Fernandes (2005) describe huellas a las que asigna a un grupo denominado E y que presentan las siguientes características: tridáctilas, más anchas que largas, con una **FL** > 13 cm y una relación **FL/FW** de alrededor de 0.9. Son mesaxónicas, con dedos cortos y de extremos romos, sin marcas de garras y con *hypexes* en forma de “U”. En cuanto a los parámetros morfológicos, los valores medios de **FL** y **FW** son de 13.6 cm y 13.8 cm, respectivamente, un poco menores que los valores de la huella C (**FL** = 18 cm y **FW** = 20 cm). La comparación de los valores puede verse en Tabla VIII de Anexos. La diferencia más llamativa entre los materiales es que las huellas brasileras presentan *hypexes* más angulosos y no tan redondeados como los de la huella D. Al igual que en el caso de las huellas de terópodos, existen claras diferencias en las condiciones de preservación. Al igual que en el caso anterior, Fernandes (2005) utiliza versiones diferentes de las ecuaciones de Alexander (1976) para el cálculo de la altura de la cadera y de la velocidad, por lo que no se comparan estos parámetros.

En cuanto a la descripción morfológica de las huellas de ambos tipos, se trata de huellas con características similares pero que no resultan concluyentes. A esto se agrega que algunas de ellas se consideran subhuellas por el tipo de estructuras sedimentarias deformacionales generadas a su

alrededor, mientras que los materiales uruguayos no parecen serlo. Las huellas de la Formación Botucatu se preservan en las caras de avalancha de las dunas, encontrándose tanto como huellas como subhuellas. Llama la atención que muchas veces las subhuellas se describan como presentando más detalles morfológicos que las huellas, al contrario de lo que muchos autores sostienen (ver Fernandes, 2005 *contra* Lockley & Hunt, 1995). Esta falta de detalles morfológicos se adjudica a la existencia de una capa de arena seca (en superficie) depositada sobre arena húmeda (en subsuperficie). La conservación clara o no de las impresiones de dedos y garras es considerada como dependiente de las masas corporales de los organismos y el espesor de arena seca a vencer, generándose tipos de preservación diferenciales. La comparación de materiales entre ambas formaciones resultaría más concluyente en el caso de hallarse huellas fósiles en depósitos del tope de la Formación Tacuarembó, ya que tendrían condiciones preservacionales similares.

La Formación Guará, la cual se correlaciona con los depósitos del miembro inferior de la Formación Tacuarembó, presenta un registro de icnofósiles bastante reciente. Se conocen trazas de invertebrados y de vertebrados. Las primeras consisten en pequeñas excavaciones verticales, atribuidas a insectos indeterminados (Dentzien-Dias, 2007 y Dentzien-Dias *et al.*, 2007). Dentro de las segundas, Dentzien-Dias *et al.* (2007 y 2008) describen madrigueras, asignadas por su tamaño y forma a la acción de pequeños mamíferos o reptiles, así como niveles de arenisca que presentan “dinoturbación” (bioturbación ocasionada por el pisoteo continuo de dinosaurios). Estos mismos autores describen huellas de dinosaurios. El registro brasilero para esta formación se compone de huellas de dinosaurios terópodos, ornitópodos y saurópodos en afloramientos de la Formación Guará ubicados al suroeste del Estado de Río Grande do Sul, con una cercanía geográfica importante con respecto a los depósitos uruguayos. Dentzien-Dias *et al.* (2007 y 2008) describen dos pistas de huellas grandes (con un diámetro promedio de 50 cm), redondeadas, sin marcas de dedos, asociadas a pisadas aisladas del mismo tipo. Se las asigna a saurópodos por la configuración de la pista (en base a los valores de **S**, **WP** y **PA**). Al igual que en el caso de las

pistas uruguayas, se encuentran en depósitos de interduna húmeda y no se observan impresiones de manos asociadas. En cuanto a la morfología general, estos materiales son muy similares a las huellas de la pista A del afloramiento CDO I, especialmente en lo que respecta a los valores de **FL** y **S**, no siendo así con respecto a los de **WP** y **PA** (ver comparación de valores en Tabla IX de Anexos). La diferencia principal radica en que fueron descritas como subhuellas, en función de la falta de detalles morfológicos, el tipo de relleno y la morfología del borde. Las huellas saurópodas de Guará se hallan rellenas del mismo tipo de sedimento en el que se formaron y con el mismo grado de consolidación, con bordes poco claros y con un reborde poco resaltante. Por el contrario, las huellas saurópodas de Tacuarembó se encuentran rellenas de un sedimento con algunas características diferentes a la arenisca en donde se conservaron y en aquellas huellas en que la meteorización y/o la acción antrópica no destruyeron los bordes, estos se encuentran bien marcados y desarrollados (ver Figura 6.19).

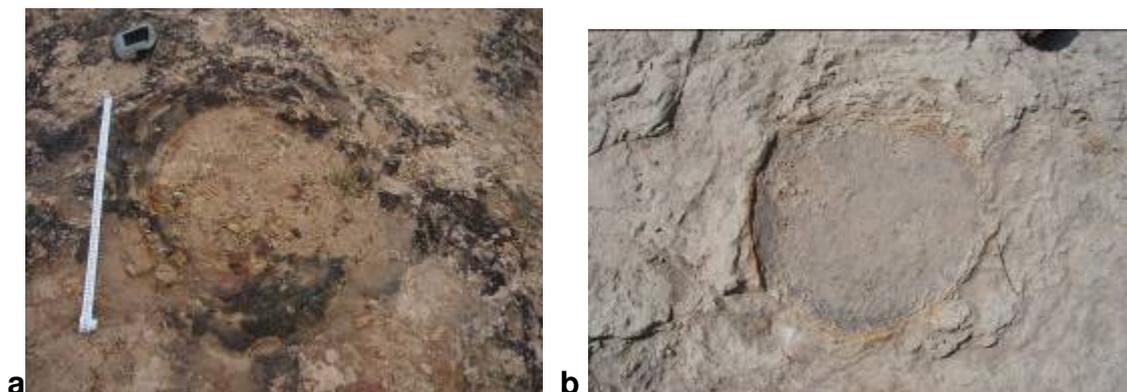


Figura 6.19: Huellas saurópodas del desierto gondwánico de Botucatu. **a:** Huella de la Formación Guará (Brasil), de morfología circular, sin marcas de dedos y con un borde poco resaltante. Rellena de arenisca. **b:** Huella A₁₃ de la Formación Tacuarembó (Uruguay), de morfología circular, sin marcas de dedos y con un borde bien definido y resaltante. Rellena de sedimento friable (antes de ser retirado).

En cuanto al registro de huellas terópodas y ornitópodas, descritas por los mismos autores, se hallan en un depósito de tipo interduna seca. El registro se compone de dos pistas de terópodo y una pista de ornitópodo. En ambos casos, y al igual que las huellas de saurópodos, se encuentran rellenas de arena y con un estado de preservación muy pobre (ver Figura 6.20a). Las huellas terópodas son tridáctilas, con marcas de garras y de mayor tamaño que

las huellas D, E₁ y E₂, con una **FL** entre 22 y 35 cm y un **FW** entre 15 a 26 cm. El productor era un terópodo de un tamaño similar al de un avestruz actual, mientras que el productor de las huellas D, E₁ y E₂ de Tacuarembó presentaba un tamaño menor (aproximadamente la mitad).

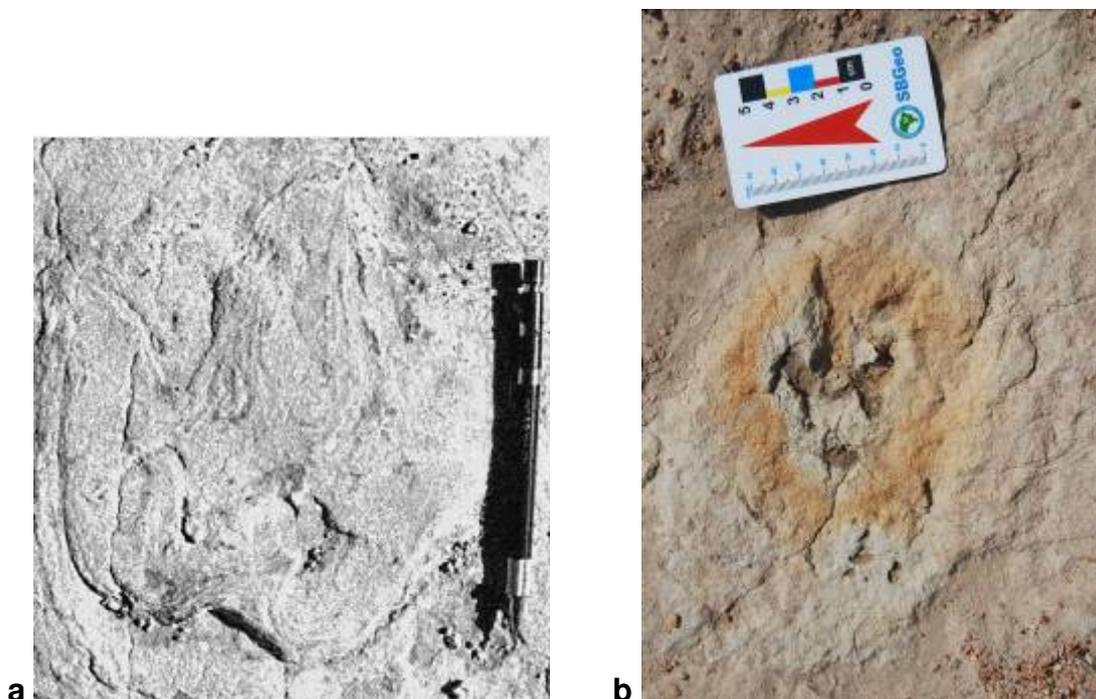


Figura 6.20: Huellas terópodos. **a:** Huella terópoda de la Formación Guará (Brasil), mostrando impresiones de garras y el talón asimétrico que permite identificarla como una huella derecha (tomado de Dentzien-Dias *et al.*, 2008). **b:** Huella terópoda D de la Formación Tacuarembó (Uruguay), más pequeña. El estado de preservación impide la observación clara de las garras y no permite identificar si pertenece a un pie derecho o izquierdo.

Las huellas ornitópodas de Guará son más largas que anchas (**FL** = 25 cm y **FW** = 23), diferencia importante con la huella C de Tacuarembó, que es más ancha que larga. Al igual que el material uruguayo, presenta un talón redondeado y no hay marcas de garras. Lamentablemente, ninguno de los trabajos consultados presenta información (medidas e imágenes) más detallada acerca de este tipo de huellas, dificultando la comparación con el material uruguayo.

En resumen, puede decirse que el registro icnofósil de las formaciones Botucatu y Guará apunta, al igual que el registro icnofósil uruguayo de la Formación Tacuarembó, a una fauna diversa de dinosaurios compuesta de saurópodos, ornitópodos y terópodos de diversos tamaños

Capítulo 7

Discusión y Conclusiones

Los nuevos hallazgos se agregan al registro fósil de la Formación Tacuarembó, aumentando el conocimiento de la fauna que habitaba el desierto gondwánico de Botucatu. Hasta el momento, el registro fósil mostraba la existencia de una fauna diversa de vertebrados e invertebrados que habitaba los cuerpos de agua: peces semionotiformes, peces pulmonados, celacantos, bivalvos y gasterópodos, acompañados de tiburones dulceacuícolas (ver referencias en sección 1.2.4). Sin embargo, la fauna terrestre estaba representada predominantemente por dinosaurios carnívoros, faltando dentro del esquema de la comunidad información acerca de los herbívoros que habitaron este ecosistema desértico. Este “hueco” en el registro fósil de la formación resultaba aún más llamativo considerando el registro (en base a huellas y pistas fósiles) de formas herbívoras de las formaciones correlativas en territorio brasileiro. Los nuevos hallazgos permiten mejorar este panorama, con la identificación y primer registro de dinosaurios herbívoros (saurópodos y ornitópodos) para esta formación. Se agrega además el registro de un pequeño terópodo, que se suma a las formas de terópodos ya descritas (Soto & Perea, 2008 y 2010) en base a los dientes colectados.

Como una primera conclusión, se puede decir que las huellas de la Formación Tacuarembó representan un registro de una fauna de dinosaurios variada, compuesta por terópodos y ornitópodos pequeños, así como saurópodos de mediano y gran porte. Dentro de los saurópodos se tiene registro de dos individuos: uno de tamaño similar a un elefante actual (quizás un juvenil) y otro del doble de tamaño. La diferencia entre las masas corporales de los dos primeros grupos con respecto a las de los saurópodos, provocó una diferencia notoria en la generación y preservación de las huellas. Las huellas C, D, E₁ y E₂ representan claramente impresiones de la planta del pie de los organismos, y por ende se trata de huellas “verdaderas”, en el sentido que utiliza Lockley (1991 y 1997) y que otros autores siguen. La falta de detalles morfológicos claros en las huellas del afloramiento CDO II parece deberse más

a la acción de los procesos erosivos y meteorización que a procesos ocurridos durante la generación de la huella. Por otro lado, las huellas de saurópodo, integrantes de las pistas A y B del afloramiento CDO I, muestran diferencias en su preservación a pesar de hallarse en un mismo afloramiento. Aunque fueron originalmente consideradas y descritas como subhuellas (Mesa *et al.*, 2010 y 2011), la presente descripción y revisión de las icnitas de la pista A plantea una interrogante acerca de su naturaleza. La falta de detalles anatómicos es una característica asociada con las subhuellas. Sin embargo, las huellas A₈ a A₁₆ presentan un borde o margen de sedimento bien desarrollado, coincidente con lo esperado para huellas dejadas en un sedimento arenoso por un gran animal (Thulborn, 1990). Este tipo de borde ha sido descrito por varios autores como un reflejo del sedimento que al ser desplazado se derramó por sobre los bordes de la pisada, acumulándose en la superficie original del sustrato (Thulborn, 1990; Gatesy, 2003; Milàn & Bromley, 2006), lo que lleva a pensar que se trate de huellas y no subhuellas. El mismo razonamiento puede aplicarse a las huellas de la pista B.

La ausencia de huellas de las manos en las pistas A y B no es un factor que ayude a determinar el tipo de preservación del material. Es común que las huellas de los miembros anteriores no se preserven en pistas de saurópodos (Moreno & Benton, 2005). Este efecto puede adjudicarse a diversos procesos tafonómicos, algunas anteriores a los procesos diagenéticos que actuaron sobre las huellas, mientras que otras son posteriores a los mismos. Dentro del primer caso, se ha citado la posibilidad de que existan diferencias en la distribución del peso corporal entre las patas anteriores y las posteriores (Thulborn, 1990; Henderson, 2006), lo que quizás podría provocar que las huellas de las manos se marcaran con menor profundidad que las de los pies, aunque esta es una hipótesis rechazada por algunos autores (ver por ejemplo Mazetta & Blanco, 2001). Una explicación más sencilla y probable dentro de este tipo de causas es la de la sobreimpresión con las patas posteriores (Thulborn, 1990; Wilson & Carrano, 1994; Moreno & Benton, 2005; Dentzien-Dias, 2007). En el caso de las huellas de Tacuarembó, esta última hipótesis podría resultar una explicación acertada. Otra posibilidad es una causa posterior a la generación y exhumación de las huellas: la mala preservación de

los materiales. Los procesos de meteorización bien pudieron ser los responsables de la desaparición de estas huellas. Sin embargo, resulta difícil explicar cómo pudieron erosionarse las huellas de las manos y sin embargo algunas de las huellas de los pies conservaron bien definidos sus bordes. Esto permitiría descartar esta hipótesis. La erosión de las huellas de los miembros anteriores en forma previa a su enterramiento y diagénesis sería una mejor explicación, aunque por el momento no se pueden descartar las primeras dos hipótesis.

La falta de detalles anatómicos en las huellas de las pistas puede deberse a que, si la arena se encuentra seca, presenta poca o ninguna tendencia a adherirse. Al retirar el animal el pie del sustrato, la arena suelta caería hacia adentro de la huella, oscureciendo los detalles de la misma. En una superficie con cierta inclinación, este efecto se ve potenciado por el deslizamiento de arena pendiente abajo, alejándose del pie, provocado por el impacto del pie contra el sustrato. Este fenómeno produce la formación de crestas arenosas características alrededor de la huella del lado que queda pendiente abajo (Fernandes, 2005). Sin embargo, es también cierto que este efecto de oscurecimiento dependerá de la pendiente del depósito arenoso original, siendo mayor en el caso de dunas y menor en el caso de sábanas de arena o depósitos de interduna (Leonardi 1980; Thulborn, 1990), como es el caso de los depósitos portadores de icnitas de la Formación Tacuarembó. También es conocido que, aunque las impresiones de garras en las huellas de los pies se preservan con más frecuencia que las de las manos, la mayoría de las pistas de saurópodos conocidas y descritas en la literatura no las presentan (Wright, 2005), como es el caso de las huellas de saurópodos uruguayas. Por lo tanto, se propone que las huellas fósiles de la Formación Tacuarembó deben ser descritas como huellas y no como subhuellas o huellas transmitidas. En el caso particular de las huellas de saurópodos, se consideran huellas “profundas” (*sensu* Gatesy, 2003).

Los sustratos en la naturaleza raramente son homogéneos. Esto explica el motivo por el cual la preservación de huellas varía incluso en un espacio de algunos metros, dentro de un mismo afloramiento. Una pista dejada por un

único animal no siempre será continua; es común que incluya huellas más o menos superficiales, o que ocurran discontinuidades y las huellas no sean consecutivas (como es el caso de la pista A). Es común encontrar huellas con diferente estado de preservación en un mismo plano de estratificación (Thulborn, 1990). Esta puede ser una explicación para la diferencia de preservación entre la huella C y las pistas A y B dentro de un mismo afloramiento, e incluso a las diferencias en profundidad y relleno sedimentario entre huellas de una misma pista (ver descripción de pista A). Una posibilidad es que la pista A haya sufrido erosión diferencial. Para determinar si estos procesos erosivos actuaron en forma anterior o posterior a la exhumación, deben realizarse estudios más profundos. Un paso en esa dirección se ha dado con la intención de caracterizar el contenido palinológico del relleno friable de aquellas huellas que se vaciaron.

Otra cuestión que surge es a qué icnotaxones pueden asignarse los icnofósiles de Tacuarembó, y cuán lejos se puede llegar en cuanto a la aplicación de la parataxonomía. En base a la descripción dada en el presente trabajo, la huella C se asigna al icnotaxón Ornithopoda, mientras que las huellas D, E₁ y E₂ se asignan al icnotaxón Theropoda. Las huellas de las pistas A y B se asignan al icnotaxón Sauropoda. Sin embargo, luego de una revisión de las características utilizadas para diagnosis y tomando en cuenta el estado de preservación del material en general y la falta de muchos detalles y parámetros morfológicos, se considera adecuado no incluir las icnitas uruguayas en icnogéneros descritos para los icnotaxones mencionados. En el caso de las huellas D, E₁ y E₂ las mismas no presentan marcas claras de dedos ni de garras y sus contornos no se hallan claramente delineados debido al pobre estado de preservación. Debido a esto, siguiendo las recomendaciones de diversos autores (*vide* entre otros Farlow *et al.*, 1989; Sarjeant, 1989 y 1990; Lockley *et al.*, 1994a y 2010; Joeckel *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2009) resulta imposible una determinación parataxonómica más precisa. En el caso de la huella C, asignada al icnotaxón Ornithopoda, aunque el estado de preservación es bueno la falta de información radica en que no se tiene una pista sino una huella aislada. Dentro de los icnogéneros que son considerados válidos en revisiones actualizadas (por ejemplo, Lockley *et al.*,

2003; Ferrusquía *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2011) pueden distinguirse dos grandes grupos, en función del tamaño corporal de los organismos productores (tamaño que se ve reflejado en la **FL** y **FW** de las huellas). Un grupo comprende huellas producidas por ornitópodos de mediano a gran porte: *Amblydactylus* (Sternberg, 1926), *Caririchnium* (Leonardi, 1984) e *Iguanodontipus* (Sarjeant *et al.*, 1998), mientras que el otro comprende huellas de ornitópodos de pequeño porte: *Anomoepus* (Hitchcock, 1858), *Moyenosauripus* (Gierlinski, 1991) y *Dinehichnus* (Lockley *et al.*, 1998). Los valores de **FW** y **FL** de la huella C la colocan en un punto intermedio entre ambos grupos (es más pequeña que las pertenecientes a los primeros tres icnogéneros pero más grande que las pertenecientes a los últimos tres). En base a su morfología, al cociente **FW/FL** y a los ángulos de divergencia entre dígitos, puede considerarse similar a materiales descritos dentro del icnogénero *Iguanodontipus*. Para confirmar o descartar esta asignación parataxonómica se requieren parámetros de pista.

En el presente trabajo se asignan las huellas de las pistas A y B al icnotaxón Sauropoda. Aunque se han propuesto al menos una docena de icnogéneros dentro del icnotaxón Sauropoda, distintas revisiones (Farlow *et al.*, 1989; Lockley *et al.*, 1994a; Wright, 2005) consideran válidos solamente algunos de ellos. Esto se debe a que muchos han sido descritos a partir de materiales pobremente preservados. Dentro de las características que se han tomado en cuenta en la definición de las icnoespecies, son particularmente importantes la amplitud del rastro de las pistas (criterio de “*narrow*” o “*wide – gauge*”) y la heteropodia (Lockley *et al.*, 1994a). También son importantes el tamaño y forma de las impresiones de dígitos y garras, detalles morfológicos que suelen desaparecer o no conservarse debido a la mala preservación. Un ejemplo de icnoespecie discutida es *Sauropodichnus giganteus* (Calvo, 1991) del Cretácico Inferior de Argentina, definida a partir de una pista compuesta de impresiones redondeadas interpretadas como huellas de extremidades posteriores de saurópodos. Considerada como *nomen dubium* por Lockley *et al.* (1994a), sus características diagnósticas fueron revisadas por Calvo (1999) en base a pistas inequívocamente saurópodas, incluyendo huellas de manos. Sin embargo, Wright (2005) considera a esta icnoespecie como un sinónimo

“junior” de la icnoespecie *Rotundichnus muenchehagensis* (Hendricks, 1981) Dentro de las icnoespecies actualmente aceptadas, las huellas de tipo saurópodo de la Formación Tacuarembó podrían ser comparables con aquellas que presenten la característica de poseer una amplitud de rastro estrecha. Esto dejaría básicamente tres icnogéneros posibles. Uno de ellos (*Tetrasauropus*; Ellenberg, 1972) puede descartarse debido a que ocurre en rocas del Triásico Tardío. Los otros dos icnogéneros (con sus respectivas icnoespecies) son: *Breviparopus taghbaloutensis* (Dutuit & Ouazzou, 1980) descrito originalmente para el Jurásico Medio de Marruecos y *Parabrontopodus mcintoshi* (Lockley *et al.*, 1994a) descrito para el Jurásico Superior de USA. Este último icnogénero fue descrito en base a abundantes materiales del Valle Purgatoire en Colorado, en rocas de la Formación Morrison. Wright (2005) ha propuesto que el segundo pueda ser un sinónimo “junior” del primero, ya que en la descripción original de *Parabrontopodus* no se explicita como diferenciarlo de *Breviparopus* y en sus diagnósis ambos icnogéneros presentan características muy similares: ambos son del tipo “*narrow-gauge*”, las huellas de las manos y pies presentan morfologías y **FL** similares. La diferencia radica en que las pistas asignadas a *Breviparopus* presentan marcas de garras dirigidas anterolateralmente en las huellas posteriores y las huellas de las manos posicionadas más lejos de la **ML** que las de los pies, mientras que aquellas asignadas a *Parabrontopodus* presentan marcas de garras dirigidas lateralmente y huellas de las manos posicionadas más cerca de la **ML** que las de los pies. Las pistas A y B carecen de huellas de manos y las impresiones de los pies no presentan marcas de dígitos ni garras, por lo que resulta imposible asignarlas con certeza a uno de estos dos icnogéneros.

Por otro lado, está la incógnita de qué especies pudieron ser las productoras de las huellas fósiles de Tacuarembó, o en su defecto, qué géneros o familias pueden hallarse representados. La mejor aproximación al estudio e identificación de un productor de huellas fósiles toma en cuenta tres factores principales: morfología de la huella, edad geológica de los depósitos portadores de las huellas y el registro fósil osteológico disponible. La morfología ya ha permitido la asignación de las huellas a los icnotaxones mencionados, pero no permite mayores conclusiones debido al tipo de

preservación de los materiales. Queda entonces tomar en cuenta los otros factores: edad geológica de los depósitos y registro fósil osteológico disponible. Lamentablemente, el registro fósil de dinosaurios para la Formación Tacuarembó está constituido solamente por dientes de terópodos y en el caso de sus correlatos geológicos para Sudamérica, es directamente inexistente. Esto nos deja con el factor de la edad geológica de los depósitos. En base a la edad asignada a estos depósitos y tomando en cuenta los grupos que aparecen en formaciones de igual edad de Sudamérica y África, puede especularse acerca de los posibles candidatos. Las huellas de terópodos pudieron ser dejadas por algún tipo de ceratosaurio, tetanuro basal o celurosaurio. Dentro de las formas de terópodos descritas para la Formación Tacuarembó a partir de su registro fósil, existen evidencias de la ocurrencia de la familia Ceratosauridae (Soto & Perea, 2008), lo que implica que un ceratosáurido juvenil pudo ser el productor de las huellas D, E₁ y E₂. La otra posibilidad (celurosaurio basal) se basa en la edad geológica, el registro para formaciones de Portugal (Soto, 2012; com.pers.) y el porte estimado para los terópodos de Tacuarembó.

El caso del ornitópodo es más complejo, ya que se tiene una huella aislada. Esto no permite saber con certeza si se trataba de una forma bípeda, con el agregado de que muchos ornitópodos eran cuadrúpedos facultativos. A esto debe sumarse que el registro de ornitópodos para el Jurásico Tardío de Sudamérica es inexistente y la mayoría de los registros provienen del Cretácico Tardío (Coria & Cambiaso, 2007). De acuerdo al porte y edad geológica, y basándose en registros de formaciones coetáneas de África y Norteamérica (Soto, 2012; com.pers.), el productor de la huella C podría haber sido un miembro de las familias Dryosauridae o Camptosauridae

Las pistas de saurópodos son las que brindan mayor información, gracias a la configuración de la pista. En principio, puede decirse que representan un mismo tipo de organismo productor (saurópodo). Debido a que las pistas se hallan en diferentes superficies estratigráficas, se sabe que no dejaron sus huellas en el mismo momento, pero la descripción de las mismas muestra que tienen muchas características similares. A menos que se pruebe

fehacientemente que las pistas A y B representan taxones diferentes, lo más parsimonioso es pensar que se trata de un mismo taxón productor. Esa asunción es consistente con los principios de la paleoicnología y con la observación que, dentro de icnofacies muy distribuidas, las asambleas de pistas fósiles tienden a repetir su composición (Lockley, 1994). Mediante comparaciones entre el registro icnológico y el óseo, Wilson & Carrano (1998) han sugerido que las pistas de tipo “*narrow-gauge*” del Jurásico Tardío fueron dejadas por diplodocoideos, mientras que las pistas tipo “*wide-gauge*” son evidencia de la presencia de titanosaurios, cuando se encuentran en depósitos del Cretácico Tardío, o de titanosauriformes, cuando se encuentran en depósitos del Jurásico Tardío al Cretácico Temprano. De acuerdo a la descripción en el presente trabajo, las pistas de Tacuarembó podrían considerarse a grandes rasgos como tipo “*narrow-gauge*”. Si a esto se suma la edad geológica y el registro de otras formaciones coetáneas de Sudamérica, África, Norteamérica y Portugal (Soto, 2012; com.pers.), pudo tratarse de individuos de la superfamilia Diplodocoidea, quizás una forma basal o de las familias Diplodocidae o Dicraeosauridae.

Además de brindar información acerca de los organismos que las produjeron, como ya se reiteró en varias oportunidades los icnofósiles tienen gran valor a la hora de realizar inferencias paleoambientales. Como se explicó en el capítulo 3, para que se preserven huellas en el registro fósil deben darse ciertas condiciones de tipo y humedad de sustrato durante su generación, acompañadas de determinados procesos diagenéticos posteriores, esenciales para su preservación. Uno de los factores más importantes que requiere la generación de huellas es que exista cierto contenido de humedad en el sustrato. Las icnitas tienden a concentrarse en ciertos tipos de depósitos sedimentarios, existiendo cierto grado de control en la distribución de los estratos portadores de huellas por parte de los procesos sedimentológicos. Es así que dentro de los depósitos más importantes (aunque no exclusivamente) se hallan los de borde de lago, de desbordamiento de río (tipo “*crevasse & splay*”) y los depósitos de lagos desérticos y de interduna (Lockley & Hunt, 1995). Dentro de esta última categoría se encuentran los depósitos portadores de icnitas de la Formación Tacuarembó. Como ya se describió en el capítulo 2,

los miembros de esta formación se componen de depósitos generados por procesos sedimentarios diversos. Estos depósitos son un reflejo de los diferentes ambientes sedimentarios que fueron sucediéndose en el tiempo desde el Jurásico Tardío hasta el Cretácico Temprano, y que en nuestro territorio marcan claramente un aumento de las condiciones de aridez. El Miembro Batoví muestra facies fluviales y lacustres, acompañadas de facies eólicas representando depósitos de tipo interduna y dunas eólicas de porte relativamente pequeño. Los depósitos generados muestran la existencia de un ambiente de tipo desértico pero con desarrollo de grandes cuerpos de agua dulce y cursos de agua lo suficientemente permanentes como para permitir el desarrollo de una fauna acuícola con organismos de tamaños considerables (ver por ejemplo Soto *et al.*, 2010b). El Miembro Rivera, con sus facies netamente eólicas, muestra un mayor grado de aridez, en donde es muy probable que los cuerpos de agua del Jurásico fueran disminuyendo su importancia, a medida que se desarrollaban campos de dunas eólicas gigantescas que abarcaron miles de km².

Muchos autores han discutido acerca de cuánta humedad es necesaria para que una huella se genere y consolide (ver por ejemplo Allen, 1997; Avanzini, 1998; Milán & Bromley, 2006; Jackson *et al.*, 2009). Para algunos, este proceso no siempre involucra sustrato sedimentario empapado en agua; existe evidencia que huellas impresas en arena volada por el viento también pueden consolidarse por efecto de una película de niebla o rocío que al evaporarse deje una especie de fina corteza de arena (Thulborn, 1990; Fernandes, 2005). Sin embargo, ese tipo de proceso sería más típico de un clima más árido, similar al que imperaba en el Cretácico Inferior. Las facies del Miembro Batoví reflejan un clima árido pero con sistemas fluvio-lacustres bien desarrollados. Es muy probable que en ese momento la napa freática se hallase bastante cercana a la superficie, con la consecuente generación de depósitos de interduna de tipo húmedo. Los afloramientos portadores de icnitas CDO I y CDO II son un ejemplo de este tipo. El piso y paredes pronunciadas y bien marcadas de las huellas de las pistas A y B, así como las estructuras de sus bordes, presentan similitudes con los rasgos sedimentarios estudiados por Romano *et al* (2007) y Jackson *et al.* (2009) mediante simulaciones en

laboratorio. Características similares a las observadas en las huellas del afloramiento CDO I se formaron en sustratos sedimentarios no saturados completamente en agua pero si con un contenido de agua mayor al 20%. Una vista en perfil de estas huellas las asemejaría probablemente a las que se muestran en la Figura 3.9b.

Las icnitas de la Formación Tacuarembó representan, hasta el momento, el primer y único registro de icnofósiles de vertebrados para esta formación, así como el primer registro de huellas de vertebrados terrestres para el Uruguay. A esto se suma el hecho de que la mayoría de los sitios fosilíferos con icnitas en Sudamérica están representados por rocas del Cretácico más superior, mientras que las asambleas de huellas más antiguas muestran una preservación pobre a moderada, con pocas excepciones (Apesteguía & Gallina, 2011), por lo que el registro uruguayo tiene gran significancia tanto a nivel temporal como regional.

Bibliografía

- Alexander, R.McN. (1976) Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261: 129 – 130.
- Allen, J.R.L. (1997) Subfossil mammalian tracks (Flandrian) in the Severn Estuary, SW Britain: mechanisms of formation, preservation and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B352: 481-518.
- Apesteguía, S. and Gallina P.A. (2011) Tunasniyoj, a dinosaur tracksite from the Jurassic-Cretaceous boundary of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1): 1-11.
- Avanzini, M. (1998) Anatomy of a footprint: bioturbation as a key to understanding dinosaur walking dynamics. *Ichnos*, 6: 129-139.
- Behrensmeyer, A.K. and Kidwell, S.M. (1985) Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105-119.
- Bird, R.T. (1944) Did *Brontosaurus* ever walk on land? *Natural History*, 53: 60-67.
- Bossi, J. (1966) Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo, 469 pp.
- Bossi, J.; Ferrando, L.A.; Fernández, A.N.; Elizalde, G.; Morales, H.; Ledesma, J.J.; Carballo, E., Medina, E.; Ford, I. y Montaña, J.R. (1975) Carta Geológica del Uruguay, Escala 1: 1.000.000. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Montevideo.

- Bossi, J; Ferrando, L.A.; Montaña, J.; Morales, H.; Campal, N.; Gancio, F.; Piñeiro, D.; Schipilov, A, y Sprechmann, P. (1998) *Carta Geológica del Uruguay*, Escala 1: 500.000. Geoeditores S.R.L., Montevideo.
- Bossi, J. y Navarro, R. (1991) *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 970 pp (tomos 1 y 2).
- Calvo, J. (1999) Dinosaurs and others vertebrales of the Lake Ezequiel Ramos Mexia area, Neuquen – Patagonia, Argentina. En: Tomida, Y.; Rich, T. and Vickers-Rich, P. (eds.) *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs, 15: 13-45.
- Calvo, J. (1991) Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano?), Picun Leufu, Provincia de Neuquen, República Argentina. *Ameghiniana*, 28: 241-258.
- Caorsi, J. y Goñi, J. (1958) Geología Uruguaya. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 37: 1-73.
- Carrano, M.T. and Wilson, J.A. (2001) Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology*, 27(3): 564-582.
- Carvalho, I.S. (2007) Icnofósseis de Vertebrados. En: Carvalho, I. S. y Sequeira Fernandes, A.C. (eds.), *Icnología*. Sociedade Brasileira de Geologia, 58-73.
- Castanera, D.; Barco, J.L.; Díaz-Martínez, I.; Herrero Gascón, J.; Pérez-Lorente, F. and Canudo, J.I. (2011) New evidence of a herd of titanosauriform sauropods from the Lower Berriasian of the Iberian range (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 227-237.

- Coria, R.A. and Cambiaso, A.V. (2007) Ornithischia. En: Gasparini, Z.; Salgado, L. and Coria, R.A. (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, Bloomington, 167-187.
- Da Silva, J.S. (1990) Paleontología de la Formación Tacuarembó (Uruguay) – Avance 1989. *Actas del I Congreso Uruguayo de Geología*, 2: 27-31.
- Díaz-Martínez, I.; Pérez-Lorente, F.; Canudo, J.I. y Pereda-Suberbiola, X. (2008) Causas de la variabilidad en icnitas de dinosaurio y su aplicación en icnotaxonomía. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno*, Burgos, 207-220.
- Diedrich, C. (2004) New important Iguanodontid and Theropod Trackways of the Tracksite Obernkirchen in the Berriasian of NW Germany and megatracksite concept of Central Europe. *Ichnos*, 11: 215-228.
- Delair, J.B. (1989) A history of dinosaur footprint discoveries in the British Wealden. En: Gillette, D.D. and Lockley, M.G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, 19-25.
- Dentzien-Dias, P.C. (2007) Tafonomia dos icnofósseis de vertebrados da Formação Guará (Jurássico Superior), RS, Brasil. Tese de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 92 pp.
- Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L. and Bertoni-Machado, C. (2008) Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guará Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 25: 196-202.
- Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L.; Perea, D.; Goso, C.; Mesa, V.; Godoy, M. e Machado, J.L.F. (2009) Primeira ocorrência de um lençol de areia bioturbado por vertebrados para a porção basal da Formação

Tacuarembó (Membro Batoví), Jurássico Superior, Uruguai.
Paleontología em Destaque, 62: 41-42.

Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L; Scherer, C.M.S. and Lavina, E.L.C. (2007)
The trace fossil record from the Guar Formation (Upper Jurassic?),
southern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, Ro de Janeiro, 65(4): 585-
600.

de Santa Ana, H.; Fernandez Garrasino, C.; Fulfaro, V.J. & Goso Aguilar, C.
(2006) Proyecto para la proteccin ambiental y desarrollo sostenible del
Sistema Acufero Guaran (Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay),
Segundo Informe Geolgico, Consorcio Guaran.

de Santa Ana, H. y Veroslavsky, G. (2003) La tectosecuencia
volcanosedimentaria de la Cuenca Norte del Uruguay. Edad Jursico-
Cretcico Temprano. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martnez, S. (eds),
*Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geologa, Paleontologa y
Recursos Naturales-Mesozoico*. DI.R.A.C., Montevideo, 51-74.

Ellenberg, P. (1972) Contribution  la classification des Pistes de Vertbrs du
Trias: Les types du Stormberg d'Afrique du Sul Palaeovertebrata,
Mmoire Extraordinaire, Laboratoire de Palontologie de Vertbrs,
Montpellier, 104 pp.

Falconer, J.D. (1937) La Formacin de Gondwana del nordeste del Uruguay.
Boletn del Instituto de Geologa y Perforaciones; 23: 1-122.

Falconer, J.D. (1931) Terrenos gondwnicos del departamento de Tacuaremb.
Memoria Explicativa del Mapa Geolgico. *Boletn del Instituto de
Geologa y Perforaciones*, 15: 1-17.

Farlow, J.O. (1992) Sauropod tracks and trackmakers: integrating the
ichnological and skeletal records. *Zubia*, 10: 89–138.

- Farlow, J.O. (1987) *A guide to Lower Cretaceous Dinosaur Footprints and Tracksites of the Paluxy River Valley, Somervell County, Texas*. Baylor University Press, Texas, 50 pp.
- Farlow, J.O. (1981) Estimates of dinosaur speeds from a new trackway site in Texas. *Nature*, 294: 747-748.
- Farlow, J.O.; Dodson, P. and Chinsamy, A. (1995) Dinosaur biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 445-471.
- Farlow, J.O.; Gatesy, S. M.; Holtz, Jr. T.R.; Hutchinson, J.R. and Robinson, J.R. (2000) Theropod Locomotion. *American Zoologist*, 40: 640-663.
- Farlow, J.O., Pittman, J.G., and Hawthorne, J.M. (1989) *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous sauropod footprints from the U. S. Gulf coastal plain. En: D.D. Gillette and M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, 371–394.
- Fastovsky, D.E. and Smith, J.B. (2004) Dinosaur Paleoecology. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. and Osmolska, H. (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 614-626.
- Fernandes, M.A. (2005) *Paleoicnologia em ambientes deserticos: análise da icnocenose de vertebrados da pedreira São Bento (Formação Botucatu, Jurássico Superior – Cretáceo Inferior, Bacia do Paraná), Araraquara, SP*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 198 pp.
- Fernandes, M.A. e Carvalho, I.S. (2008) Novas pegadas de dinossauro Ornithopoda da Formação Botucatu, Bacia do Paraná, SP, Brasil. *Paleontología em Destaque*, Volumen Especial: 93-94.
- Fernandes, M.A. e Carvalho, I.S. (2007) Pegadas fósseis da Formação Botucatu (Jurássico Superior – Cretáceo Inferior): O registro de um Icnofósiles de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano) de Uruguay

grande dinossauro Ornithopoda na Bacia do Paraná. En: Carvalho, I.S. (ed.coord.), *Paleontología: Cenários de Vida*, Editora Interciência, Río de Janeiro, 425-432.

Fernandes, A.C.S.; Carvalho, I. S. y Agostinho, S. (2007) Icnofósseis: conceitos gerais. En: Carvalho, I.S. y Fernandes, A.C.S. (eds.), *Icnología*, Sociedade Brasileira de Geologia, 8-23.

Fernandes, M.A.; Carvalho, I.S. and Giuseppe, L. (2008) Theropod dinosaur footprints from the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paraná Basin, São Paulo State, Brazil. *Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, p 89.

Fernandes, A.C.S.; Carvalho, I.S e Netto, R.G. (1990) Icnofósseis de Invertebrados da Formação Botucatu, São Paulo (Brasil). *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(1): 45-49.

Fernandes, M.A.; Fernandes, L.B.R. e Souto, P.R.F. (2004) Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paraná Basin, São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontología*, 7(2): 263-268.

Fernandes, A.C.S.; Netto, R.G. e Carvalho, I.S. (1988) O icnogênero *Taenidium* na Formação Botucatu. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 60(4): 493.

Ferrando, L.; Andreis, R.R. y Montaña, J. (1987) Estratigrafía del Triásico-Jurásico uruguayo en la Cuenca del Paraná. *Atas do III Simposio Sul-Brasileiro de Geologia*, SBG, Curitiba, 1: 373-378.

Ferrando, L. y Andreis, R.R. (1986) Nueva estratigrafía en el Gondwana de Uruguay. *Actas del Primer Congreso Latinoamericano de Hidrocarburos*, ARPEL, Buenos Aires, 295-323.

- Ferrando, L. y Montaña, J. (1987) Hipótesis preliminar sobre la evolución paleogeográfica de la Cuenca de Paraná en el Uruguay. *Atas do III Simposio Sul-Brasileiro de Geologia*, SBG, Curitiba, 1: 393-400.
- Ferrusquía-Villafranca, I.; Bravo-Cuevas, V.M. and Jiménez-Hidalgo, E. (2007) The Xochitlapilco Dinosaur Ichnofauna, Middle Jurassic of Oaxaca, Southeastern Mexico: Description and Paleontologic Significance. *Contributions in Science*, Serial Publication of the Natural History Museum of Los Angeles County, 515: 1–40.
- Franca, A.B.; Milani, E.J.; Schneider, R.L.; López-Paulsen, O.; López, J.M.; Suárez-Soruco, R.; de Santa Ana, H.; Weins, F.; Ferreiro, O.; Rossello, E.A.; Bianucci, E.H.; Aramayo-Flores, R.F.; Vistalli, M.C.; Fernández-Seveso, F.A.; Fuenzalida, R.P. and Muñoz, N. (1995) Phanerozoic correlation in Southern South America. En: Tankard, A.J.; Suárez-Soruco, R. and Welsink, H.J. (eds.), *Petroleum Basins of South America*, American Association Petroleum Geologists Memoir, 62: 129-161.
- Fortier, D.; Perea, D. and Schultz, C. (2011) Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S257-S272.
- García-Ramos, J.C.; Piñuela, L. y Lires, J. (2001) Método de estudio de icnitas de dinosaurios y su interpretación. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 9(2): 154-159.
- Gatesy, S.M. (2003) Direct and indirect track features: what sediment did a dinosaur touch? *Ichnos*, 10: 91-98.
- Gierlinski, G. (1991) New dinosaur ichnotaxa from the Early Jurassic of the Holy Cross Mountains, Poland. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 85: 137-148.

- González Riga, B.J. (2011) Speeds and stance of titanosaur sauropods: analysis of Titanopodus tracks from the Late Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Annals da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1): 1-12.
- González Riga, B.J. and Calvo, J.O. (2009) A new wide-gauge sauropod track site from the Late Cretaceous of Mendoza, Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology*, 52(3): 631-640.
- Henderson, D.M. (2006) Burly gaits: centers of mass, stability and the trackways of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 907–921.
- Henderson, D.M. (2003) Footprints, trackways, and hip heights of bipedal dinosaurs – testing hip height predictions with computer models. *Ichnos*, 10: 99-114.
- Hendricks, A. (1981) Die Saurierfährten von Münchehagen bei Rehburg-Loccum (NW-Deutschland). *Abhandlung, Naturkunde Münster*, 43: 1-22.
- Herbst, R. y Ferrando, L.A. (1985) *Cyzicus (Lioestheria) ferrandoi* n.sp. (Conchostraca, Cyzicidae) de la Formación Tacuarembó (Triásico Superior) de Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 16(1): 29-47.
- Hitchcock, E. (1848) An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and especially of New England. *Memoir of the American Academy of Arts and Sciences*, 2(III):129–256.
- Jackson, S.J.; Whyte, M.A. and Romano, M. (2009) Laboratory-controlled simulations of dinosaur footprints in sand: a key to understanding vertebrate track formation and preservation. *Palaios*, 24: 222-238.

- Joeckel, R.M.; Cunningham, J.M.; Corner, R.G.; Brown, G.W.; Phillips, P.L. and Ludvigson, G.A. (2004) Late Albian Dinosaur Tracks from the Cratonic (Eastern) Margin of the Western Interior Seaway, Nebraska, USA. *Ichnos*, 11: 257-284.
- Lavina, E.L.; Azevedo, S.A.K.; Barberena, M.C. y Fernando, L. (1985) Contribuição à estratigrafia e paleoambiente da Formação Tacuarembó no noroeste do Uruguai. *Pesquisas em Geociências*, 17: 5-23.
- Lavina, E.L. e Scherer, C.M.S. (1997) Arquitetura estratigráfica da sedimentação Neopermiana e Mesozóica na região oeste do estado do Rio Grande do Sul. Implicações na construção do arcabouço cronoestratigráfico da Bacia do Paraná. *Boletim de Resumos do 3º Simpósio sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná*, 33-34.
- Leonardi, G. (1994) *Annotated Atlas of South American Tetrapod footprints (Devonian to Holocene)*. Publicação da Companhia de pesquisa de Recursos Minerais, Brasília, 248 pp.
- Leonardi, G. (ed) (1987) *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Publicação do Departamento Nacional da Produção Mineral, Brasília, 117 pp.
- Leonardi, G. (1984) Le impronte fossili di dinosauri. En: *Sulle ormi de dinosauri*. Erizzo Publishers, Venice, 162-186
- Leonardi, G. (1981) Novo icnogênero de Tetrápode Mesozoico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 53(4): 793-805.
- Leonardi, G. (1977) On a new occurrence of Tetrapod Trackways in the Botucatu Formation in the State of São Paulo, Brazil. *Dusenía*, 10(3): 181-183.

- Leonardi, G.; Carvalho, I.S. and Fernandes, M.A. (2007) The desert ichnofauna from Botucatu Formation (Upper Jurassic-Lower Cretaceous), Brazil. En: Carvalho, I.S. (ed.coord.), *Paleontología: Cenários de Vida*, Editora. Interciência, Río de Janeiro, 379-391.
- Leonardi, G. and Oliveira, F.H. (1990) A revision of the Triassic and Jurassic tetrapod footprints of Argentina and a new approach on the age and meaning of the Botucatu Formation footprints (Brazil). *Revista Brasileira de Geociências*, 20 (1-4): 216-229.
- Lim, S.K.; Lockley, M.G.; Yang, S.Y.; Fleming, R.F. and Houck, K.A. (1994) Preliminary report on sauropod tracksite from the Cretaceous of Korea. *Gaia*, 10: 109–117.
- Lockley, M.G. (2002) *A guide to the fossil footprints of the world*, University of Colorado, Dinosaur Trackers and The Friends of Dinosaur Ridge, Morrison, Colorado, 124 pp.
- Lockley, M.G. (2001) Trackways – dinosaur locomotion. En: Briggs, D.E.G. and Crowther, P. (eds.), *Paleobiology: a synthesis*, Blackwell, Oxford, 412-416.
- Lockley, M.G. (1998) The vertebrate track record. *Nature*, 396: 429-432.
- Lockley, M.G. (1997) The paleoecological and paleoenvironmental utility of dinosaur tracks. En: Farlow, J.O. and Brett-Surman, M.K. (eds.), *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington, 554-578.
- Lockley, M.G. (1994) Dinosaur ontogeny and population structure: interpretations and speculations based on fossil footprints. En: Carpenter, K.; Hirsch, K.F. and Horner, J.R. (eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge University Press, New York, 347-365.

- Lockley, M.G. (1991) *Tracking Dinosaurs*. Cambridge University Press, New York, 238 pp.
- Lockley, M.; Farlow, J.O. and Meyer, C.A. (1994a) *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia*, 10: 135-145.
- Lockley, M.G.; García-Ramos, J.C.; Piñuela, L. and Avanzini, M. (2008) A review of vertebrate track assemblages from the Late Jurassic of Asturias, Spain with comparative notes on coeval ichnofaunas from the western USA: implications for faunal diversity in siliciclastic facies assemblages. *Oryctos*, 8: 53-70.
- Lockley, M. and Hunt, A.P. (1995) *Dinosaur Tracks and other fossil footprints of the Western United States*. Columbia University Press, New York, 337 pp.
- Lockley, M.G. and Matsukawa, M. (1999) Some observations on trackway evidence for gregarious behavior among small bipedal dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150(1-2): 25-31.
- Lockley, M.G.; Meyer, C.A.; Hunt, A.P. and Lucas, S.G. (1994b) The distribution of sauropod tracks and trackmakers. *Gaia*, 10: 233-248.
- Lockley, M.G.; Nadon, G. and Currie, P.J. (2010) A Diverse Dinosaur-Bird Footprint Assemblage from the Lance Formation, Upper Cretaceous, Eastern Wyoming: Implications for Ichnotaxonomy. *Ichnos*, 11(3-4): 229-249.
- Lockley, M.G. and Rice, A. (1990) Did “*Brontosaurus*” ever swim out to sea?: evidence from brontosaurus and other dinosaur footprints. *Ichnos*, 1: 81-90.

- Lockley, M. G.; Santos, V. F.; Meyer, C. and Hunt, A. P. (1998) A new dinosaur tracksite in the Morrison Formation, Boundary Butte, Southeastern Utah. *Modern Geology*, 23: 317-330
- Lockley, M.G.; Schulp, A.S.; Meyer, C.A.; Leonardi, G. and Kerumba Mamani, D. (2002) Titanosaurid trackways from the Upper Cretaceous of Bolivia: evidence for large manus, wide-gauge locomotion and gregarious behaviour. *Cretaceous Research*, 23: 383-400.
- Lockley, M.G.; Wright, J.L.; White, D.; Li., J.; Feng, L.; Li, H. and Matsukawa, M. (2002) The first sauropod trackways from China. *Cretaceous Research*, 23: 363–381.
- Lucas, S.G.; Sullivan, R.M.; Jasinski, S. E. and Ford, T.L. (2011) Hadrosaur footprints from the Upper Cretaceous Fruitland Formation, San Juan Basin, New Mexico, and the ichnotaxonomy of large ornithopod footprints. En: Sullivan *et al.* (eds), *Fossil Record 3*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin (53): 357-362.
- Martin, R.E. (1999) *Taphonomy: a process approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 508 pp.
- Martínez, S. and Figueiras, A. (1991) Two new Mesozoic species of *Diplodon* (Bivalvia: Hyriidae) from Uruguay. *Walkerana*, 5(14): 217-223.
- Martínez, S.; Figueiras, A. and Da Silva, J.S. (1993) A new Unionoid (Mollusca, Bivalvia) from the Tacuarembó Formation (Upper Triassic-Upper Jurassic), Uruguay. *Journal of Paleontology*, 67(6): 962-965.
- Mateus, O. and Milan, J. (2008) Ichnological evidence for giant ornithopod dinosaurs in the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Oryctos*, 8: 47-52.

- Mazzetta, G.V. and Blanco, E.R. (2001) Speeds of dinosaurs from the Albian-Cenomanian of Patagonia and sauropod stance and gait. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(2): 235-246.
- Mesa, V., Perea, D., Soto, M., Toriño, P. y Lecuona, G. (2011) Icnitas de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano): nuevos hallazgos. *Resúmenes del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, San Juan, CD.
- Mesa, V. y Perea, D. (2010) Primer registro de huellas fósiles de saurópodos (una pista “*narrow gauge*”) en la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay. *Resúmenes del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía –VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, p 185.
- Meyer, C.A.; Lockley, M.G.; Robinson, J.W. and Santos, V.F. (1994) A comparison of well preserved sauropod tracks from the Late Jurassic of Portugal and the Western United States: evidence and implications. *Gaia*, 10: 57–64.
- Meyer, C.A. and Thüring, B. (2003) The first Iguanodontid dinosaur tracks from the Swiss Alps (Schrattenkalk Formation, Aptian). *Ichnos*, 10: 221-228.
- Milán, J. and Bromley, R.G. (2006) True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 231: 253-264.
- Milani, E.J. (2004) Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. En: Mantesso-Neto, V.; Bartorelli, A.; Carneiro, C.D.R. e Brito Neves, B.B. (org.), *Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da Obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Editora Beca, São Paulo, 265-279.

- Milani, E.J. and Thomaz Filho, A. (2000) Sedimentary Basins of South America. En: Cordani, U.G.; Milani, E.J.; Thomaz Filho, A. and Campos, D.A. (eds.), *Tectonic Evolution of South America*, Edição especial do 31st International Geological Congress, 389-449.
- Mones, A. (1980) Nuevos elementos de la Paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodylia & Dinosauria). *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Buenos Aires, (1): 265-277.
- Mones, A. and Figueiras, A. (1981) A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations of Uruguay. En: Cresswell, M.M. and Vella, P. (eds.), *Gondwana V*. Balkema, Rotterdam, 47-52.
- Moratalla, J.J.; García-Mondéjar, J.; Santos, V.F.; Lockley, M.G.; Sanz, J.L. and Jiménez, S. (1994) Sauropod trackways from the Lower Cretaceous of Spain. *Gaia*, 10: 75-84.
- Moratalla, J.J.; Sanz, J.L. and Jimenez, S. (1988) Multivariate analysis on Lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios*, 21: 395-408.
- Moreno, K & Benton, M. (2005) Occurrence of sauropod dinosaur tracks in the Upper Jurassic of Chile (redescription of *Iguanodonichnus frenki*). *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 253-257.
- Muzio, R. (2003) El magmatismo mesozoico en Uruguay y sus recursos minerales. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. (eds), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales-Mesozoico*. D.I.R.A.C., Montevideo, 75-100.
- Padula, E. and Mingramm, A. (1969) Sub-surface Mesozoic red-beds of the Chaco-Mesopotamian region, Argentina and their relatives in Uruguay

and Brazil. En: Unesco (ed), *Gondwana Stratigraphy*. IUGS Symposium, Buenos Aires, 2: 1053-1071.

Perea, D. y Martínez, S. (2003) La Formación Tacuarembó: su fauna y su edad Jurásico Tardío-Cretácico Temprano. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. (eds), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales-Mesozoico*. DI.R.A.C., Montevideo, 101-112.

Perea, D., Soto, M., Veroslavsky, G., Martínez, S. and Ubilla, M. (2009) A Late Jurassic fossil assemblage in Gondwana: Biostratigraphy and correlations of the Tacuarembó Formation, Parana Basin, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 28: 168-179.

Perea, D.; Ubilla, M. and Rojas, A. (2003) First report of theropods from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Uruguay. *Alcheringa*; 27: 79-83.

Perea, D.; Ubilla, M.; Rojas, A. and Goso, C. (2001) The West Gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus* and the Late Jurassic-Early Cretaceous age of the Tacuarembó Formation, Uruguay. *Palaeontology*, 44: 1227-1235.

Pimenta, B.C.M.P. e Fernandes, M.A. (2010) Ocorrência de *Hexapodichnus* sp. Em arenitos da Formação Botucatu, Jurássico-Cretáceo da Bacia do Paraná (Araraquara, São Paulo, Brasil). *Resúmenes del Simposio Latinoamericano de Icnología*, São Leopoldo, RS, p 50.

Platt, B.F. and Hasiotis, S.T. (2006) Newly discovered sauropod dinosaur tracks with skin and foot-pad impressions from the Upper Jurassic Morrison Formation, Bighorn Basin, Wyoming, U.S.A. *Palaos*, 21: 249 – 261.

Romano, M.; Whyte, M.A. and Jackson, S.J. (2007) Trackway Ratio: A New Look at Trackway Gauge in the Analysis of Quadrupedal Dinosaur

Trackways and its Implications for Ichnotaxonomy. *Ichnos*, 14: 257 – 270.

Romero Molina, M.M.; Pérez-Lorente, F. y Rivas Carrera, P. (2003) Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: F. Pérez-Lorente (coord.), *Dinosaurios y otros reptiles Mesozoicos en España*, Ciencias de la Tierra, 26: 13-32.

Romilio, A. and Salisbury, S.W. (2010) A reassessment of large theropod dinosaur tracks from the mid-Cretaceous (late Albian-Cenomanian) Winton Formation of Lark Quarry, central-western Queensland, Australia: A case for mistaken identity. *Cretaceous Research*, 32(2): 135-142.

Santos, V.F.; Moratalla, J.J. and Royo-Torres, R. (2009) New sauropod trackways from the Middle Jurassic of Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(3): 409-422.

Sarjeant, W.A.S. (1990) A name for the trace of an act: approaches to the nomenclature and classification of fossil vertebrate footprints. En: Carpenter, K. and Currie, P.J. (eds.), *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*. Cambridge University Press, Cambridge, 299-307

Sarjeant, W.A.S. (1989) "Ten Paleoichnological Commandments": A standardized procedure for the description of fossil vertebrate footprints. En: D.D. Gillette and M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, 369-370.

Sarjeant, W.A.S.; Delair, J.B. and Lockley, M.G. (1998) The footprints of Iguanodon: a history and taxonomic study. *Ichnos*, 6: 183-202.

Schen, Y.; Gallego, O.F. and Martínez, S. (2004) The conchostracan subgenus *Ortheastheria (Migransia)* from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-

?Early Cretaceous, Uruguay) with notes on its geological age. *Journal of South American Earth Sciences*, 16: 631-638.

Scherer, C.M.S. (2000) Eolian dunes of the Botucatu Formation (Cretaceous) in Southernmost Brazil: morphology and origin. *Sedimentary Geology*, 137: 63–84.

Scherer, C.M.S.; Faccini, U.F. e Lavina, E.L. (2000) Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. En: Holz, M., De Ros, L.F. (eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*, Editora da Universidade/ UFRGS, Porto Alegre, 335–354.

Scherer, C.M.S. and Lavina, E.L.C. (2006) Stratigraphic evolution of a fluvial–eolian succession: The example of the Upper Jurassic—Lower Cretaceous Guar and Botucatu formations, Paran Basin, Southernmost Brazil. *Gondwana Research*, 9: 475-484.

Scherer, C.M.S. and Lavina, E.L.C. (2005) Sedimentary cycles and facies architecture of aeolian–fluvial strata of the Upper Jurassic Guar Formation, Southern Brazil. *Sedimentology*, 52: 1323–1341.

Schult, M.F. and Farlow, J.O. (1992) Vertebrate Trace Fossils. En: Maples, C.G. and West, R.R. (eds.), *Trace Fossils*, Short Courses in Paleontology, 5: 34-63.

Simpson, S. (1975) Trace Fossil Classification. En: Frey, R.W. (ed.), *The Study of Trace Fossils: a synthesis of principles, problems and procedures in Ichnology*, Springer-Verlag, New York, 39-54.

Soto, M. (2004) *Los vertebrados fsiles de la Formaci Tacuaremb: implicancias geocronolgicas, paleobiogeogrficas y paleoecolgicas*. Trabajo para la obtencin del grado, 92 pp.

- Soto, M.; De Carvalho, M.S.S.; Maisey, J.G.; Perea, D. and Da Silva, J. (2012a) Coelacanth remains from the Late Jurassic-?earliest Cretaceous of Uruguay: the southernmost occurrence of the Mawsoniidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(3): 530-537.
- Soto, M. and Perea, D. (2010) Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematic of Gondwanan ceratodontiforms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(4): 1049-1058.
- Soto, M. and Perea, D. (2008) A ceratosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2): 439-444.
- Soto, M.; Perea, D. and Toriño, P. (2012b) New remains of *Priohyodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic-?earliest Cretaceous deposits in Uruguay. *Cretaceous Research*, 35: 118-123.
- Sprechmann, P.; Bossi, J. y Da Silva, J. (1981) Cuencas del Jurásico y Cretácico del Uruguay. En: Volkheimer, W. y Musacchio, E.A. (eds.), *Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Comité Sudamericano para el Jurásico y Cretácico, Germano Artes Gráficas, Buenos Aires, 239-270.
- Sternberg, C.M. (1926) Dinosaur tracks from the Edmonton Formation of Alberta. *Canadian Museum Bulletin, Geological Series*, 44: 85-97.
- Takashima, R.; Nishi, H.; Huber, B.T. and Leckie, R.M. (2006) Greenhouse world and the Mesozoic ocean. *Oceanography*, 19(4):82–92.
- Thulborn, R.A. (1994) Ornithopod dinosaur tracks from the Lower Jurassic of Queensland. *Alcheringa*, 18: 247-258.
- Thulborn, T. (1990) *Dinosaur Tracks*, Chapman & Hall, London, 410 pp.

- Thulborn, R. A. (1989) The gaits of dinosaurs. En: D.D. Gillette and M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, 39–50.
- Thulborn, R.A. and Wade, M. (1979) Dinosaur stampede in the Cretaceous of Queensland. *Lethaia*, 12: 275-279.
- Ubilla, M.; Veroslavsky, G. y Martínez, S. (2003) El Mesozoico. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. (eds), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales-Mesozoico*. D.I.R.A.C., Montevideo, 11-32.
- Verde, M. y Perea, D. (2008) Icnofósiles. En: Perea, D. (ed.), *Fósiles del Uruguay*, D.I.R.A.C., Montevideo, 135-163.
- Walther, K. (1911) Über permotriassische Sandsteine und Eruptivdecken aus der Norden der Republik Uruguay. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie*, 31: 575–609.
- Walther, K. (1933) Restos de un pez ganoide de gran tamaño, proveniente del Neogondwana uruguayo. *Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones*, 19: 65-72.
- Wildner, W.; Ramgrab, G.E.; Lopes, R.; Carlos Moacyr e Iglesias, C.M.F. (2008) Mapa Geológico do Estado do Rio Grande do Sul, escala 1:750.000, Projeto Mapas Estaduais, CPRM, Porto Alegre , versión digital.
- Wilson, J.A. (2005) Integrating ichnofossil and body fossil records to estimate locomotor posture and spatiotemporal distribution of early sauropod dinosaurs: a stratocladistic approach. *Paleobiology*, 31(3): 400-423.

Wilson, J.A. and Carrano, M.T. (1999) Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25: 252–267.

Wright, J.L. (2005) Steps in understanding sauropod biology: the importance of sauropod tracks. En: Curry Rogers, K.A. and Wilson, J. A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 252-284.

Anexos

Láminas



a



b

Lámina I: Fotografías mostrando alguna de las metodologías aplicadas en el estudio y preservación de las huellas fósiles de la Formación Tacuarembó. **a:** Realización de un calco en nylon a escala real de la pista A del afloramiento CDO I. **b:** Limpieza y extracción de relleno de huellas de la misma pista.



a



b

Lámina II: Etapas de trabajo en campo de realización de moldes utilizados para elaborar las réplicas depositadas en Facultad de Ciencias. **a:** Elaboración de moldes de látex, blandos, que conservan una impresión de la superficie interna y bordes de la huella. **b:** elaboración de moldes rígidos con resina y fibra de vidrio. Técnico: Gustavo Lecuona.



a



b

Lámina III: Aplicación de cianoacrilato en las huellas a efectos de proveerles mayor resistencia y evitar rotura de bordes. Este tratamiento se realizó en las pistas A y B y en la huella C del afloramiento CDO I. **a:** proceso de limpieza y aplicación; **b:** huellas una vez aplicado el producto.



a



b

Lámina IV: Huella de ornitópodo C. **a:** fotografía de huella limpiada; **b:** huella con aplicación de cianoacrilato a efectos de evitar una mayor degradación del material debido al pasaje de vehículos sobre ella.

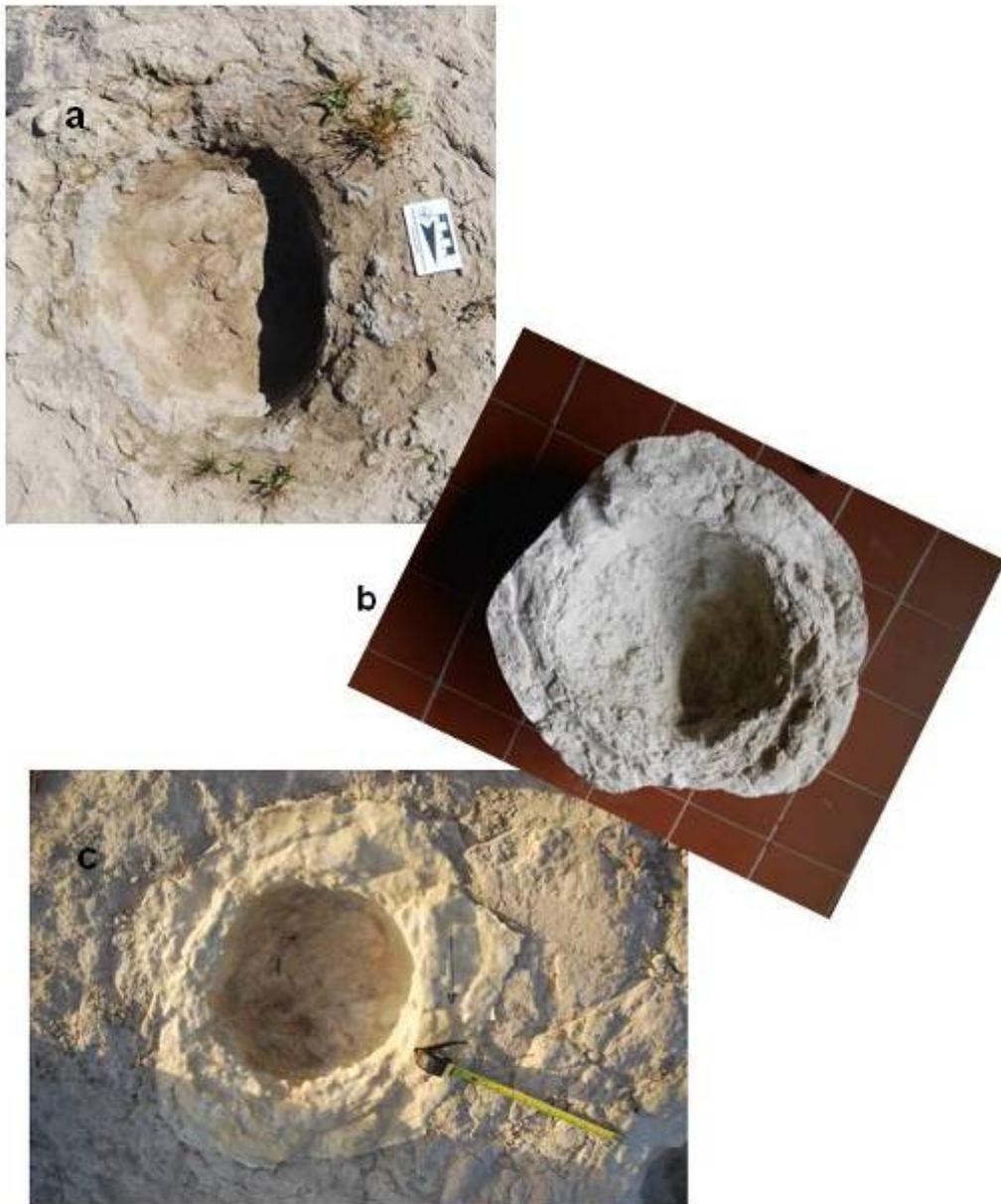


Lámina V: Huella A₁₃ de la pista saurópoda A (afloramiento CDO I). **a:** Fotografía de la huella, sin relleno; **b:** réplica de la misma, parte del lote FC - DPV 2697 depositado en la colección de Facultad de Ciencias; **c:** fotografía de la huella con el molde de látex, secándose. Cinta métrica extendida 35 cm.

Tablas

Tabla I: Medidas de **FL** y **FW** para cada huella de la pista A y cálculo correspondiente del **SI**. Las medidas se hallan en cm. En la última fila se brindan las medias. Abreviaciones: **FL** = largo de la huella; **FW** = ancho de la huella; **SI** = índice de tamaño de la huella.

Huella	FL (cm)	FW (cm)	SI (cm)
A₁	45.0	24.0	32.9
A₂	49.0	41.0	44.8
A₃	58.0	42.0	49.4
A₄	70.0	57.0	63.2
A₅	50.0	56.0	52.9
A₆	58.0	55.0	56.5
A₇	63.0	45.0	53.2
A₈	55.0	54.0	54.5
A₉	52.0	35.0	42.7
A₁₀	65.0	63.0	64.0
A₁₁	55.0	48.0	51.4
A₁₂	54.0	52.0	53.0
A₁₃	45.0	45.0	45.0
A₁₄	50.0	37.0	43.0
A₁₅	54.0	51.0	52.5
A₁₆	48.0	41.0	44.4
Media	54.4	46.6	50.2

Tabla II: Cálculo de parámetros **WP**, **P**, **OP**, **S**, **ETW**, **ITW**, **PA** y **PTR** para la pista A. Todas las medidas en cm a excepción del **PA** que se halla en grados y el **PTR** que es un porcentaje. En la última fila se muestran las medias para cada parámetro. Abreviaciones: **WP** = ancho del paso; **P** = [largo del] paso; **OP** = paso oblicuo; **S** = zancada; **ETW** = ancho externo de la pista; **ITW** = ancho interno de la pista; **PA** = ángulo de paso; **PTR** = tasa de ancho de pista. Valores que no pudieron tomarse o que no correspondía tomarlos se representan con “x”.

WP (cm)	P (cm)	OP (cm)	S (cm)	ETW (cm)	ITW (cm)	PA (°)	PTR (%)
50	72.0	88.0	152.0	101.0	2.0	x	32
58	80.0	99.0	165.0	108.0	8.0	108.8	38
57	84.0	102.0	X	114.0	1.0	109.3	X
x	x	x	X	x	x	x	X
x	x	x	X	x	x	x	X
68.0	53.0	86.0	106.0	119.0	14.0	x	42
62.0	78.0	101.0	132.0	107.0	11.0	88.6	46
58.0	58.0	83.0	138.0	108.0	10.0	94.9	41
71.0	76.0	104.0	135.0	126.0	23.0	91.3	39
60.0	66.0	90.0	144.0	117.0	11.0	94.1	47
64.0	71.0	96.0	137.0	117.0	16.0	94.9	43
64.0	76.0	99.0	148.0	115.0	17.0	97.8	42
63.0	67.0	91.0	141.0	116.0	17.0	97.6	35
77.0	70.0	105.0	138.0	128.0	31.0	89.2	34
69.0	58.0	90.0	128.0	112.0	28.0	81.9	41
63.2	69.9	94.9	138.7	114.5	14.5	95.3	40.0

Tabla III: Medidas de **FL** y **FW** para cada huella de la pista B y cálculo correspondiente del **SI**. Las medidas se hallan en cm. En la última fila se brindan las medias. Abreviaciones: **FL** = largo de la huella; **FW** = ancho de la huella; **SI** = índice de tamaño de la huella.

Huella	FL (cm)	FW (cm)	SI (cm)
B ₁	108.0	107.0	107.5
B ₂	110.0	106.0	108.0
B ₃	108.0	107.0	107.5
B ₄	109.0	107.0	108.0
B ₅	109.0	97.0	102.8
B ₆	107.0	96.0	101.4
B ₇	109.0	100.0	104.4
B ₈	95.0	88.0	91.4
B ₉	115.0	108.0	111.4
B ₁₀	116.0	105.0	110.4
B ₁₁	99.0	94.0	96.5
B ₁₂	112.0	107.0	109.5
B ₁₃	123.0	112.0	117.4
B ₁₄	116.0	108.0	111.9
Media	109.7	103.0	106.3

Tabla IV: Cálculo de parámetros **WP**, **P**, **OP**, **S**, **ETW**, **ITW**, **PA** y **PTR** para la pista B. Todas las medidas en centímetros, a excepción del **PA** que se halla en grados y el **PTR** que es un porcentaje. En la última fila se muestran las medias para cada parámetro. Abreviaciones: **WP** = ancho del paso; **P** = [largo del] paso; **OP** = paso oblicuo; **S** = zancada; **ETW** = ancho externo de la pista; **ITW** = ancho interno de la pista; **PA** = ángulo de paso; **PTR** = tasa de ancho de pista.

WP (cm)	P (cm)	OP (cm)	S (cm)	ETW (cm)	ITW (cm)	PA (°)	PTR (%)
73.0	144.0	148.0	229.0	182.5	-44.0	108.0	58
113.3	109.7	142.0	211.0	209.0	-5.0	92.0	51
92.0	106.3	139.0	212.0	171.0	-20.0	90.0	63
103.4	91.0	140.0	211.0	202.0	4.0	101.0	50
81.0	132.0	143.0	198.0	179.5	3.0	94.0	54
94.0	81.2	127.0	184.0	188.0	1.0	100.0	52
82.0	97.0	125.0	191.0	184.5	-12.5	91.0	51
84.0	96.0	123.0	173.0	186.0	0.0	87.0	53
87.0	74.0	126.0	177.0	195.5	-5.0	80.0	54
85.3	94.3	138.0	172.0	196.0	3.0	93.0	51
111.6	79.4	123.0	236.0	205.0	-6.0	74.0	49
100.5	163.5	184.0	186.0	213.0	-10.0	x	51
127.4	36.0	130.0	X	250.0	3.0	x	44
95.0	100.3	137.5	198.3	197.1	-6.8	91.8	52.4

Tabla V: Resultados de los análisis sedimentológicos del relleno de las huellas A₆, A₇, A₈, A₉, A₁₀, A₁₁, A₁₂ y A₁₃. Cada muestra fue secada en estufa a 50°, cuarteada, pesada y tamizada de acuerdo al procedimiento estándar de análisis de sedimentos arenosos.

Huella	Peso Inicial (g)	P [2 mm] (g)	P [1 mm] (g)	P [500 µm] (g)	P [250 µm] (g)	P [125 µm] (g)	P [63 µm] (g)	P [ciego] (g)	Peso Final (g)	Error (%)
A ₆	550.8	23.6	10.2	16.5	136.5	210.8	107	44.1	548.7	0.4
A ₇	1086.2	6.8	5.8	6	302.4	426.7	262.4	107.4	1117.5	-2.9
A ₈	1075	45	13.9	24.7	189.9	500.4	219.7	96	1089.6	-1.4
A ₉	1324.5	109.1	34.9	27.7	336.5	563.6	193.6	69.8	1335.2	-0.8
A ₁₀	1290	20.4	12.2	20.4	320.7	604	241.8	105.5	1325	-2.7
A ₁₁	1335.1	20.9	14.1	26.5	271.8	650.9	259.9	109.2	1353.3	-1.4
A ₁₂	983.1	11.3	5.1	12	224.7	444.4	204.5	83.4	985.4	-0.2
A ₁₃	845.6	40.9	9.3	8.1	160.9	354.8	182.1	88.7	844.8	0.1

Tabla VI: Resultados de los análisis sedimentológicos del relleno de las huellas A₆, A₇, A₈, A₉, A₁₀, A₁₁, A₁₂ y A₁₃ expresados como porcentaje del Peso Inicial. Se muestra la media de cada fracción para todas las huellas.

Huella	P [2 mm] (%)	P [1 mm] (%)	P [500 µm] (%)	P [250 µm] (%)	P [125 µm] (%)	P [63 µm] (%)	P [ciego] (%)
A ₆	4.3	1.9	3.0	24.8	38.3	19.4	8.0
A ₇	0.6	0.5	0.6	27.8	39.3	24.2	9.9
A ₈	4.2	1.3	2.3	17.7	46.5	20.4	8.9
A ₉	8.2	2.6	2.1	25.4	42.6	14.6	5.3
A ₁₀	1.6	0.9	1.6	24.9	46.8	18.7	8.2
A ₁₁	1.6	1.1	2.0	20.4	48.8	19.5	8.2
A ₁₂	1.1	0.5	1.2	22.9	45.2	20.8	8.5
A ₁₃	4.8	1.1	1.0	19.0	42.0	21.5	10.5
media	3.3	1.2	1.7	22.8	43.7	19.9	8.4

Tabla VII: Comparación de medidas y parámetros calculados para huellas de dinosaurios bípedos terópodos de la Formación Botucatu (Brasil) y Formación Tacuarembó (Uruguay). Los datos de materiales brasileños fueron tomados de Fernandes (2005). Los mismos se identifican como Huellas Grupo B. D, E₁ y E₂ representan los materiales uruguayos. En el caso de la huella D no se realizó estimado de la velocidad debido a que se trataba de una huella aislada.

Identificación materiales	FL (cm)	FW (cm)	FL/FW	h (cm)*	v (km/h)**
Huellas Grupo B	10.0	8.7	1.2	55.5	3.0
D	11.0	7.8	1.4	49.5	-
E ₁	10.0	9.0	1.1	45.0	11.0
E ₂	10.0	9.0	1.1	45.0	11.0

Tabla VIII: Comparación de medidas y parámetros calculados para huellas de dinosaurios ornitópodos de la Formación Botucatu (Brasil) y Formación Tacuarembó (Uruguay). Los datos de materiales brasileños fueron tomados de Fernandes (2005). Los mismos se identifican como Huellas Grupo E. En el caso de la huella C (material uruguayo) no se realizó estimado de la velocidad debido a que se trataba de una huella aislada.

Identificación materiales	FL (cm)	FW (cm)	FL/FW	h (cm)*	v (km/h)**
Huellas Grupo E	13.6	13.8	1.0	76.0	3.3
C	18.0	20.0	0.9	89.4	-

* En el presente trabajo se estima el parámetro altura de la cadera como $h = 4.6 \text{ FL}$ mientras que Fernandes (2005) lo estima como $h = 3.49 (1,5 \text{ FL})^{1.02}$.

** En el presente trabajo se estima la velocidad como $v \approx 0.25g^{0.5}S^{1.67}h^{-1.17}$ mientras que Fernandes (2005) lo estima como $v \approx 0.5 h^{0.42}$.

Tabla IX: Comparación de medidas y parámetros calculados para huellas de dinosaurios saurópodos de la Formación Guará (Brasil) y Formación Tacuarembó (Uruguay). Los datos de materiales brasileños fueron tomados de Dentzien-Dias *et al.* (2008). Los mismos se identifican con las siglas SLCP (Santana do Livramento, Cerro Palomas, en referencia a la localización geográfica). Las pistas A y B representan los materiales uruguayos.

Identificación materiales	FL (cm)*	FW (cm)	S (cm)	WP (cm)	PA (°)
Pista Norte SLCP	50	-	130	110	56
Pista Sur SLCP	50	-	150	60	107
Pista A	54.4	46.6	138.7	63.2	95.3
Pista B	109.7	103.0	198.3	95	91.8

* Dentzien-Dias *et al.* (2008) brindan valores de diámetro promedio para las pistas Norte y Sur; no existen valores de largo y ancho. A efectos de la comparación, se consideran como **FL** en la Tabla IX.

Cálculo de parámetros

Cálculo del parámetro h

h = factor de corrección x **FL**

Saurópodos:

Factor de corrección para saurópodos en el rango 4.0 a 5.9

Saurópodo A

FL media = 54.5 cm

$h_{mín} = 4.0 \times \mathbf{FL} = 217.6$ cm

$h_{máx} = 5.9 \times \mathbf{FL} = 321.0$ cm

Error = 51.7 cm

$h_{media} = 269.3 \pm 51.7$ cm

Saurópodo B

FL media = 109.7 cm

$h_{máx} = 4.0 \times \mathbf{FL} = 438.8$ cm

$h_{mín} = 5.9 \times \mathbf{FL} = 647.2$ cm

Error = 104.2 cm

$h_{media} = 543.0 \pm 104.2$ cm

Terópodos:

Factor de corrección para terópodos pequeños es 4.5

Terópodo D

FL = 11 cm

$h = 4.5 \times \mathbf{FL} = 49.5$ cm

Terópodo E

FL = 10 cm

$h = 4.5 \times \mathbf{FL} = 45$ cm

Ornitópodos:

Factor de corrección para ornitópodos pequeños es 4.8

Ornitópodo C

FL = 18 cm

$h = 4.8 \times \mathbf{FL} = 86.4$ cm

Cálculo de S/h para determinar modo de desplazamiento

Saurópodo A:

$$\mathbf{S\ media} = 1.39 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 3.2 \text{ m}$$

$$\mathbf{S/h} = 0.43$$

Caminata

Saurópodo B:

$$\mathbf{S\ media} = 1.98 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 6.47 \text{ m}$$

$$\mathbf{S/h} = 0.31$$

Caminata

Terópodo E:

$$\mathbf{S\ media} = 0.84 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 0.45 \text{ m}$$

$$\mathbf{S/h} = 1.87$$

Caminata

Cálculo de velocidad v (m/s)

$$\mathbf{v} \approx 0.25g^{0.5} \mathbf{S}^{1.67} \mathbf{h}^{-1.17}$$

Saurópodo A:

$$\mathbf{S\ media} = 1.39 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 3.2 \text{ m}$$

$$\mathbf{v} = 0.35 \text{ m/s}$$

Saurópodo B:

$$\mathbf{S\ media} = 1.98 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 6.47 \text{ m}$$

$$\mathbf{v} = 0.28 \text{ m/s}$$

Terópodo E:

$$\mathbf{S\ media} = 0.84 \text{ m}$$

$$\mathbf{h\ media} = 0.45 \text{ m}$$

$$\mathbf{v} = 1.49 \text{ m/s}$$

