

ANÁLISIS DE HUELLAS DE VERTEBRADOS EN LA FORMACIÓN ALLEN, VALLE DE LA LUNA AMARILLO, PASO CÓRDOBA, RÍO NEGRO, ARGENTINA



Licenciatura en Paleontología TRABAJO FINAL DE GRADO

Tesista: Imanol Figueredo Vieyra

Directora: Silvina de Valais

Co-Director: Paolo Citton

Universidad Nacional de Río Negro (UNRN)
Instituto de Investigación en Geología y Paleontología (IIPG; CONICET-UNRN)

Junio 2025

ÍNDICE:

RESUMEN.....	4
ABSTRACT	5
AGRADECIMIENTOS	6
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. Objetivo general.....	10
1.2. Objetivos específicos	10
1.3. Hipótesis.....	10
2. MATERIALES Y MÉTODOS	11
2.1. Materiales	11
2.2. Metodología	12
2.2.1. Tareas de gabinete previo a las tareas de campo	12
2.2.2. Tarea de campo.....	12
2.2.3. Tareas de gabinete posteriores a las tareas de campo	14
3. MARCO GEOLÓGICO.....	18
3.1. Contexto regional de la Cuenca Neuquina	18
3.2. Geología del ANPPC.....	18
3.3. Paleontología del ANPPC.....	20
3.3.1. Restos corpóreos	20
3.3.2. Huellas de vertebrados y otras trazas	21
4. RESULTADOS	22
4.1. Descripción del perfil sedimentológico.....	22
4.2. Registro icnológico	26
4.2.1. Huellas de vertebrados	26
Huellas avianas indeterminadas	27
Huellas sauropodias indeterminadas	28
Huellas tridáctilas indeterminadas tipo A.....	30
Huellas tridáctilas indeterminadas tipo B	31
4.2.2. Dirección de las huellas	32
4.2.3. Trazas de invertebrados	34
5. DISCUSIONES	36
5.1. Aspectos paleobiológicos.....	36
5.1.1. Registro icnológico de vertebrados de la Formación Allen en ANPPC	36

5.1.2. Paleocomunidad de vertebrados de la Formación Allen en ANPPC	38
5.1.3. Interpretación comportamental de la paleocomunidad	39
5.1.4. Comparación con otros sitios portadores similares	40
5.1.5. Icnocenosis del sitio.....	41
5.1.6. Interpretación paleoambiental del sitio	42
6. CONCLUSIONES.....	44
7. REFERENCIAS BIBLIOGRAFÍA	46

RESUMEN

El Área Natural Protegida de Paso Córdoba, ubicada en la provincia de Río Negro, Argentina, es mundialmente conocida por su diverso y abundante registro paleontológico. En los últimos años, el estudio de los hallazgos icnológicos ha tenido un importante crecimiento. En el presente Trabajo Final de Grado, se estudió una localidad del área previamente mencionada, el sitio Calvo, ubicada en el cañadón de la Tranquera, en inmediaciones del Valle de la Luna Amarillo. El sitio presenta una superficie de aproximadamente 50 m² que preserva abundantes huellas de vertebrados, en niveles basales del miembro inferior de la Formación Allen (Grupo Malargüe, Cuenca Neuquina). Allí se han preservado al menos cuatro tipos diferentes de huellas de vertebrados, cada uno vinculado a un grupo taxonómico de productores. El primer grupo de improntas incluye a las huellas avianas indeterminadas de tipo *shorebirds* y se caracterizan por ser tridáctilas con impresiones de dígitos delgados y separados por ángulos amplios, simetría lateral y aspecto general delicado y de pequeño tamaño. El segundo grupo de huellas corresponde a un cuadrúpedo, y se caracterizan por presentar improntas de manos con forma arriñonada, pentadáctilas, simetría lateral, impresiones de dígitos gruesos y sin presencia de improntas de garras; e improntas de pies subcircular, con impresiones de dígitos con garras recurvadas lateralmente. Por su morfología, estas huellas son vinculadas con dinosaurios saurópodos titanosaurios. El tercer y cuarto grupos corresponden a huellas tridáctilas con simetría lateral, más largas que anchas e improntas de dígitos cerrados con garras acuminadas. Algunas de las huellas, referidas aquí como tridáctilas indeterminadas tipo A, presentan el borde posterior de la palma redondeado e improntas de dígitos gruesos y cortos y son asociadas a dinosaurios ornitópodos hadrosaurios. Las otras, denominadas como tridáctilas indeterminadas tipo B, presentan el borde posterior de la palma semitriangular e improntas de dígitos esbeltos y alargados, y se las asigna a dinosaurios terópodos de mediano tamaño. La superficie podría estar representando una icnocenosis, cuyos productores formaban parte de una paleocomunidad y habrían concurrido el sitio para permanecer en ella o desplazarse de una zona a otra sin una direccionalidad aparente. Los grupos taxonómicos referidos a los posibles productores se encuentran comprendidos dentro de la asociación Alleniana. El sitio se correspondería con un paleoambiente de una planicie de inundación de depositación cíclica con presencia de ondulitas simétricas, abundante evidencia de formación de ESIAM y trazas de invertebrados, representadas por abundantes especímenes de *Skolithos* isp. y un único ejemplar referido como cf. *Ophiomorpha* isp. De esta forma, este sitio y su registro icnológico complementan la icnofauna conocida de este intervalo estratigráfico.

ABSTRACT

The Área Natural Protegida de Paso Córdoba, located in the Río Negro province, is world-renowned for its diverse and abundant paleontological record. In recent years, the study of ichnological discoveries has experienced significant growth. In this Final Degree Project, a previously known locality within the area was studied, the Calvo site, in the Cañadón de la Tranquera, near Valle de la Luna Amarillo. The site displays an approximately 50 square meters surface, which preserves abundant vertebrate footprints in basal levels of the lower member of the Allen Formation (Malargüe Group, Neuquén Basin). At this site, at least four different types of vertebrate footprints have been preserved, each linked to a specific taxonomic group of producers. The first group of imprints includes indeterminate shorebird-type avian footprints, characterized by being tridactyl with narrow, separated digit impressions, wide angles, lateral symmetry, and a delicate, small-sized overall appearance. The second group corresponds to quadruped individuals and it is characterized by handprints with kidney-shaped, pentadactyl, laterally symmetrical impressions, with thick digital impressions with no claw traces, and subcircular foot impressions featuring digits with laterally recurved claw traces. Morphologically, these tracks are linked to sauropod titanosaurs. The third and fourth groups consist of tridactyl footprints with lateral symmetry, longer than wide, with a semi-triangular posterior border, and closed digit impressions with acuminate claws. Some of these footprints, referred to here as indeterminate tridactyl Type A, show impressions of thick, short digits and are associated with hadrosaurid ornithopod dinosaurs. The other group, called indeterminate tridactyl Type B, presents slender, elongated digit impressions and is attributed to medium-sized theropod dinosaurs. The surface may represent an ichnocenosis, with producers that were likely part of a paleocommunity either visiting the site to remain there or moving from one area to another without an apparent directionality. The taxonomic groups mentioned as possible producers are classified within the Allenian association. This site likely corresponds to a paleoenvironment of a floodplain with cyclical deposition, characterized by the presence of symmetrical ripple marks, abundant evidence of MISS formation, and traces of invertebrates, represented by numerous specimens of *Skolithos* isp. and a single specimen referred to as cf. *Ophiomorpha* isp. Thus, this site and its ichnological record complement the known ichnofauna of this stratigraphic interval.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis directores Silvina de Valais y Paolo Citton que, con mucha cordialidad y paciencia, me brindaron un espacio de su tiempo para guiarme y enseñarme. Pese a las complicaciones personales que tuvieron mis directores, y que los molestara en pleno fin de semana, ellos siempre me aconsejaron y enseñaron sin ningún problema. Por todo lo previamente dicho, les digo que, de corazón, les agradezco mucho su ayuda y apoyo.

Reconocer a mi familia (mamá, papá, hermana, abuelos, tíos y primos) que, pese a las adversidades surgidas en estos años y hasta meses, siempre me apoyaron con un mensajito o una videollamada, dándome ánimos. También con sus visitas esporádicas (donde terminamos limpiando el departamento, saliendo a comprar comida porque no tenía nada/estaba en mal estado o yendo a tomar mates a algún lado para sacarme del encierro), encomiendas y muchas otras actividades o detalles pequeños que me alegraban el día y el alma. Gracias por estar ahí y demostrarme que, por más que me caiga, siempre estará mi familia para levantarme. Mi novia Celina, si bien la considero mi familia, quisiera hacerle una mención aparte ya que más de la mitad de la carrera, ella fue testigo presencial de mis frustraciones, enojos, alegrías, tristezas, entre otras emociones, en sí, mi crecimiento a lo largo de estos seis años, en lo que es la carrera que decidí intentar y agradezco haberlo podido hacer. Agradezco tu presencia constante con un mensaje de “buenos días” en las mañanas y otros más a lo largo de cada día ya sea para charlar de cualquier cosa, escuchar o planificar salidas aleatorias para hacer algo, aunque esa fuera salir a caminar un rato. Todo eso y mucho más me animaron a seguir y no rendirme, a entender que no siempre todo es alegría, pero sí siempre se puede terminar el día feliz y completo.

También quisiera dar mi gratitud y cordial apoyo a mis amistades que estuvieron ahí, en las buenas y en las malas, aconsejándome, retándome y por qué no, de vez en cuando, molestar para sacar algunas sonrisas al final de cada día. Si bien sé que cada quien seguirá su camino, siempre estaré ahí para escucharlos y ayudarlos como ellos lo hicieron conmigo. No puedo dejar de destacar la presencia de mi amiga del corazón Dani, que por más de ocho años me anduvo bancando en mis idioteces y aun así siguió presente la enana, incluso después de vernos un par de veces al año. Por lo tanto, querida amiga, simplemente gracias.

Finalmente, y no menos importante, agradecer a la Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) ya sea por la carrera en sí, como al personal docente y no docente por brindarme sus conocimientos, ideas, propuestas y valores sobre la ciencia y diversas disciplinas académicas. Al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG) por brindar un área donde poder estudiar e interactuar con otras personas que comparten los mismos intereses. Agradecer

por brindar los medios para desplazarme al área de trabajo, así como el lugar por el cual mis directores pudieron quedarse y establecerse en General Roca. A la beca PROGRESAR que, si bien no la pude mantener todos los años de mi carrera, las veces que si la obtuve ayudó mucho en el pago de diversas boletas, alimentos y para mi desarrollo académico.

1. INTRODUCCIÓN

La icnología es una rama multidisciplinaria de la ciencia que incluye el estudio de las interacciones entre los organismos (tanto animales como plantas) y el sustrato que al modificarse deja evidencia de esas interacciones (Ekdale *et al.*, 1984; Bromley, 1990, 1996; Pemberton *et al.*, 1992; Buatois & Mángano, 2011). En Argentina, la icnología de vertebrados, destacada a nivel mundial con casi un siglo de valiosos aportes, tiene sus orígenes con la descripción de las huellas asignadas a *Rigalites ischigualastianus* von Huene, 1931, procedentes de la Formación Los Rastros (Triásico Medio), Quebrada de los Rastros, en el Parque Provincial Ischigualasto, provincia de San Juan (Leonardi, 1994; Marsicano *et al.*, 2004).

Los primeros hallazgos en la provincia de Río Negro corresponden a los efectuados en niveles Permo-Triásicos del Complejo Los Menucos (Casamiquela, 1964), actualmente asignados mayoritariamente a *Dicynodontipus* y huellas similares y a *Pentasauropus*, y unos pocos ejemplares al icnogénero *Rhynchosauroides* y huellas quiroteroides (e.g. Leonardi, 1994; Melchor & de Valais, 2006; de Valais, 2008; Domnanovich *et al.*, 2008; Díaz-Martínez & de Valais, 2014; Citton *et al.*, 2018; de Valais *et al.*, 2020). Una década más tarde, son dadas a conocer y estudiadas las huellas de vertebrados de la Formación Río Negro (Neógeno), procedentes de localidades sobre la costa marina, ubicadas al norte de la provincia (Casamiquela, 1974; Angulo & Casamiquela, 1982; Aramayo, 1987, 2007). Las demás áreas portadoras de huellas de vertebrados de la provincia corresponden a los yacimientos del Jurásico Inferior de Arroyo de la Ventana (sitios de Puesto Prado y Perdomo) y del Cretácico Superior en la zona costera del Embalse Ezequiel Ramos Mexía y alrededores (localidades Cerro Policía y La Buitrera), alrededores de Ingeniero Jacobacci y el Área Natural Protegida Paso Córdoba (de Valais *et al.*, 2020, y referencias allí mencionadas).

De esta última localidad, ubicada a unos 15 km al sur de General Roca, proviene un importante y diverso registro de icnofósiles de vertebrados (Leonardi, 1994; de Valais *et al.*, 2020). El Área Natural Protegida Paso Córdoba (ANPPC) fue creada en septiembre de 1997 mediante la ordenanza municipal 2583/1997 con el fin de conservar el ambiente natural y modificado, permitiendo el uso público para fines científicos, educativos y recreativos, bajo el plan de manejo aprobado posteriormente en las Ordenanzas Municipales 2583/1997 y 3454/2001 (ver Salgado & Díaz-Martínez, 2018, para mayor detalle). Sin embargo, los primeros registros paleontológicos fueron mencionados por Wichmann (1916), geólogo que registró los primeros restos de dinosaurio (llamado posteriormente *Antarctosaurus*

wichmannianus von Huene, 1929) en conjunto con la primera mención de bivalvos, ostrácodos y algas caráceas para la actual zona del Valle de la Luna Rojo. Por el contrario, el primer registro icnológico para el ANPPC se realizó aproximadamente un siglo más tarde, con la mención de huellas de dinosaurios Hadrosauridae de pequeño tamaño, Sauropoda Titanosauridae de mediano porte y aves de tamaño reducido (Calvo & Ortiz, 2011).

Las unidades geológicas aflorantes en el ANPPC constituyen hoy en día terrazas dejadas por la erosión directa del río Negro a través del tiempo, que exponen depósitos de edad desde el Cretáceo Superior hasta el Mioceno (Hugo & Leanza, 2001; Rodríguez *et al.*, 2023). Estas unidades son, en orden cronológico creciente: la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano) y la Formación Anacleto (Campaniano inferior–medio), ambas incluidas en el subgrupo Río Colorado del Grupo Neuquén, y la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano superior), que constituye la unidad basal del Grupo Malargüe (Garrido, 2010; Pérez Pincheira & Garrido, 2023). Suprayacentes, por encima del Grupo Malargüe, se ubican la Formación Chichinales (Oligoceno superior–Mioceno) y Formación El Palo (Mioceno medio) (Hugo & Leanza, 2001; Rodríguez, 2011; Peñacorada *et al.*, 2022). Sin embargo, en el ANPPC, Rodríguez *et al.* (2023) incluye a la Formación El Palo dentro de la Formación Río Negro (Mioceno superior–Plioceno).

La Formación Allen se compone por depósitos de planicie costera intracontinental de escaso gradiente o una playa barrera (Andreis *et al.*, 1974; Uliana & Biddle, 1988). En el ANPPC, la unidad ha sido discutida por varios autores. Según Armas y Sánchez (2013, 2015), la Formación Allen está representada por depósitos de sistema costero híbrido vinculado a sistemas eólicos. Por otro lado, otros autores la interpretan como un paleoambiente eólico integrado por dunas e interdunas húmedas y secas (Paz *et al.*, 2014; Díaz-Martínez *et al.*, 2019).

Desde un punto de vista paleontológico, en el área se ha encontrado una alta diversidad de fósiles corpóreos e icnológicos. Entre los primeros, destacan restos de vertebrados, como dinosaurios titanosaurios y terópodos, y tortugas, e invertebrados, como gasterópodos, bivalvos y ostrácodos (e.g. von Huene, 1931; de la Fuente *et al.*, 2010; Álvarez *et al.*, 2016; Gigli *et al.*, 2020; López-Rodal, 2021; Meso *et al.*, 2021). Respecto a los hallazgos icnológicos, se han encontrado varias localidades con distintas huellas de aves, de dinosaurios saurópodos titanosaurios y hadrosaurios y de pterosaurios (Calvo & Ortiz, 2011, 2013; Díaz-Martínez *et al.*, 2018; de Valais *et al.*, 2020; Díaz-Martínez *et al.*, 2022).

En la zona este del ANPPC, en inmediaciones del Valle de la Luna Amarillo, en el cañadón de la Tranquera, se encuentra el denominado sitio Calvo, el cuál fue brevemente mencionado por primera vez por Calvo y Ortiz (2011). El sitio destaca por su importante registro de huellas de vertebrados, las cuales se encuentran asociadas con abundantes y variadas

estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana o ESIAM (de Valais *et al.*, 2020; Figueredo Vieyra *et al.*, 2024). Dado el valor icnológico, geológico y paleoambiental que presenta este sitio, un análisis profundo y detallado es imperativo. El presente TFG busca retomar la investigación de dicha superficie portadora con una mirada integral y actualizada.

1.1. Objetivo general

En este Trabajo Final de Grado se busca describir, analizar e interpretar el registro de huellas de vertebrados del sitio Calvo, cañadón de la Tranquera, Valle de la Luna Amarillo, ANPPC, provincia de Río Negro, Argentina, en niveles de la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano superior), considerando aspectos icnotaxonómicos, paleobiológicos y preservacionales de las trazas en su contexto paleoambiental.

1.2. Objetivos específicos

- Describir, caracterizar y clasificar las huellas de vertebrados preservados en la superficie portadora del denominado sitio Calvo, en la Formación Allen, ANPPC.
- Identificar los posibles productores de dichas huellas.
- Releva aspectos geológicos, estratigráficos, sedimentológicos y ambientales del sitio portador, incluyendo las ESIAM.
- Mediante la integración de datos, proponer un modelo paleoambiental para las facies portadoras.

1.3. Hipótesis

El presente plan de trabajo se desarrolla bajo las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: La superficie portadora del sitio Calvo representa una planicie de inundación sujeta a ciclicidad en la sedimentación.

Hipótesis 2: El gran desarrollo de ESIAM en la superficie portadora favoreció la formación y la preservación de un diverso registro de huellas de vertebrados

Hipótesis 3: La superficie portadora del sitio Calvo preserva al menos cuatro grupos de productores diferentes.

Hipótesis 4: El paleoambiente local se condice con lo propuesto para el área regional.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Materiales

En el presente TFG se estudió la localidad icnoportadora denominada sitio Calvo, mencionada brevemente por Calvo y Ortiz (2011) y de Valais *et al.* (2020). La localidad se encuentra en el cañadón de la Tranquera, en inmediaciones del Valle de la Luna Amarillo, ANPPC, provincia de Río Negro, Argentina ($39^{\circ}07'28''\text{S}$, $67^{\circ}36'55''\text{W}$, Fig. 1A-B). Los niveles portadores corresponden a la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano superior).

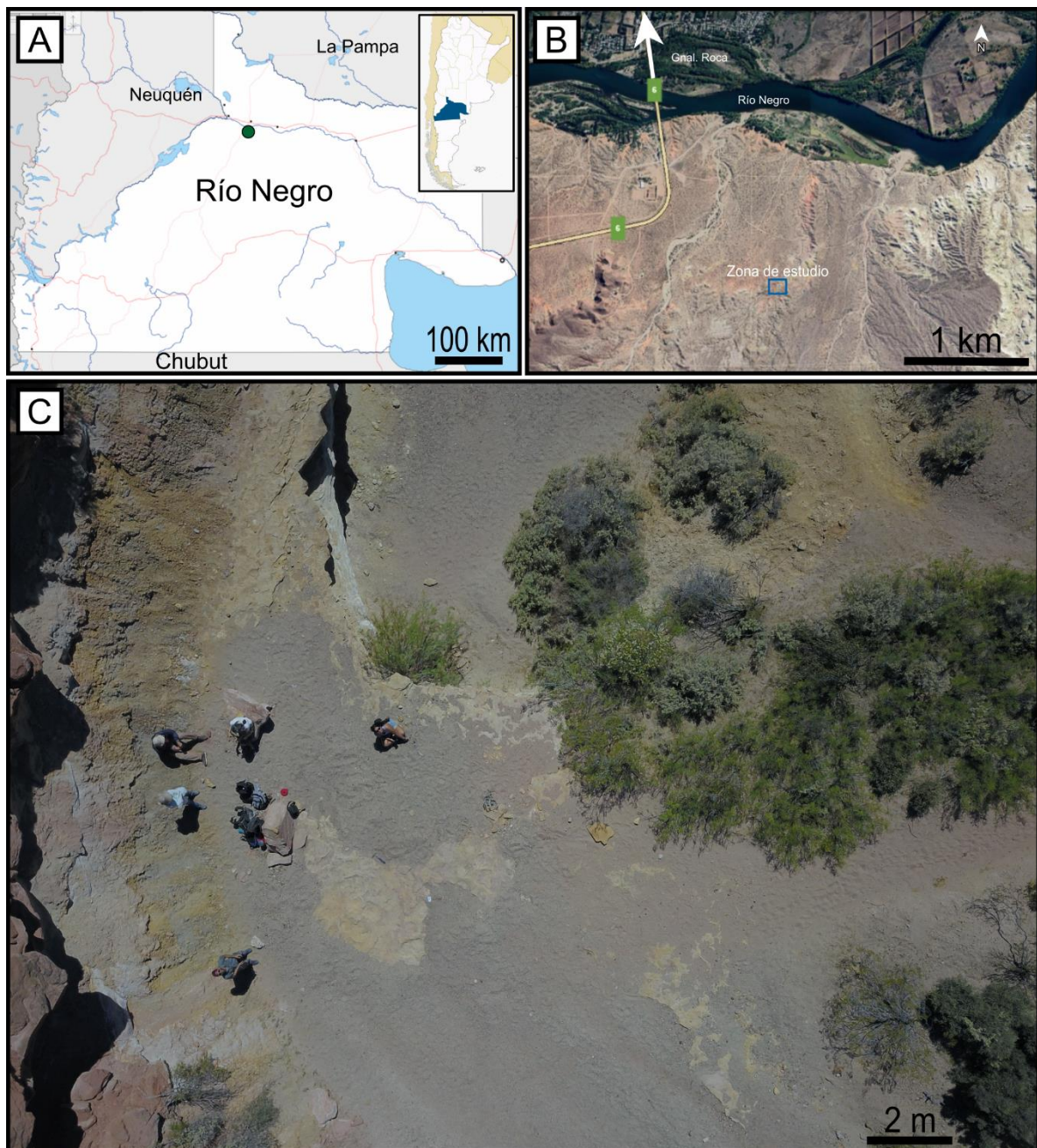


Figura 1: A, mapa geográfico de la ubicación del sitio dentro de la silueta de la provincia de Río Negro; el punto

verde indica la zona de trabajo. Escala: 100 km; **B**, imagen satelital indicando la zona de estudio (recuadro azul), en inmediaciones del río Negro, a unos 15 km de General Roca. Escala: 1 km; y **C**, fotografía desde el drone de la zona de estudio; puede verse la superficie portadora parcialmente cubierta con sedimentos actuales. Escala: 2 m.

La superficie icnoportadora principal está compuesta de areniscas amarillentas y abarca un área de aproximadamente 50 m² que preserva una abundante cantidad de huellas de vertebrados preservadas en epirrelieve negativo. En algunos sectores están tan densamente preservadas que la sobreimpresión entre ellas no permite que se distinga el contorno de las improntas individuales (Figs. 1C, 2). Por lo tanto, en este trabajo solo se tendrán en cuenta aproximadamente 25 huellas, la mayoría aisladas y en algunos pocos casos manos-pies asociados, informalmente catalogadas como: A (huellas avianas), H1–H2 (huellas de hadrosaurio 1 y 2), T1–H2 (huellas de terópodo 1 y 2) y S1–S11 (huellas de saurópodos de 1 a 11) según la Figura 2A.

2.2. Metodología

Las actividades llevadas a cabo para el desarrollo de este TFG constaron de tareas de campo y tareas de gabinete previas y posteriores al mismo.

2.2.1. Tareas de gabinete previas a las tareas de campo

El trabajo de gabinete, previo a la salida de campo, se enfocó en la búsqueda y recopilación de datos bibliográficos. Esta tarea se focalizó en la información relacionada con el presente TFG, haciendo énfasis en aportes actualizados sobre icnología, geología y paleontología de la Formación Allen en general y del ANPPC en particular, formación y preservación de huellas y demás temas vinculados.

2.2.2. Tareas de campo

Con el fin de relevar los datos contemplados en el TFG, se realizaron un total de seis salidas al área de trabajo, comprendidas entre fines de 2023 y mediados de 2024. En calidad de colaboradores, participaron en las salidas de campo ambos directores, Dres. Silvina de Valais y Paolo Citton del Instituto de Investigación en Paleontología y Geología (IIPG), las Ldas. en Paleontología de la Universidad Nacional de Río Negro (UNRN), Sofia Urzagasti-Torres y Geraldine Fischer, los estudiantes de la Lic. en Paleontología de la UNRN, Gabriel Díaz

Yantén, Tomás Edwards, y la estudiante de la Lic. en Geología de la misma universidad, Celina C. Minue.

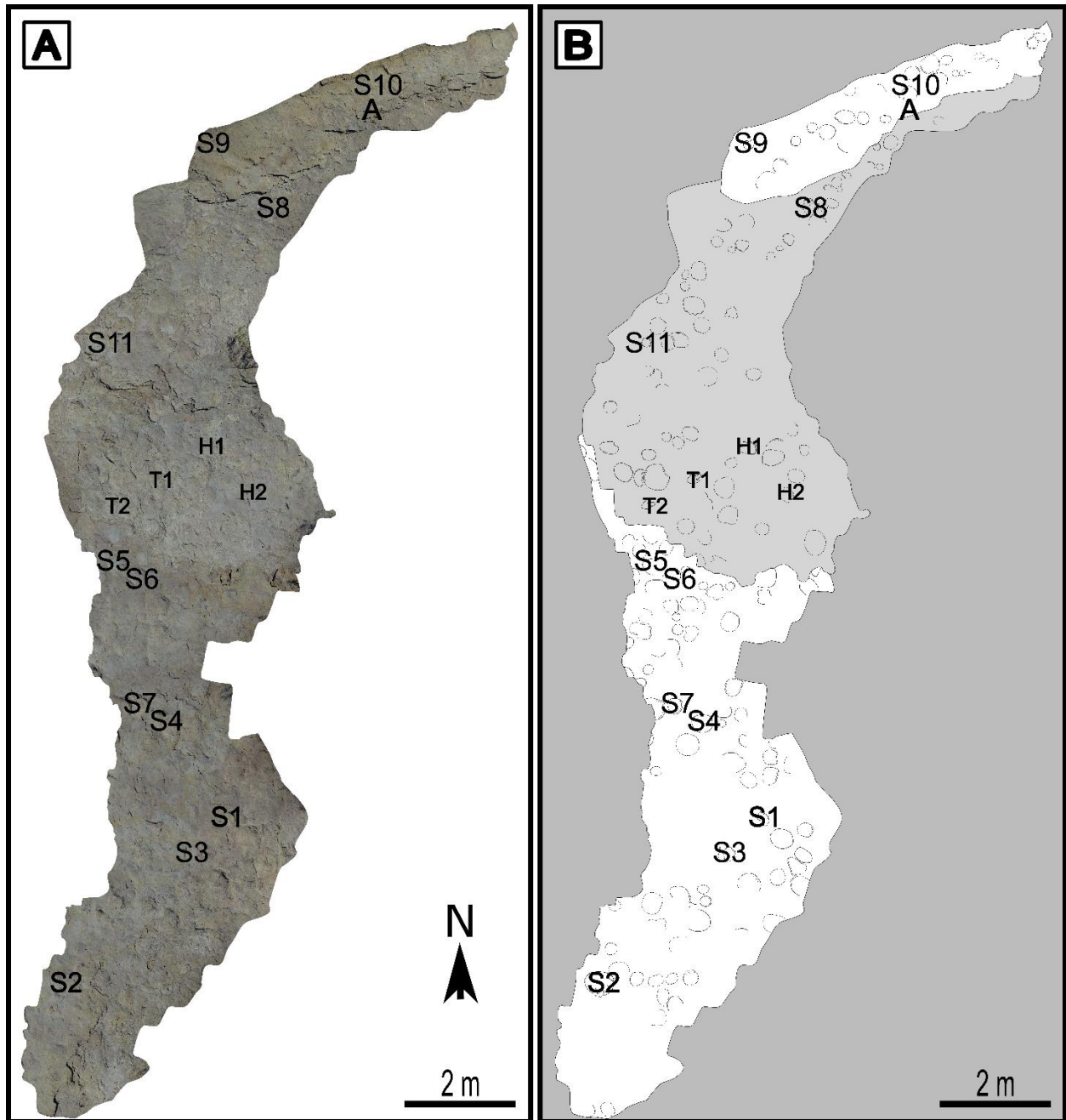


Figura 2: Vista general del afloramiento, A, afloramiento en superficie; y B, interpretación de la superficie, con representación de dos capas (capa blanco y gris) del mismo estrato portador.

Las tareas llevadas a cabo durante las salidas de campo, ordenadas en orden cronológico, fueron:

- Limpieza del sitio: para poder acceder a la superficie con huellas fósiles, se realizaron tareas de limpieza, las cuales constaron de retirar el sedimento suelto que cubría la

superficie. Este era sedimento actual retrabajado por un arroyo temporario y se extrajo manualmente con escobillones de cerdas gruesas, palas y baldes.

- Datos sedimentológicos: se relevó un perfil sedimentológico de detalle en las coordenadas 39°07'28"S, 67°36'55"W. El perfil mide aproximadamente 9 metros de potencia y sus estratos fueron medidos con cinta métrica y descriptos en campo a ojo desnudo y con lupa de bolsillo. En el campo, los depósitos fueron descritos en función de la disposición espacial de las capas, su litología y la presencia de ESIAM.
- Datos icnológicos: se describieron y midieron las trazas fósiles en la superficie portadora de estudio. Las huellas de vertebrados de mayor tamaño fueron medidas con cinta métrica, y las trazas de invertebrados y las de vertebrados de menor tamaño con calibre. Todas fueron descritas tanto por observaciones en campo como con apoyo del acervo fotográfico y de modelos fotogramétrico (ver convenciones seguidas en 2.2.3).
- Relevamiento fotográfico: se relevó fotográficamente todo el sitio de estudio y en particular la superficie portadora. Se tomaron fotografías de diversos ángulos con celulares personales y un cuadricóptero DJI Mavic Pro. Se tomaron fotos generales de toda la superficie y fotos en detalle para cada huella de interés, tanto para descripción tradicional como para construcción de modelos 3D y ortomosaicos (ver convenciones seguidas en 2.2.3).

2.2.3. Tareas de gabinete posteriores a las tareas de campo

El trabajo de gabinete post salida de campo se refiere a:

- Digitalización de la zona de estudio: se realizaron diversos modelos 3D generados a través de la técnica de fotogrametría digital de alta resolución (Falkingham *et al.*, 2018). La fotogrametría digital de alta resolución es una técnica basada en los algoritmos 'Structure from Motion' (SfM; Ullman, 1979) y 'Multi Stereo View' (MVS; Seitz *et al.*, 2006), que aprovecha la potencia del cálculo moderno y de fotos de alta calidad obtenida con el uso de cámaras digitales. La fotogrametría digital permite la reconstrucción de un modelo tridimensional de cualquier objeto en el espacio a partir de un número adecuado de imágenes fotográficas (proyección de objetos 2D) de una escena estática asumidas desde diferentes puntos de vista. Para obtener resultados adecuados para aplicaciones científicas, es importante que los objetos posean textura única y que las imágenes tengan una pequeña separación angular y un alto índice de superposición. Este último índice puede ser pensado como el número promedio de

imágenes en el que están presentes y repetidos un conjunto de puntos conocidos. Esta técnica produce nubes densas de puntos de alta calidad sin información espacial y se puede utilizar para generar modelos tridimensionales. Se buscó generar dos tipos de modelos principales:

- (1) modelo general de la superficie icnoportadora tipo ortomosaico que permita ver la totalidad del área con trazas y su disposición espacial, y
- (2) modelos individuales de huellas de interés, con el objetivo principal de analizar la profundidad de las mismas.

Las fotografías fueron posteriormente procesadas con el paquete de software Agisoft Metashape Professional. En conjunto, los softwares de acceso libre MeshLab y Paraview han sido empleados para la generación de modelos de elevación digital.

- Estudios icnológicos: los análisis, interpretaciones y mediciones generales utilizados para el estudio de las trazas seguirán los métodos y convenciones empleados por Leonardi (1987), Thulborn (1990) y de Valais y Melchor (2008). Los parámetros y características morfológicas de las huellas de vertebrados considerados en el presente TFG (Fig. 3A–G) son los siguientes:

Largo de la huella (L): distancia máxima comprendida entre el punto más anterior y el punto más posterior de la huella.

Largo de la huella total (L1): medida desde el punto más anterior y el punto más posterior de la huella, abarcando la impronta del hálux.

Ancho de la huella (A): distancia máxima tomada desde los puntos medial y lateral.

Largo de la impresión del dígito (I, II, III y IV): medida obtenida a partir de una línea media hipotética que une el extremo distal de la impronta digital con el extremo posterior ubicado en la zona media entre los dos hípices.

Ancho de la impronta del dígito: se obtiene desde el punto medial más alejado y el punto lateral más alejado, considerando que este sea paralelo al eje transversal de la impronta del dígito.

Divergencia de las improntas de dígitos (I–III, II–III, III–IV y II–IV): medido a partir del eje de dos trazas de dígitos presentes en la misma huella, en el cruce de estos dos ejes se obtiene el ángulo del mismo.

Paso oblicuo (PO): medida desde los centros de la impronta izquierda y derecha de manera oblicua al eje longitudinal de la rastrillada.

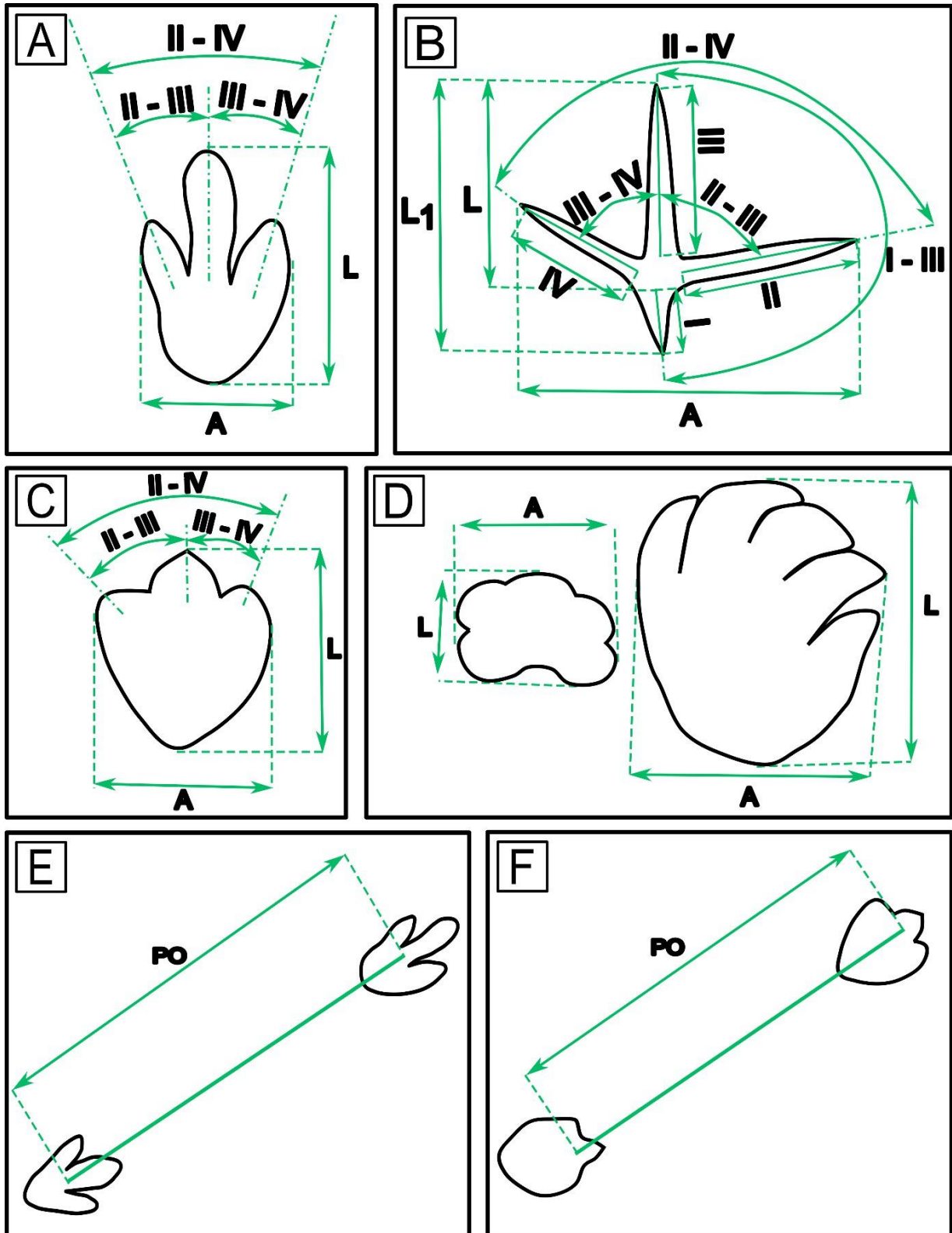


Figura 3: Ejemplificación esquemática de las medidas tomadas. **A**, para T1-T2; **B**, para las avianas con y sin impresión de hálux; **C**, para H1-H2; **D**, para las S1-S11 ya sean improntas de mano o de pie; **E**, para paso oblicuo de T1-2; y **F**, para paso oblicuo de H1-2.

- Productores: Para determinar los posibles grupos productores de las huellas de vertebrados del sitio se seguirá un enfoque anatómico y osteométrico (e.g. Farlow &

Lockley, 1993), el aspecto bio-morfológico (*sensu* Casamiquela, 1964), que hace referencia a la biología del posible productor a partir del estudio de la forma de una huella, y un enfoque basado en el reconocimiento de caracteres osteológicos que permiten relacionar una huella a un grupo de productores (Carrano & Wilson, 2001; Olsen *et al.*, 2002). La orientación del movimiento de desplazamiento de los productores de las huellas referidas a dinosaurios fue estimada considerando el eje mayor de cada impronta con respecto al norte, a partir de fotos con vista en planta, previamente ubicadas geográficamente. Con los ángulos de orientación de cada huella se armaron diagramas de rosas a partir del programa Rose.Net.

- ESIAM: las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana, fueron descritas en campo y a partir de fotos. Su caracterización se realizó a partir de las definiciones propuestas por Gerdes *et al.* (2000) y metodología empleada por Noffke (1997).
- Paleocorriente: fue medida a partir del análisis de las ondulitas simétricas preservadas en la superficie portadora, tanto de observaciones in situ como de fotografías. Este valor se obtuvo al medir el ángulo, con respecto al norte, de la perpendicular de las crestas presentes en las ondulitas, siguiendo la metodología empleada por Tucker (2003).
- Perfil sedimentológico: el borrador hecho en el campo fue digitalizado a partir del programa Inkscape 1.3.2 y se utilizaron los patrones litológicos propuestos por el Comité Federal de Datos Geográficos (2006).

3. MARCO GEOLÓGICO

3.1. Contexto regional de la Cuenca Neuquina

La Cuenca Neuquina presenta una superficie total de 200.000 km² (Yrigoyen, 1991) y se ubica al centro oeste de Argentina, abarcando desde la latitud 30°-40°S y longitud 72°-67°O (Howell *et al.*, 2005, Fig. 3A). Posee una forma triangular que se ve limitada en su margen noreste con el área cratónica del Macizo Sierra Pintada, al sur por el área cratónica del Macizo Norpatagónico y al occidente por el arco magmático andino, sobre el margen occidental activo de la Placa Gondwánica-Sudamericana (Howell *et al.*, 2005). La cuenca abarca el centro, este y norte de la provincia de Neuquén, el sur y sudoeste de Mendoza, el norte y noroeste de Río Negro y el sudoeste de La Pampa (Yrigoyen, 1991). La Cuenca Neuquina se define como una cuenca de retroarco multiepisódica, desarrollada sobre la corteza continental y originada por el colapso termo-tectónico detrás de un arco magmático estacionario durante el Triásico Tardío (Mpodozis & Ramos, 1989).

La sucesión depositacional de la Cuenca Neuquina cuenta con una potencia de 6000 m a 7000 m (Howell *et al.*, 2005; Tunik *et al.*, 2010). Esta presenta a su base depósitos siliciclásticos continentales, volcánicos y volcanoclásticos, que conforman el Grupo Precuyo (Triásico Superior–Jurásico Inferior) (D’Elia *et al.*, 2020; Scivetti & Franzese, 2019; Franzese & Spalletti, 2001, y referencias allí citadas). Sigue una sucesión de depósitos marinos y continentales controlados por las variaciones eustáticas, que corresponden a los Grupos Cuyo (Jurásico Inferior–Medio) y Lotena (Jurásico Medio–Superior) (D’Elia *et al.*, 2020; Scivetti & Franzese, 2019; Paz *et al.*, 2014; Arregui *et al.*, 2011; Zavala, 2005, y referencias allí citadas). Finaliza con depósitos continentales y subsidencia flexural con sedimentos de origen carbonático, evaporítico y clástico que conforman los Grupos Mendoza (Titoniano–Hauteriviano), Bajada del Agrio (Barramiano–Albiano), Neuquén (Albiano superior?–Campaniano medio) y Malargüe (Campaniano–Daniano) (Howell *et al.*, 2005; Tunik *et al.*, 2010; Naipauer *et al.*, 2022, y referencias allí citadas).

3.2. Geología del ANPPC

El Área Natural Protegida Municipal Paso Córdoba expone una sucesión sedimentaria acumulada durante la etapa de antepaís de la Cuenca Neuquina (Hugo & Leanza, 2001; Tunik *et al.*, 2010, y referencias allí citadas). Parte del resultado depositacional de esta etapa es representado por el Grupo Neuquén (Cenomaniano inferior–Campaniano medio) y el Grupo Malargüe (Campaniano–Daniano).

En el ANPPC, el Grupo Neuquén se encuentra representado por el subgrupo Río Colorado. La Formación Bajo de la Carpa (Santoniano, ~86–83 Ma) fue definida por Herrero Ducloux (en Fossa Mancini *et al.*, 1938) bajo el nombre de “Estratos del Bajo de la Carpa” (Fig. 4). Se caracteriza por presentar estratos continentales de tipo psamíticos con gran contenido de cuarzos, grano medio a grueso, escasa a nula matriz y pobre selección, con coloraciones que van del amarillo al rojo (Hugo & Leanza, 2001; Garrido, 2010). La Formación Anacleto (Campaniano inferior–medio, 79,5–78,6 Ma), fue definida por Herrero Ducloux (en Fossa Mancini *et al.*, 1938) bajo el nombre de “Estratos de Anacleto” (Dingus *et al.*, 2009; Gómez *et al.*, 2022, Fig. 4B). Esta formación contiene depósitos continentales pelíticos con alternantes fangolitas y limolitas arenosas poco consolidadas, fuertemente bandeadas y con colores rojizos a gris-verdosos (Hugo & Leanza, 2001; Garrido, 2010). Además, presenta algunos estratos psamíticos finos con abundantes cuarzos y micas, porcentaje variable de matriz fangosa y débil cemento carbonático y coloraciones que van del rojo (producto de pigmentos férrico) al amarillo (Hugo & Leanza, 2001; Garrido, 2010). También se menciona la presencia de estratos calcáreos concrecionales de coloración rosada o blanquecina y venillas de yeso secundario de algunos centímetros de espesor que atraviesan la estratificación sin una dirección preferencial (Hugo & Leanza, 2001).

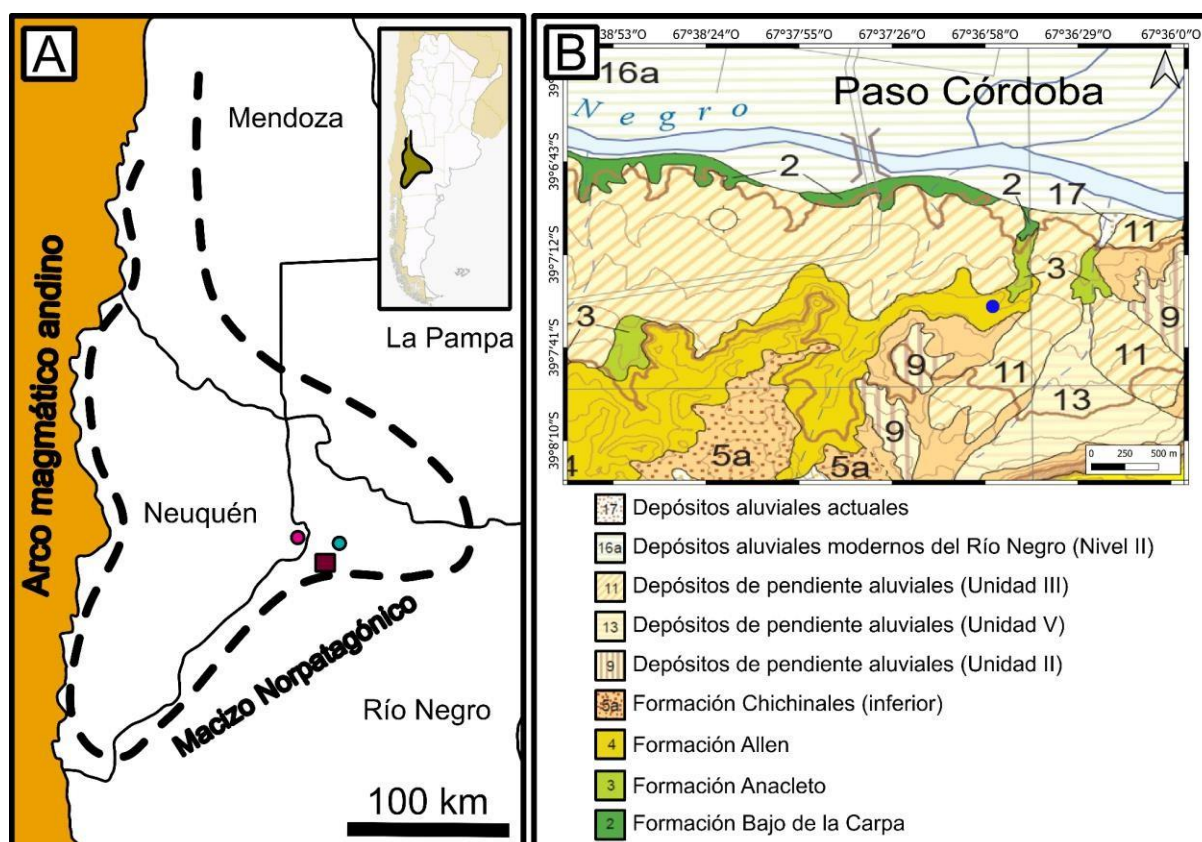


Figura 4: A, Mapa de ubicación de la cuenca Neuquina en contexto de Argentina con acercamiento en detalle. El punto celeste refiere a la ubicación de la ciudad de General Roca, punto rosa refiere a la ciudad de Neuquén y el

cuadrado bordo refiere al Área Natural Protegida Municipal Paso Córdoba (ANPPC). Escala: 100 km; y **B**, Mapa Geológico del área de estudio (Hoja Geológica 3969-24 General Roca), círculo azul indica la ubicación del área de estudio. Obtenido y modificado de Rodríguez *et al.* (2023).

En el área de estudio, el Grupo Malargüe está representado solo por la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano superior; Fig. 3B). Definida por Roll (1936) como “Grupo de Allen”, esta unidad contiene depósitos continentales a marino marginales que se subdividen en tres miembros: el inferior, que incluye areniscas amarillentas a ocre (Hugo & Leanza, 2001; Rodríguez, 2011), el medio, que está representado por arcillitas bentónicas de color verde oliva a ocre, y el superior, caracterizado por contener abundante yeso. En el ANPPC solo afloran estratos del miembro inferior (Hugo & Leanza, 2001; Rodríguez, 2011; Rodríguez *et al.*, 2023), caracterizado por su alternancia de areniscas de grano medio a fino y limolitas blandas e friables, con tonalidades amarillentas y estratificación de tipo planar (Gómez *et al.*, 2022; Hugo & Leanza, 2001; Díaz-Martínez *et al.*, 2018).

3.3. Paleontología del ANPPC

3.3.1. Restos corpóreos

Similar a lo que sucede con las trazas fósiles, en el ANPPC, las tres unidades mesozoicas presentan un importante registro de restos corpóreos (Rodríguez *et al.*, 2023 y referencias allí mencionadas), a saber:

- **Formación Bajo de la Carpa:** notosúquidos tales como *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896, *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991 y dos esqueletos incompletos de *Baurusuchidae* indet. (Leardi *et al.*, 2018); serpientes del género *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901; un terópodo abelisauroideo de pequeño tamaño denominado *Velocisaurus unicus* Bonaparte, 1991 (ver Brissón Egli *et al.*, 2016 para más detalle) y una vértebra aislada de abelisaúrido carnosaurio indeterminado de porte mediano a grande (Ezcurra & Méndez, 2009) y el holotipo del alvarezsáurido *Achillesaurus manazzoni* Martinelli y Vera, 2007.
- **Formación Anacleto:** tortuga Chelidae *Yaminuechelys* cf. *garsparinii* (*sensu* de la Fuente *et al.*, 2010); un probable marsupial didelfoideo (Goin *et al.*, 1986); y el holotipo de *Antarctosaurus wichmannianus* perteneciente a los titanosaurios (von Huene, 1929). Además, destacan los ostrácodos de los géneros *Cypridopsis*, *Eucandona*, *Neuquenocypris* y *Ovocytheridea* y carófitas del género *Gobichara* (*Pseudoharrisichara*) (Musacchio, 1973, 1989).

- **Formación Allen:** esqueleto de saurópodo asociado a trece dientes de terópodos abelisáuridos (Álvarez *et al.*, 2016; Díaz-Martínez *et al.*, 2015b; Meso, 2017; Meso *et al.*, 2021) y una segunda asociación de restos asignados a saurópodo titanosaurio con dos dientes de terópodos abelisáuridos asociados a estos (Rodal, 2021; Meso *et al.*, 2022).

3.3.2. Huellas de vertebrados y otras trazas

Las tres unidades geológicas del Cretácico Superior (i.e. formaciones Bajo de la Carpa, Anacleto y Allen) en el ANPPC registran importantes evidencias icnológicas, tanto mencionados previamente en la bibliografía como aún inéditos (de Valais *et al.*, 2020, y referencias allí mencionadas).

Hasta la fecha, el registro icnológico es el siguiente:

- **Formación Bajo de la Carpa:** distintos tipos de excavaciones referidos como *Daimonelix* isp. y cf. *Camborygma* isp., además de abundantes rizolitos (Cónsole-Gonella *et al.*, 2019; Fischer, 2022; Fischer *et al.*, 2022).
- **Formación Anacleto:** huella de vertebrados indet. (Díaz-Martínez *et al.*, 2018) y huellas relacionadas con Pterosauria indet. (Díaz-Martínez *et al.*, 2022).
- **Zona de transición entre las formaciones Anacleto y Allen:** huellas de vertebrados indet. (Díaz-Martínez *et al.*, 2018).
- **Formación Allen:** huellas de grandes ornitópodos, hadrosáuridos de pequeño tamaño, saurópodos titanosaurio de mediano porte y litostrotios de tamaño mediano, y huellas avianas de *Barrosopus slobodai*?, *Barrosopus* isp., *Gruipeda* isp., *Ignotornis*? y avianas indet., cf. *Iguanodontopodidae*, vertebrados indet. y estructuras correspondientes a excavaciones realizadas por pequeños vertebrados y rizolitos (Calvo & Ortiz, 2011; 2013; Ortiz *et al.*, 2013; Paz *et al.*, 2014; Ortiz & Calvo, 2017; Díaz-Martínez *et al.*, 2018, 2019; Urzagasti-Torres *et al.*, 2022; Gómez *et al.*, 2022; Ortiz & Vernet, 2023).

4. RESULTADOS

4.1. Descripción del perfil sedimentológico

En la zona de estudio se levantó un perfil sedimentológico de 9,44 m de potencia total con una tendencia granocreciente, siendo las pelitas predominantes a la base y las areniscas en la porción medio–superior de la sección (Fig. 5). El primer metro, por encima de la base cubierta del perfil sedimentológico, se considera estratos pertenecientes a la Formación Anacleto, dentro del Grupo Neuquén, y los últimos cuatro metros pertenecen a la Formación Allen, Grupo Malargüe. Entre ambas unidades, se ubica la transición de ambos grupos (Paz *et al.*, 2014).

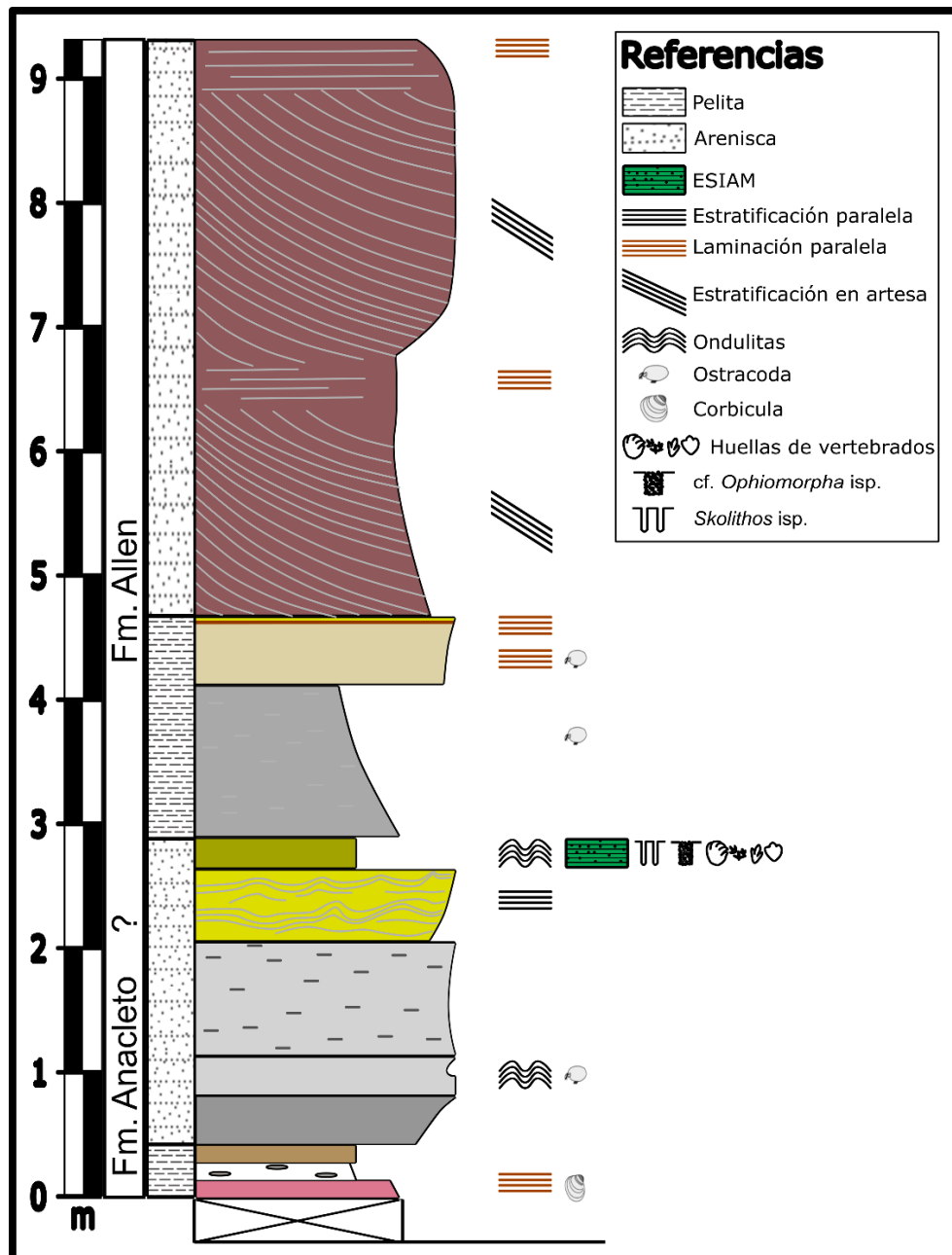


Figura 5: Perfil sedimentológico del afloramiento con ubicación de la superficie icnoportadora.

La base del perfil sedimentológico está conformada por depósitos pelíticos de color rosado claro. Una fracción centimétrica de este litotipo está caracterizada por gránulos de cuarzo, micas y feldespatos de tamaño arena fina. Por encima yacen arcillas laminadas de color pardo y blanco, con chips sedimentarios conformados por arenisca fina de color gris, bien seleccionada. El siguiente estrato está conformado por areniscas grises de grano medio, masivas, moderadamente seleccionadas, con gránulos subangulares de cuarzo, mica y fragmentos líticos. Todo el conjunto tiene una potencia de 87 cm de espesor donde se destaca la arenisca masiva grisácea. Lo suprayace un estrato de 32 cm de espesor que corresponde a una arenisca laminada de color gris que presenta ondulitas y abundantes ostrácodos desarticulados. Le siguen 95 cm de arenisca gris masivas de grano fino interrumpidas por laminas milimétricas de pelitas gris oscuro/negro. Le sigue un estrato de 60 cm de arenisca amarillo claro de grano medio-grueso, con gránulos subangulosos de cuarzo y micas.

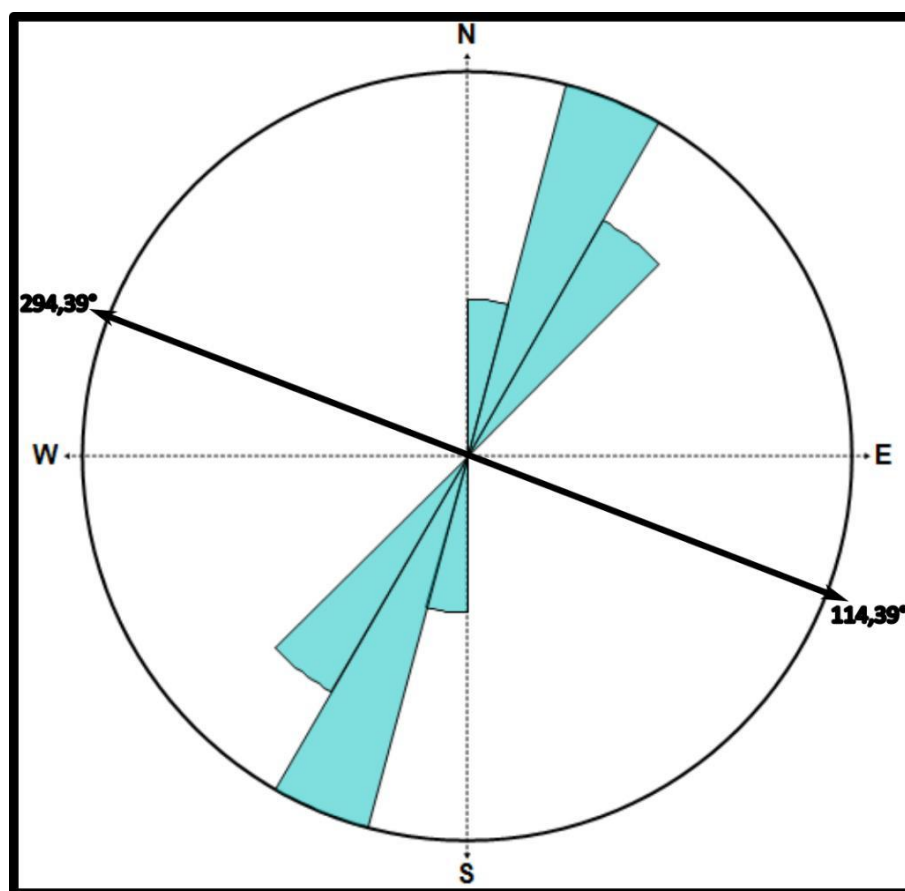


Figura 6: diagrama de rosas indicando la dirección de las crestas y surcos de las ondulitas y la paleocorriente de la superficie portadora

El depósito con la superficie icnoportadora a techo consta de 25 cm de areniscas amarillentas de grano medio, laminadas plano paralelamente desde la base hasta los 20 cm de espesor. En la porción terminal, el depósito está caracterizado por ondulitas simétricas con crestas poco desarrolladas y una dirección de la paleocorriente de NNO–SSE (Fig. 6), altamente bioturbadas por huellas de vertebrados y algunas trazas fósiles de invertebrados (i.e. abundantes especímenes de *Skolithos* isp. y un ejemplar referido como cf. *Ophiomorpha* isp.). También tiene abundantes evidencias de ESIAM (Fig. 7):

(1) desplazamientos sedimentarios o rebabas bioestabilizadas que delimitan el contorno de las huellas y, en los casos donde estas están erosionadas, con estructura interna de fina laminación paralela que replica, tapizando, la silueta de la huella;

(2) *crack tapestry* (*sensu* Gerdes *et al.*, 2000) referidos a grietas en la mata microbiana que fueron posteriormente colonizados por los propios microorganismos que conforman las matas;

(3) superficies rugosas o *wrinkle marks* (Noffke, 2010) generadas por la deformación de la mata microbiana producida por alta energía o tormentas, se encuentran generalmente asociadas a bordes desgarrados el cual favorece el ingreso de la corriente que desprende la mata del sustrato y desplaza la mata produciendo el arrugado (Bose & Chafetz, 2009; Bouougri & Porada, 2012), y

(4) dobleces o *flipp-over mat* (Eriksson *et al.*, 2007) se generan cuando existe un aumento en la energía del sistema (como eventos de tormenta), usualmente ocurre en los bordes de la mata, quedando invertidos y apoyados sobre la superficie adyacente.

Por sobre la capa portadora de trazas, hay un nivel de 155 cm conformado de pelitas masivas de color gris oscuro/marrón oscuro que hacia el techo vira a color amarillo claro. Las pelitas, relativamente consolidadas, presentan laminación paralela, aparentemente un alto contenido en materia orgánica, abundantes ostrácodos y pequeños fragmentos de muscovita. Presenta a su techo láminas de óxido de color gris oscuro a marrón oscuro y niveles evaporíticos. Le prosigue una pelita amarilla de 8 cm, rica en óxido de Mn dendrítico, conformada por paquetes de láminas bandeadas y bien consolidadas, caracterizadas por moteado rojizo y blanco. La pelita está limitada a su base y techo por unos mm de arenisca amarilla de grano medio. Arriba sigue una capa de 7 cm de espesor conformada por una arenisca micácea blanco–amarillento de grano fino, con laminación paralela, con escasos ostrácodos y materia orgánica, que evoluciona arriba en una heterolita conformadas por fangos y arenas.

Esta última transiciona al paquete final de 450 cm de espesor que se compone por areniscas rojizas con estratificación subhorizontal. Presenta tendencia grano decreciente que va de grano grueso a fino poco consolidada, buena selección, grano subangular y subcircular. Esta última capa presenta, cerca de su techo, un estrato no mayor a 5 cm de pelita oscura masiva que, tanto a su techo como base, presentan una rápida gradación a una coloración marrón claro.

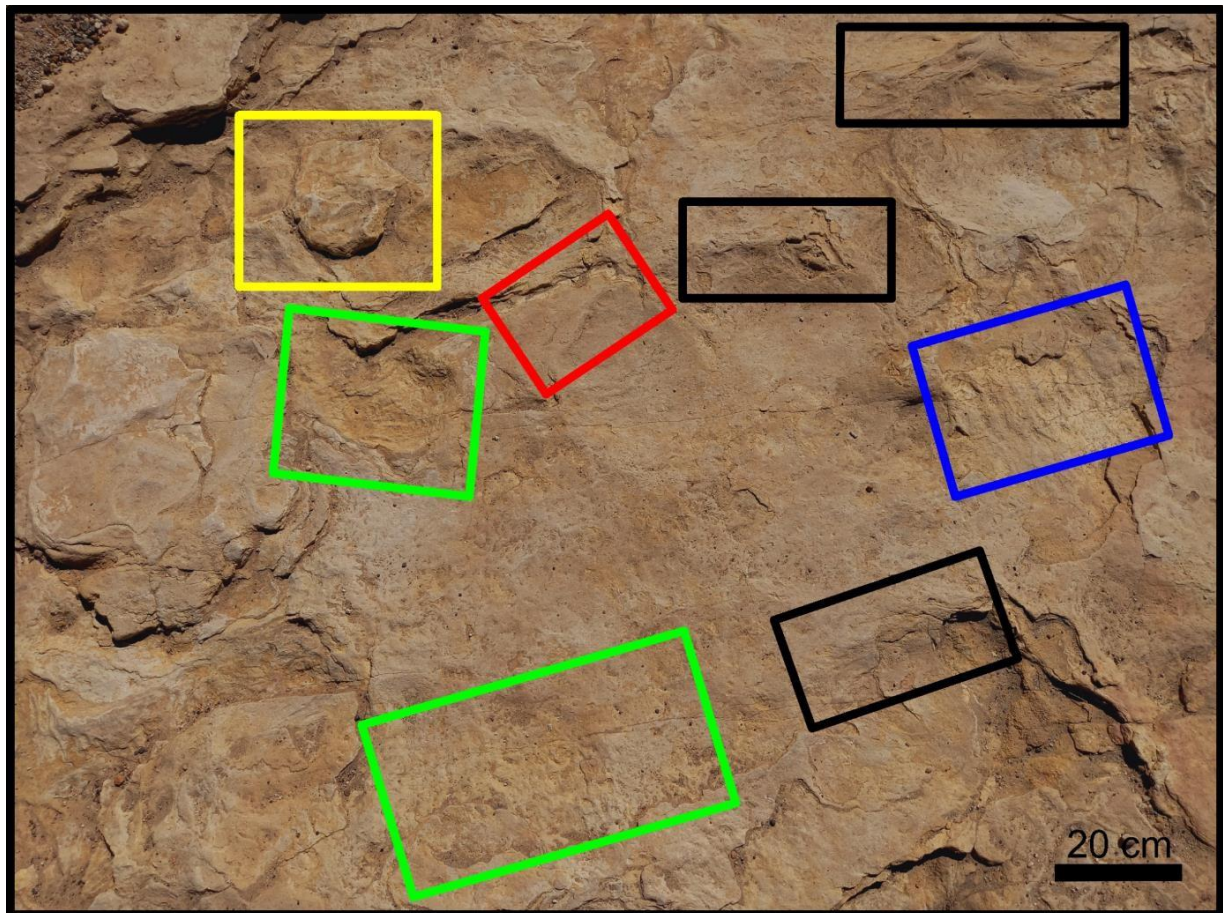


Figura 7: Ejemplo de estructuras sedimentarias: ondulitas (recuadro azul) expuestas por erosión del movimiento del agua; presencia de ESIAM, como rebabas bioestabilizadas (recuadro negro), *crack tapestry* (recuadro rojo), *wrinkle marks* (recuadro verde) y *flipp-over mat* (recuadro amarillo). Escala: 20 cm.

4.2. Registro icnológico

4.2.1. Huellas de vertebrados

Se definieron cuatro tipos de huellas de vertebrados en la superficie principal estudiada (Fig. 2A-B). Estas se agruparon en: huellas avianas indeterminadas (Fig. 8B, 9A-D), huellas tridáctilas indeterminadas tipo A (Fig. 8C, 11A-D), huellas tridáctilas indeterminadas tipo B (Fig. 8D, 12A-D) y huellas sauropodias indeterminadas (Fig. 8E-F, 10A-F).

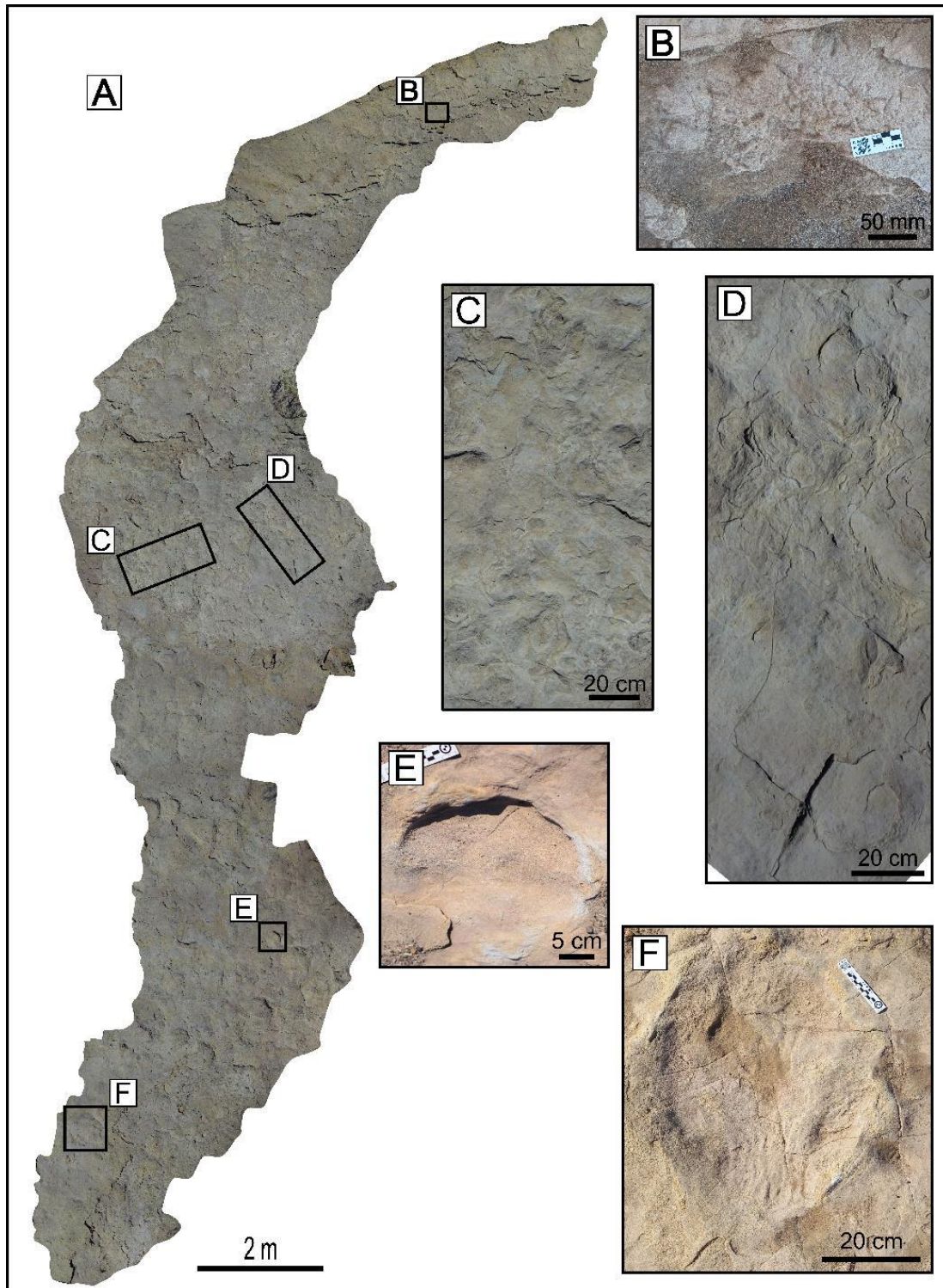


Figura 8: **A**, vista general de la superficie principal portadora (Escala: 2 m), donde se detallan los distintos tipos de huellas preservados: **B**, huellas avianas. Escala: 50 mm; **C**, huellas terópodos. Escala: 20 cm; **D**, huellas de hadrosaurio. Escala: 20 cm; **E**, huella de una mano sauropodiana. Escala: 5 cm; y **F**, huella de un pie sauropodiano. Escala: 20 cm.

Huellas avianas indeterminadas

Fig. 9 (A–D)

Material: huellas tridáctilas y tetradáctilas, muchas de ellas con alta densidad de sobreimpresión, denominadas informalmente como A1–A6 (*sensu* Fig. 9A).

Descripción: Los especímenes están representados por abundantes huellas tridáctilas y tetradáctilas cuando se preserva la impronta del hálux, casi con simetría lateral, con alto grado de superposición en una superficie aproximada de 1,25 m de largo y 0,5 m de ancho, de 0,62 m². Las medidas realizadas sobre estas huellas se encuentran resumidas en la Tabla 1.

Las huellas, sin considerar las improntas del hálux, son más anchas que largas, con una relación largo/ancho promedio de 0,89 mm con un promedio de largo y ancho de 27,05 mm y 32,76 mm respectivamente; en el caso de preservarse la impresión del hálux, el largo total es de 41,11 mm. La impresión de la palma es variable entre romboidal a circular.

Las impresiones de los dígitos son delgadas, con un ancho máximo de 2,3 mm, para los laterales, y 3,84 mm, para la impronta del dígito III, con los bordes paralelos o subparalelos, raramente en contacto entre ellos por sus extremos proximales, posiblemente por la calidad preservacional. En algunos casos se preservan improntas de garras afiladas en las improntas de los dígitos III.

Los promedios del largo de las improntas de los dígitos son: III de 20 mm y los latero-mediales de 16,74 mm, la calidad preservacional de las improntas imposibilitan la diferenciación entre II y IV. La divergencia entre las improntas de los dígitos latero-mediales y el III es de 88°–30° con un promedio de 59°, mientras que entre II–IV es de 145°–68,5° con un promedio de 106,75°.

Comentarios: Las características generales de estos especímenes (i.e. ser tridáctilas, sus impresiones de dígitos delgados y separados por ángulos amplios, simetría lateral y aspecto general delicado y de pequeño tamaño) permiten relacionarlos con un origen aviano. Sin embargo, la alta sobreimpresión de las huellas y la baja calidad preservacional asociada a esta, no permite hacer una asignación icnotaxonómica con certeza.

De entre los distintos tipos de huellas avianas, dada la morfología, pueden ser vinculadas a las de tipo *shorebirds* o aves costeras (*sensu* de Valais & Cónsole-Gonella,

2019).

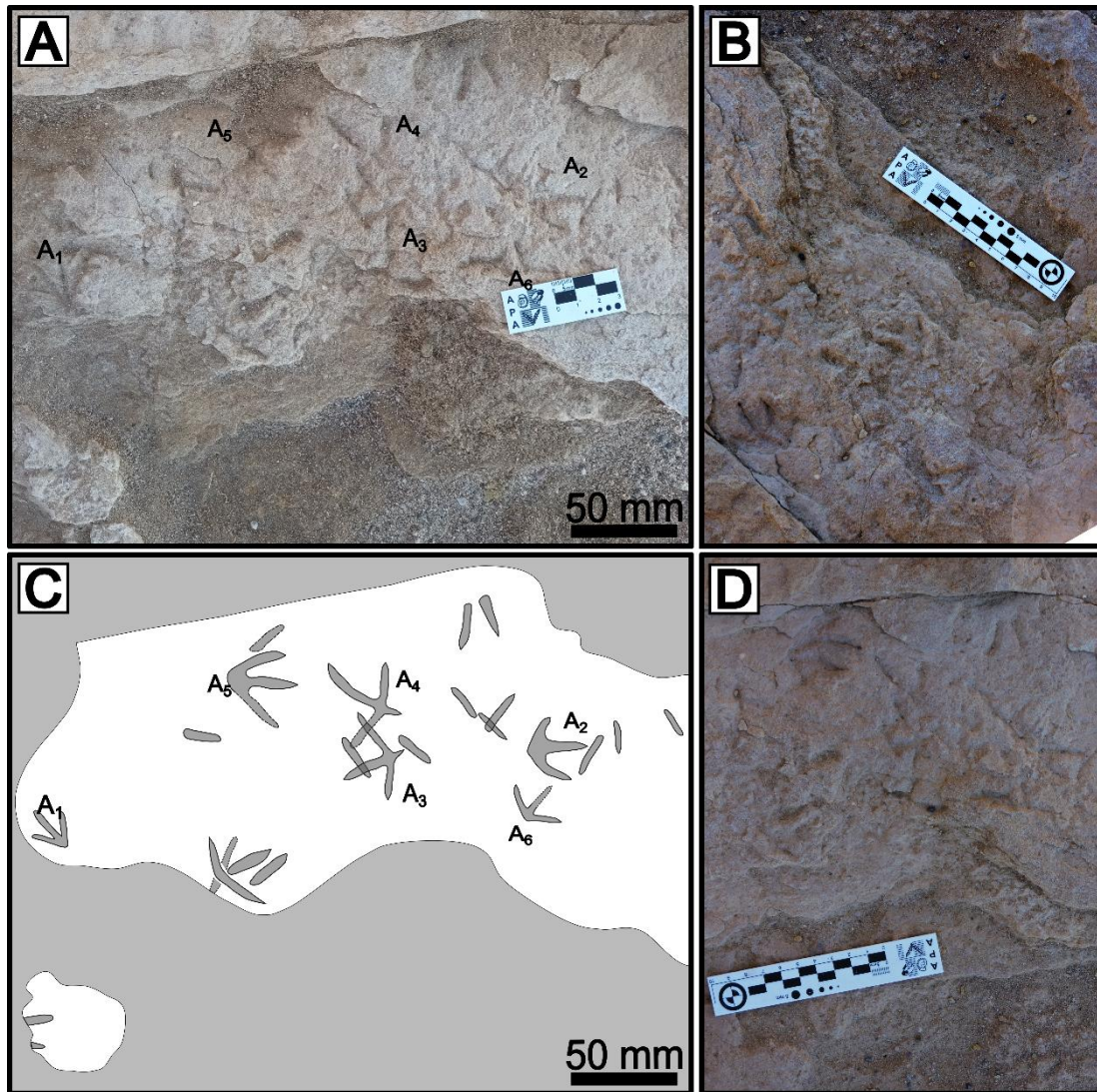


Figura 9: A, superficie portadora de huellas aviana. Escala: 50 mm; B y D, detalles de las huellas avianas; C, dibujo interpretativo de la superficie portadora. Escala: 50 mm..

Huella aviana	Totales				Largo		Ancho		Divergencia	
	Largo sin hálux	Largo con hálux	Ancho	Largo/Ancho	Improntas laterales	III	Improntas laterales	III	II-IV	II y IV-III
Promedio	27,05	35,91	32,76	0,89	16,74	20,03	1,85	2,92	106,75	59,00
Máximo	34,34	39,41	48,33	1,25	21,15	25,64	2,3	3,84	145,00	88,00
Mínimo	19,76	32,41	17,18	0,54	12,32	14,41	1,39	2	68,50	30
Número	6	2	6	6	13	7	13	7	6	14

Tabla 1: medidas de mínimo, máximo, promedios y cantidades de datos tomados para obtener los valores. Cada valor de la tabla es representado en mm, excepto los ángulos de divergencia que están medidos en °.

Huellas sauropodias indeterminadas

Fig. 10 (A–F)

Materiales: once improntas de pie y huellas de manos, todas pentadáctilas, mayormente aisladas, denominadas informalmente como S1–S11 (*sensu* Fig. 2A).

Descripción: Los especímenes son huellas de gran tamaño, algunos relativamente profundos con un gran desplazamiento sedimentario que forma importantes rebabas a lo largo de todo su contorno y abundantes superficies rugosas principalmente en su interior.

Las improntas de las manos presentan simetría lateral, forma arriñonada y son pentadáctilas, aunque en muchos casos las improntas de los dígitos I y V suelen no preservarse. Presentan en promedio un largo de 24,4 cm y un ancho de 30,9 cm, con una relación largo/ancho de 0,78. Las impresiones de los dígitos son gruesos y redondeados, sin presencia de improntas de garras. Las improntas de los dígitos I y V se orientan medial- y lateroposteriormente, respectivamente, mientras que las improntas de los dígitos II, III y IV se dirigen anteriormente, aunque en algunos casos las trazas de los dígitos II y IV divergen levemente hacia los laterales. El borde posterior de la huella presenta una muesca circular cóncava.

La impresión del pie tiene forma subcircular a subtriangular, sin una muesca lateral, con el eje mayor orientado en el sentido de la línea media, con un promedio de largo y ancho de 47,5 cm y 39 cm respectivamente. Las improntas de los dígitos son gruesos, se ubican entre antero- y lateralmente y presentan improntas de garras acuminadas, recurvadas lateralmente con ángulos variables de entre 10°–90° respecto al eje digital.

Comentarios: Por las características generales (i.e. manos con forma arriñonada, pentadáctilas, simetría lateral, impresiones de los dígitos gruesos y sin presencia de improntas de garras, y pies subcircular con impresiones de garras recurvadas lateralmente), se las vincula con productores perteneciente a los dinosaurios saurópodos titanosaurios.

Sin embargo, ante la falta de rastrilladas y detalles morfológicos de las huellas, no es posible asignarlas a un icnotaxón con seguridad.

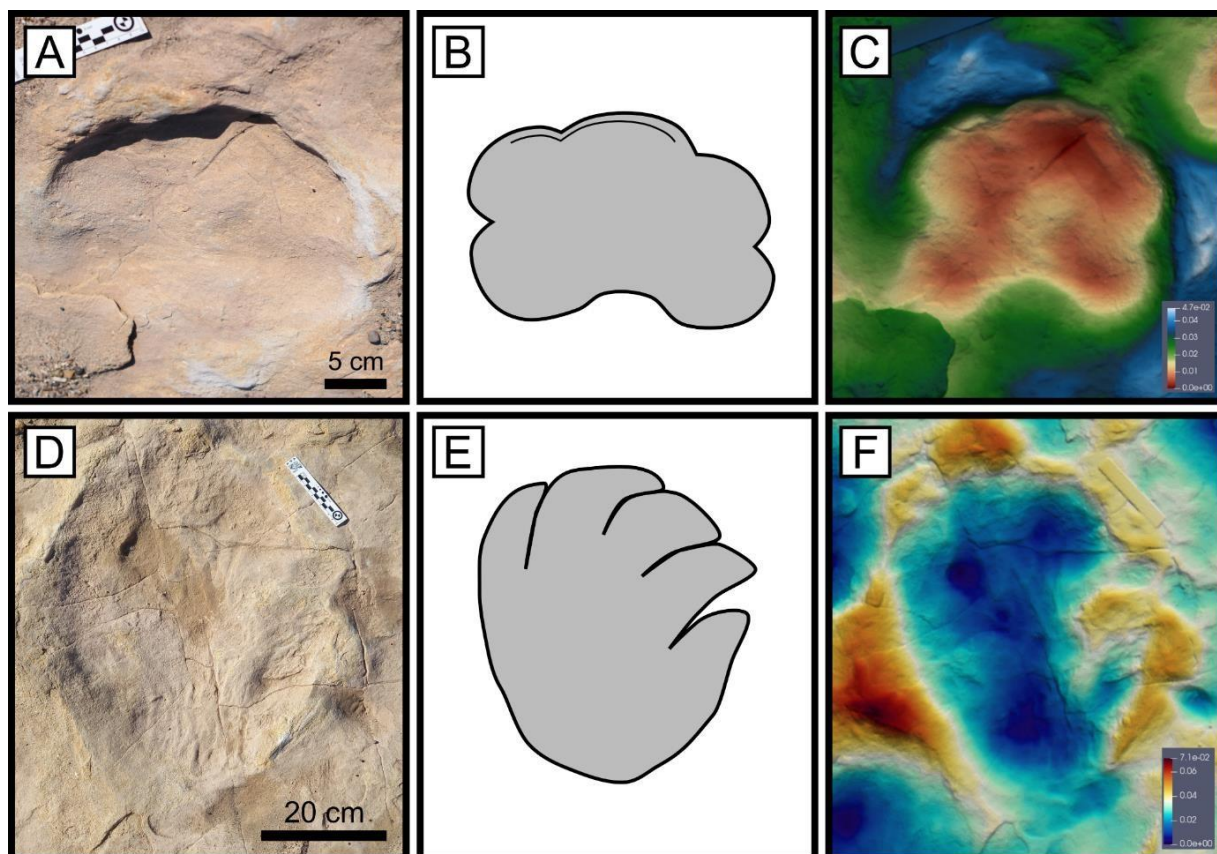


Figura 10: Huellas sauropodias indeterminadas: **A**, foto en vista superior de la huella de mano S1. Escala: 5 cm; **B**, esquema interpretativo de S1; **C**, modelo de elevación de S1; **D**, foto en vista superior de la huella del pie S2. Escala: 20 cm; **E**, esquema interpretativo de S2; y **F**, modelo de elevación de S2.

Huellas tridáctilas indeterminadas tipo A

Fig. 11 (A–D)

Material: dos huellas tridáctilas, denominadas informalmente como H1 y H2, asociadas en una rastrillada parcial (*sensu* Fig. 2A).

Descripción: Los especímenes corresponden a dos huellas tridáctilas, con simetría lateral, donde la huella H1 (Fig. 11C) se encuentra mejor preservada que la huella H2 (Fig. 11D), y en conjunto conforman una rastrillada parcial con un paso oblicuo de 1,10 m. Ambas presentan el margen posterior de la palma redondeado y tienen en promedio un largo de 28 cm y ancho de 23 cm. Las trazas de los dígitos son gruesos, relativamente cortos respecto al largo de las huellas, carecen de almohadillas y presentan improntas de garras en los dígitos II y III. Las divergencias entre las improntas de los dígitos II–III y III–IV son de 12° cada una, con una divergencia total de 24°.

Comentarios: Las huellas en general presentan un cierto grado de distorsión producto del sustrato donde fueron conservadas, con distinta calidad de preservación debido a la presencia

de ESIAM en la superficie.

La falta de detalle morfológico de las huellas sumado a las características generales que se pudieron rescatar (i.e. tridáctilas, simetría lateral, más largas que anchas, margen posterior de la palma redondeado, improntas de dígitos gruesos, cortos y cerrados con garras acuminadas), se las asocia a dinosaurios ornitópodos hadrosaurios como probable productor.

Sin embargo, la falta de detalle morfológico no permite proponer un grupo taxonómico más exclusivo, como tampoco asignarlas a un icnotaxón con seguridad.

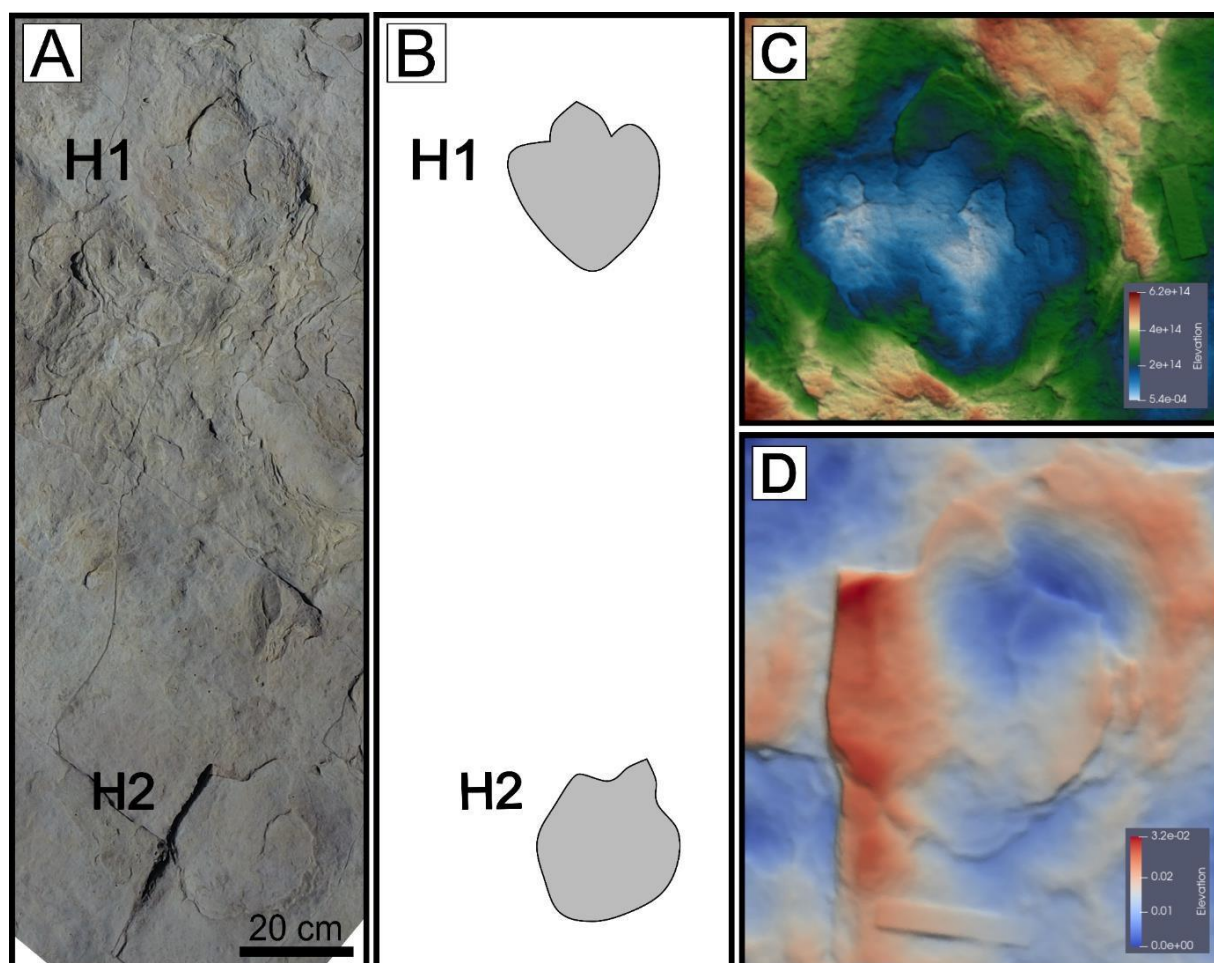


Figura 11: Huellas tridáctilas indeterminadas tipo A: **A**, foto en vista superior de las huellas H1–H2. Escala: 20 cm; **B**, esquema interpretativo de H1–H2; **C**, modelo de elevación de H1; y **D**, modelo de elevación de H2.

Huellas tridáctilas indeterminadas tipo B

Fig. 12 (A–D)

Material: dos huellas tridáctilas, denominadas informalmente como T1 y T2, asociadas en una rastrillada parcial (*sensu* Fig. 2A).

Descripción: Los especímenes corresponden a dos huellas tridáctilas de calidad preservacional

muy baja, posiblemente formando una rastrillada parcial, en cuyo caso el paso oblicuo sería de 0,8 m. El promedio de largo y ancho de las huellas es de 23 cm y 19 cm, respectivamente. El margen posterior de la impresión de la palma semitriangular. Las huellas son simétricas lateralmente, con un ángulo de divergencia total de 52° y ángulos laterales II–III y III–IV similares y de aproximadamente 27° cada uno.

Las improntas de los dígitos son relativamente esbeltas y alargadas, posiblemente por efecto de la preservación, sin trazas de almohadillas de los dígitos distinguibles. Los extremos distales parecen poseer improntas de garras acuminadas.

Comentarios: Las huellas presentan una marcada distorsión de su morfología debido a los movimientos del sedimento producto de la presión del autopodio del productor y las ESIAM presentes en la superficie. Por las características generales de las trazas (i.e. tridáctilas, simetría lateral, borde posterior de la palma semitriangular, improntas de dígitos esbeltos, alargados y cerrados con garras acuminadas) se las vincula con dinosaurios terópodos de mediano tamaño como probable productor. Sin embargo, no es posible proponer un grupo taxonómico más exclusivo ni asignarlas a un icnotaxón con seguridad.

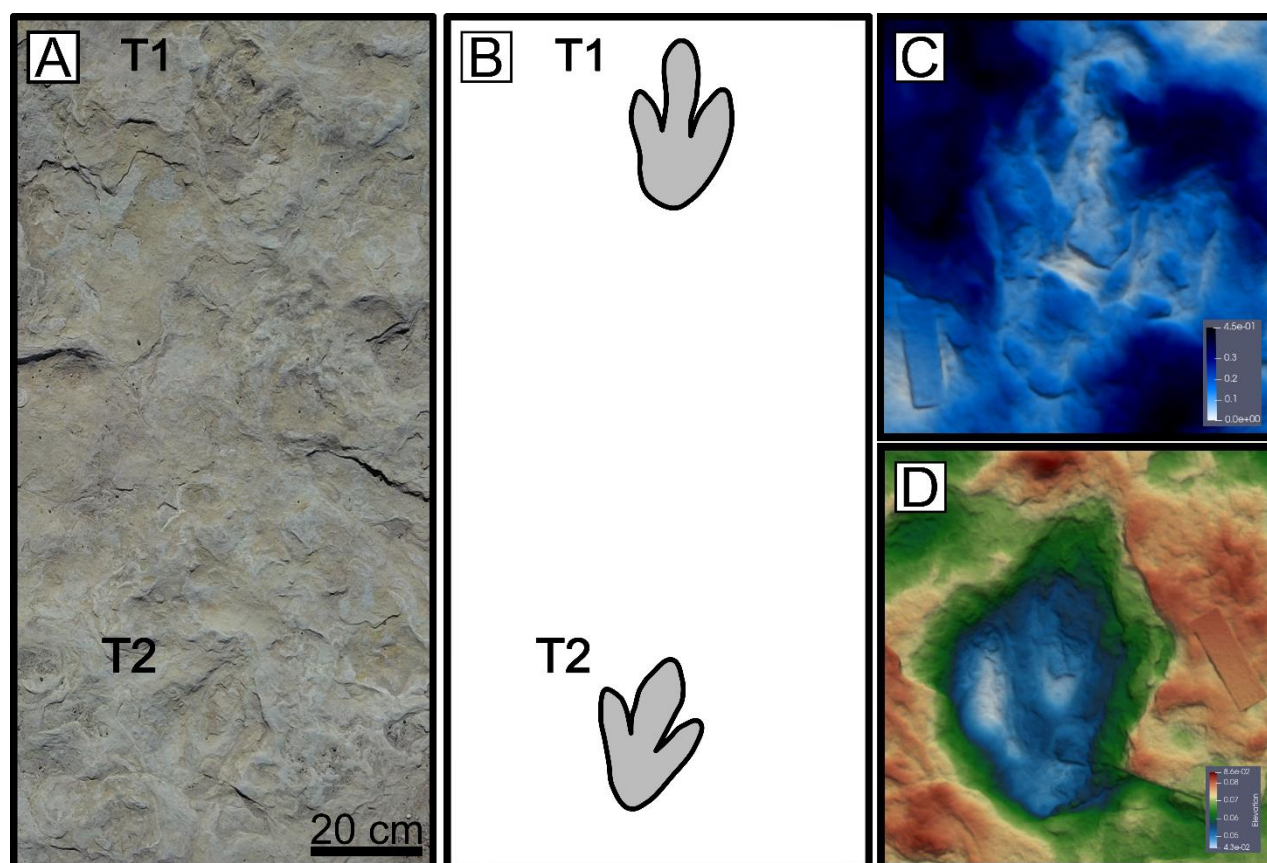


Figura 12: Huellas tridáctilas indeterminadas tipo B: **A**, foto en vista superior de las huellas T1–T2. Escala: 20 cm; **B**, esquema interpretativo de T1–T2; **C**, modelo de elevación de T1; y **D**, modelo de elevación de T2.

4.2.2. Direccionalidad de las huellas

Se midió la dirección respecto al norte de las 15 huellas de saurópodos, terópodo de mediano porte y hadrosaurio descritas en el presente trabajo (ver convenciones seguidas en 2.2.3). Se excluyeron en este análisis a las huellas avianas indeterminadas tipo *shorebirds* debido a que éstas están normalmente asociadas a un comportamiento de desplazamiento errático de sus productores. Dado la ausencia de rastrilladas que den una direccionalidad confiable, el resultado aquí sugerido será de índole estimativo.

Las medidas se encuentran resumidas en la Tabla 2 y representadas en un diagrama de rosas (Fig. 13). En este diagrama se muestra una franja mayor, que incluye las medidas de 4 huellas, dirigidas oeste-este en un intervalo de 75° – 90° . Otras tres franjas que constan cada una de dos huellas, se dirigen de noroeste a sureste en un abanico contemplando los rangos de 120° – 135° , norte a sur entre los 180° – 195° y noreste a suroeste en un intervalo de 210° – 225° . Finalmente, las cinco franjas de menor tamaño, integradas cada una de una huella, se dirigen de suroeste a noreste entre los 75° – 60° , oeste a este entre los 90° – 105° , noroeste a sureste en un intervalo entre 150° – 165° , sureste a noroeste en un abanico entre 300° – 315° y sur a norte abarcando de 345° – 360° .

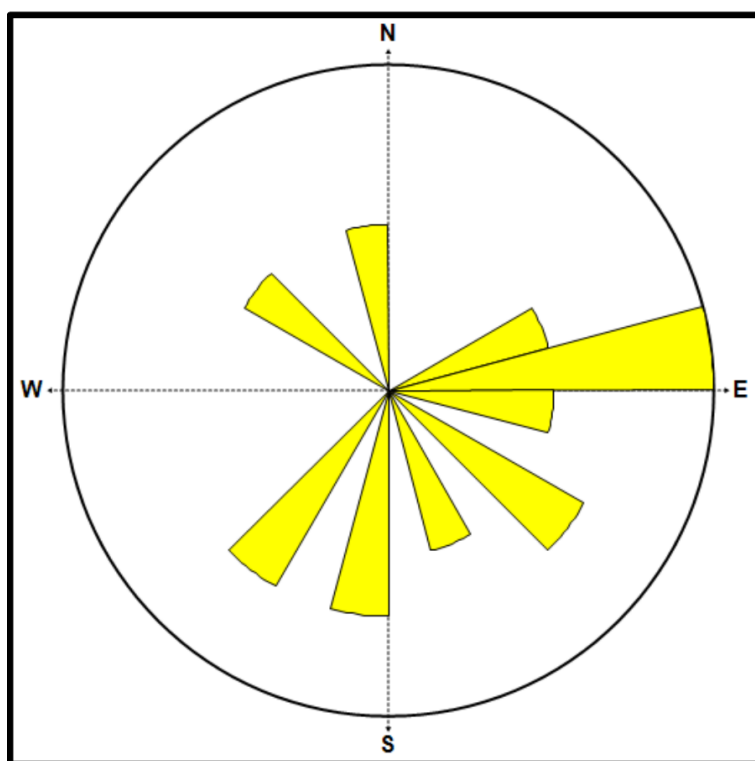


Figura 13: Diagrama de rosas que refleja la direccionalidad de las huellas de vertebrados.

Número	Rumbo
H1	219,56
H2	191,60
T1	124,44
T2	105,43
S1	129,57
S2	62,71
S3	81,36
S4	78,36
S5	75,82
S6	153,43
S7	84,53
S8	214,20
S9	354,60
S10	306,44
S11	189,55

Tabla 2: Rumbo expresado en grados para cada una de las huellas descritas. N=15.

4.2.3. Trazas de invertebrados

Skolithos Haldeman, 1840

Diagnosis: Tubo simple, no bifurcado, no decorado, que se extiende a lo largo de un eje, a veces levemente curvo, y orientado en sentido perpendicular a la estratificación (Haldeman, 1840).

Comentarios: Debido a las características generales de las trazas (i.e. estructuras simples no ramificadas en sentido perpendicular a los estratos portadores) los especímenes son asignados con seguridad al icnogénero *Skolithos*.

Skolithos isp.

Fig. 14A

Material: abundantes estructuras preservadas en la superficie portadora.

Descripción: Galerías de formación vertical respecto al plano de los estratos, circulares en corte transversal, sin bifurcaciones. El diámetro es de aproximadamente 5 mm, con el extremo superior en forma de embudo y relleno interno por una pelita masiva diferente a la roca hospedadora.

Comentarios: La calidad preservacional de los especímenes no permitenn una asignación icnotaxonómica con mayor certeza a nivel icnoespecífico.

Ophiomorpha Lundgren, 1891

Diagnosis: Sistemas de galerías simples a ramificadas con paredes revestidas al menos parcialmente con sedimento peletoidal aglutinado (Uchman, 1998).

Comentarios: *Ophiomorpha* se distingue de *Thalassinoides* y *Spongiomorpha* por la presencia de pellets en la pared (Knaust, 2017).

cf. *Ophiomorpha* isp.

Fig. 14B

Material: espécimen único.

Descripción: Estructura tipo galería vertical de 18 mm de diámetro con pellets redondeados

conformando la pared de la estructura. Presenta un relleno interno que no se distingue ni del exterior ni del material de los pellets y una coloración más oscura en los bordes de la pared.

Comentarios: La baja calidad preservacional, principalmente a la imposibilidad de ver la conformación de la pared y la morfología completa de la traza, imposibilita la asignación con certeza a un icnotaxón determinado.

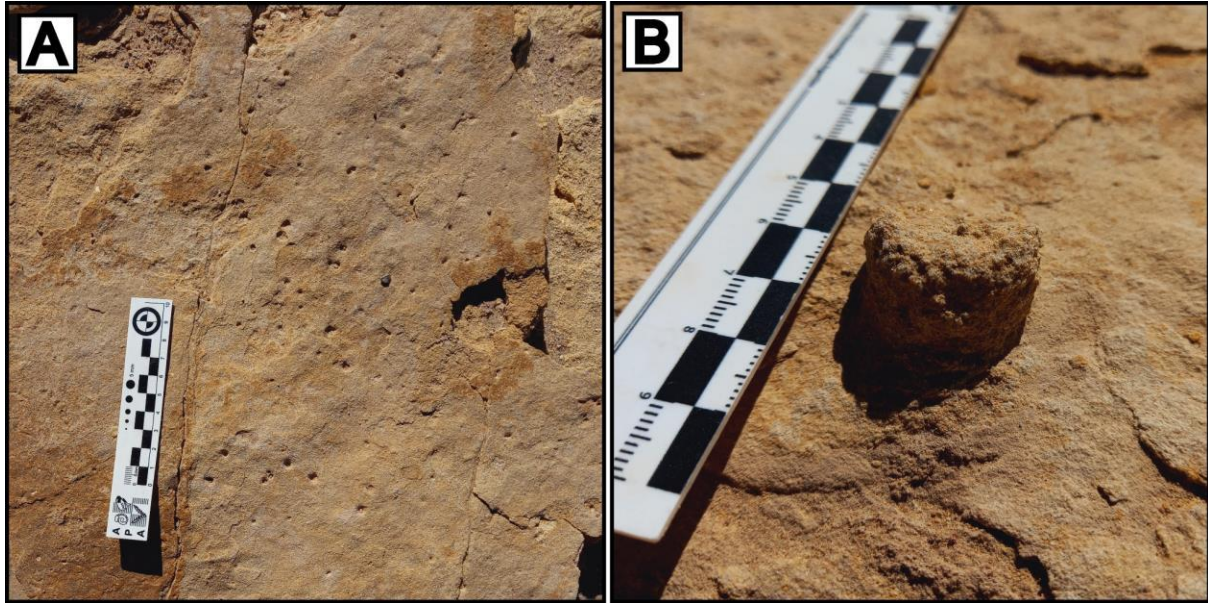


Figura 14: Trazas de invertebrados **A**, abundantes especímenes de *Skolithos* isp. en planta; y **B**, vista supralateral de cf. *Ophiomorpha* isp.

5. DISCUSIÓN

5.1. Aspectos paleobiológicos

5.1.1. Registro icnológico de vertebrados de la Formación Allen en ANPPC

En el sitio Calvo, en el ANPPC, provincia de Río Negro, se diferencia una única superficie con una gran abundancia de huellas, en la cual la sobreimpresión y preservación general de las mismas no permite distinguir la morfología precisa de la mayoría (Fig. 2). Sin embargo, se diferenciaron cuatro tipos diferentes de huellas, donde cada uno representa un interés icnológico particular para el ANPPC, donde:

- Las huellas avianas del sitio Calvo (Fig. 9) se caracterizan por ser tridáctilas con impresiones de dígitos delgados, simetría lateral y de pequeño tamaño, aquí consideradas como huellas de tipo *shorebirds*. Por otro lado, en niveles de la Formación Allen, se han mencionado huellas avianas asignadas a *Ignotornis* isp. (tetradáctilas, más largas que anchas e impronta de hálux prominente), dos icnitas asignadas a cf. *Barrosopus* isp. (tridáctilas o tetradáctilas, anisodáctilas de dígitos delgados e impronta de garras y almohadillas) y *Gruipeda* isp. (tetradáctila anisodáctila con impronta de almohadilla y garras) (Ortíz *et al.*, 2013; Urzagasti-Torres, 2022; Urzagasti-Torres *et al.*, 2022; Ortiz & Vernet, 2023). Al comparar las improntas avianas de tipo *shorebirds* aquí trabajadas con las huellas de aves costeras previamente registradas, estas presentan semejanzas en ser tridáctilas con impresiones de dígitos delgados y de pequeño tamaño. Sin embargo, la falta de una buena calidad preservacional impide hacer una descripción más detallada y por ende una mejor comparación. Por lo tanto, las huellas avianas descritas en el presente trabajo se suman al registro previamente conocido de huellas avianas asignadas a aves costeras para la Formación Allen en el ANPPC.
- Las huellas de saurópodos titanosaurios (Fig. 10) se caracterizan por tener impronta de manos con forma arriñonada, pentadáctilas, simetría lateral, impresiones de los dígitos gruesos y sin presencia de improntas de garras, e impronta de pies subcircular con impresiones de garras recurvadas lateralmente. Las huellas aquí descritas difieren de las registradas previamente en el área por presentar improntas de manos con forma arriñonada y pies con impresiones de garras recurvadas lateralmente. Previo al presente estudio, se tenía registro de improntas de saurópodos con manos semilunares y pies pentadáctilos y elongados, registradas en otros sitios del ANPPC (Calvo & Ortiz, 2011; Ortiz *et al.*, 2013; Paz *et al.*, 2014; Ortiz & Calvo, 2017; Díaz-Martínez *et al.*, 2018). Por lo tanto, las huellas de saurópodos titanosaurios aquí descritas se suman como un nuevo tipo de icnita,

ampliando el registro icnológico de huellas asignables a titanosaurios para la Formación Allen en el ANPPC.

- Las huellas tridáctilas indeterminadas tipo A (Fig. 11) fueron asignadas a un productor ornitópodo hadrosaurio y se caracterizan por ser tridáctilas con simetría lateral, más largas que anchas, margen posterior redondeado, borde posterior de la palma redondeado, improntas de dígitos gruesos, cortos y cerrados con garras acuminadas. Estas huellas presentan semejanzas con las improntas ya relacionadas con productores semejantes dentro del Área Natural Protegida Paso Córdoba, coincidiendo en tener borde posterior de la palma redondeado y dígitos cortos. Sin embargo, difieren de las huellas previamente documentadas debido a que estas se caracterizan por ser más anchas que largas y presentar improntas de dígitos romos (Calvo & Ortíz, 2011; Ortíz *et al.*, 2013; Ortíz & Calvo, 2017). Sobre la base de lo previamente dicho, las huellas tridáctilas indeterminadas tipo A se consideran como un posible tipo diferente a las ya registradas huellas de hadrosaurio para la Formación Allen dentro del ANPPC. De todas formas, dado que el registro del sitio Calvo se refiere únicamente a dos huellas y de dudosa calidad preservacional, las comparaciones con otros especímenes deben considerarse con reservas. En líneas generales, dicha variación entre las huellas de hadrosaurio ya registradas en el ANPPC con lo descrito en el presente trabajo carece de un considerable sustento debido a la calidad de su preservación.
- Las huellas tridáctilas indeterminadas tipo B (Fig. 12) fueron asignadas a un terópodo de mediano porte y diferenciadas por ser tridáctilas con simetría lateral, borde posterior de la palma semitriangular, improntas de dígitos esbeltos, alargados y cerrados con garras acuminadas. Este tipo de morfología representa un registro novedoso para los niveles de la Formación Allen en Paso Córdoba, debido a la ausencia previa de huellas asignables a terópodos para la unidad en el área.

Hasta la fecha, el registro icnológico de la Formación Allen en el ANPPC contaba con huellas de ornitópodos (*Hadrosauridae* indet. y cf. *Iguanodontopodidae* indet.), saurópodos titanosaurios y litostrotios y avianas asignadas a *Barrosopus slobodai*, *Gruipeda* isp. e *Ignotornis* isp., además de huellas avianas indeterminadas (ver convenciones seguidas en 3.3.2). A dicho registro se le suman las huellas terópodos de mediano porte, como icnitas novedosas para el ANPPC y, las demás huellas registradas en el sitio Calvo, se añaden al registro de la Formación Allen en Paso Córdoba como huellas que amplían la variedad o aportan más información al registro icnológico ya existente.

5.1.2. Paleocomunidad de vertebrados de la Formación Allen en ANPPC

Sobre la base de que el registro icnológico complementa el osteológico, su estudio aporta a la comprensión y reconstrucción de la paleofauna (e.g. Leonardi, 1981; Thulborn, 1990; Díaz-Martínez *et al.*, 2015a, 2016). El contenido de restos fósiles de vertebrados procedentes de la Formación Allen en el área de Paso Córdoba, tanto corpóreos como trazas, se caracteriza por estar conformada por grandes y pequeños vertebrados, principalmente ornitópodos (hadrosaurios e iguanodontes), saurópodos (titanosaurios y litostrotios), *shorebirds* (aves costeras), abelisáuridos y pequeños vertebrados (ver convenciones seguidas en 3.3).

Leanza *et al.* (2004) caracterizaron el registro fosilífero de tetrápodos de la Formación Allen y sus equivalentes estratigráficos (las formaciones Angostura Colorada, Loncoche, Los Alamitos y La Colonia), denominándolo como asociación Alleniana (= Alamitense *sensu* Bonaparte, 1991, = Alamitian SALMA *sensu* Flynn and Swisher, 1995). Esta asociación de taxones abarcó el Campaniano tardío–Maastrichtiano temprano y estuvo conformado tanto de linajes derivados autóctonos de Gondwana como de probables taxones laurasianos. Entre los tetrápodos que conforman la asociación Alleniana se incluyen tortugas pleurodiras y meiolánidos, anfibios pípidos y leptodactílidos, cocodrilos mesoeucrocodilios y neosuquios, serpientes madtsoidas, lagartos, esfenodontes y mamíferos, además de diversos dinosaurios (Leanza *et al.*, 2004, Fig. 15). Este último grupo abarca, entre otros, a los dinosaurios titanosaurios saltasaurinos, eutitanosaurios, grandes terópodos abelisáuridos y otros indeterminados menores, ornitópodos (hadrosáuridos, hadrosaurinos y lambeosaurinos) y ornitisquios anquilosaurios, además de aves (ornitotorácicas, ornituras y no ornituras). Parte de estos elementos de la asociación (i.e. hadrosaurios, saurópodos titanosaurio, aves, abelisáuridos y pequeños vertebrados) son concordantes con los posibles productores de las huellas descritas (Leanza *et al.*, 2004).

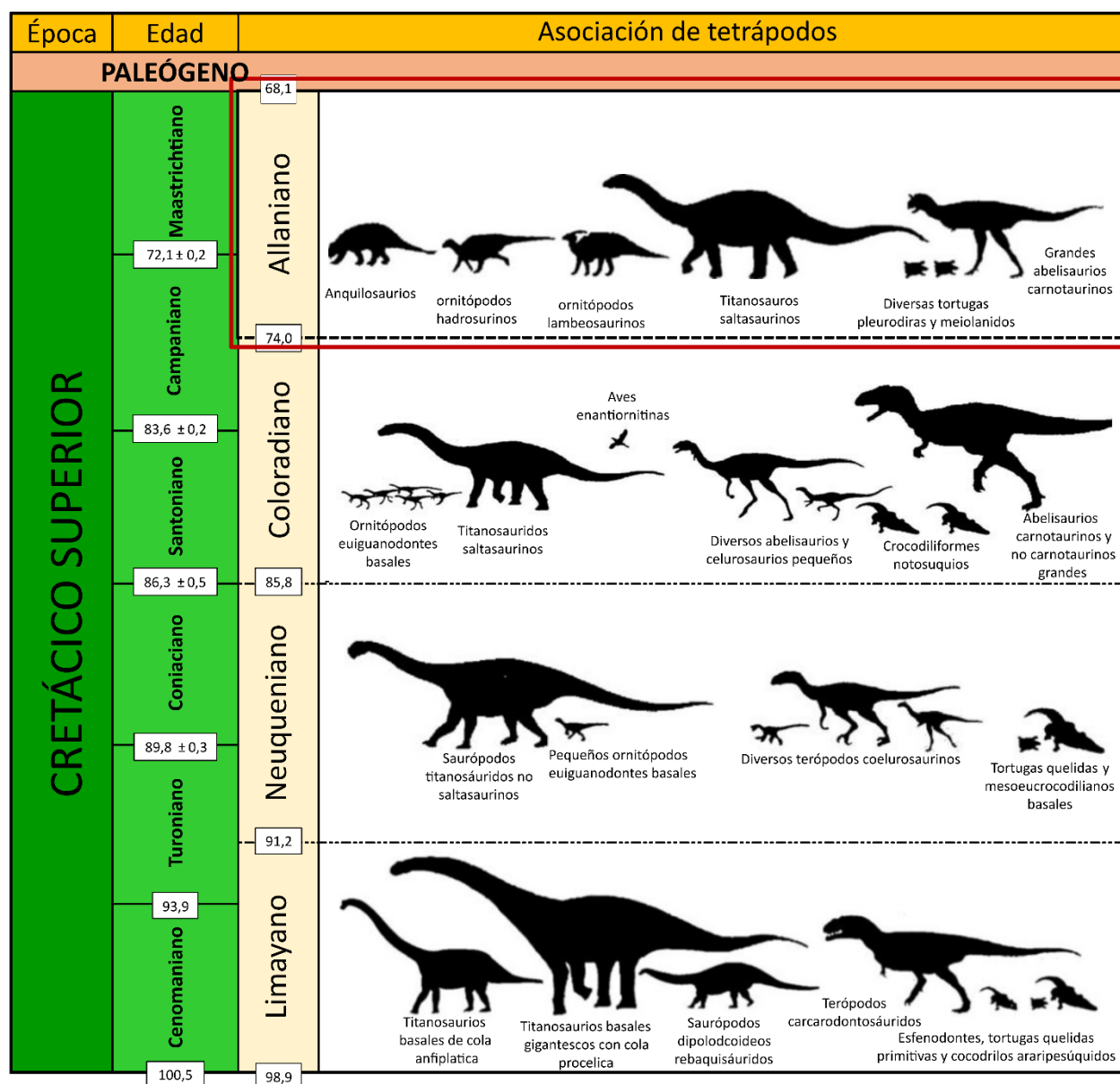


Figura 15: Asociaciones de tetrápodos propuestos para el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina, donde el cuadro rojo remarca la comunidad de tetrápodos Allanianos. Obtenido y modificado de Leanza *et al.* (2004).

5.1.3. Interpretación comportamental de la paleocomunidad

Respecto a aspectos etológicos de los individuos productores, la presencia de cuatro tipos diferentes de abundantes huellas en una superficie de tamaño reducido daría a entender que el área habría sido una superficie de paso concurrida. La carencia de rastrilladas (i.e. solo se han identificado dos rastrilladas parciales) dificulta la correcta interpretación del comportamiento desplegado por los individuos en el área. Sin embargo, se podría inferir una idea general sobre la base de que la ocurrencia en la dirección de las huellas, carentes de una orientación predominante, y el tamaño de la superficie, podrían indicar que el área de estudio

fue un punto intermedio entre múltiples áreas o también un punto de interés donde la paleocomunidad permaneciera. Es decir, el área de estudio podría haber sido una zona concurrida por los individuos para desplazarse de un área a otra o permanecer en ella.

Las ondulitas presentes en la superficie portadora tienen una orientación noreste–suroeste, indicando una paleocorriente orientada noroeste–sureste ($294,39^{\circ}$ – $114,39^{\circ}$) (Fig. 6). Al incorporar el dato de las orientaciones de las huellas aisladas de grandes vertebrados presentes en la misma superficie, se sugiere que no habría una tendencia de la paleocomunidad por desplazarse de alguna manera según la paleocorriente. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que la superficie saturada en agua, donde se desarrollaron las ondulitas y la mata microbiana, fuera fuertemente concurrida por los individuos debido a su fuente de agua o para desplazarse de un área a otra.

5.1.4. Comparación con otros sitios portadores similares

Hasta la fecha, en Sudamérica se han registrado escasas localidades cuyas superficies contienen huellas de vertebrados del Cretácico Superior superior caracterizadas por tener una alta icnodiversidad. Cerca de la ciudad de Sucre, al sur de Bolivia, se encuentra el yacimiento icnológico de Cal Orck'o, en niveles de la Formación El Molino (Maastrichtiano medio; Hippler, 2000). El sitio cuenta con un total de nueve niveles donde se han identificado hasta nueve icnotaxones vinculados con dinosaurios (Meyer *et al.*, 2021). Uno de estos niveles se correspondía con una superficie de aproximadamente 25.000 m² con una inclinación de sus estratos de 70°, actualmente con partes perdidas por desprendimientos de rocas, representando un ambiente lacustre abierto, que preservaba huellas de titanosaurios de tamaño medio, terópodos pequeños e intermedios, ornitópodos y anquilosaurios (Meyer *et al.*, 1999, 2001, 2021). Otro sitio en Bolivia está ubicado en el sinclinal de Maragua, al este de Sucre, dónde afloran estratos pertenecientes a la Formación Chaunaca (Campaniano?) en diferentes localidades (Humaca, Chaunaca, Ch'uullcumayu, Pucajata y Niñu Mayu). Esta última es de relevancia ya que presenta una superficie con huellas de saurópodos, atribuible al icnotaxón *Caloreksauripus lazari*, huellas de terópodos y de anquilosaurios de tamaño mediano (Meyer *et al.*, 2021).

Por otro lado, en el territorio de Argentina, destaca el registro de la localidad de Maimará donde aflora la Formación Yacoraite (Maastrichtiano–Daniano; Marquillas, 1985). Esta presenta varios niveles con huellas, dónde una de las superficies, que representa un ambiente intermareal–submareal inferior, presenta huellas de *Hadrosauropodus* isp., titanosaurios, ornitisquios y terópodos (Cónsole-Gonella *et al.*, 2017).

Hasta la fecha, todas las superficies con huellas que habían sido registradas en ANPPC eran monoicnoespecíficas. La superficie del sitio Calvo aquí descrita registra al menos cuatro tipos de huellas de vertebrados diferentes, dinosaurios saurópodos titanosaurios, terópodos de mediano porte y ornitópodos hadrosaurios, además de avianas tipo *shorebirds*. Por lo tanto, el área sobresale del resto de sitios icnológicos dentro del ANPPC por su alto grado de icnodiversidad. Esta característica podría reflejar la importancia del área para los diversos individuos que la transitaban, siendo esta una zona relevante de paso tanto para carnívoros como diversos herbívoros que conformaron la fauna de vertebrados del Cretácico Superior superior.

5.1.5. Icnocenosis del sitio

Una icnocenosis se define como el conjunto de trazas fósiles producidos por una comunidad biológica que puede caracterizarse mediante criterios morfológicos (Hunt & Lucas, 2007; Buatois & Mángano, 2011, y referencias allí citadas).

Sobre la base de lo previamente dicho, las huellas preservadas en la superficie aquí estudiada podrían representar una posible icnocenosis. Esta propuesta se sustenta en que las huellas se preservaron en una superficie con crecimiento de matas microbianas y al compararlas con análogos modernos, estas suelen ser susceptibles a las variaciones en la energía del sistema, donde su crecimiento diario suele ser rápido (Noffke, 1997, 2010; Noffke *et al.*, 1997, 2001;). Por otro lado, el techo del estrato con huellas tiene un grado de sobreimpresión alto (donde las huellas deforman las improntas previamente formadas), lo cual podría indicar que el tiempo entre pisadas de los distintos individuos sería escaso, quizás de algunos días o semanas. Un ejemplo de esta sobreimpresión son las huellas avianas descritas, algunas de las cuales se preservaron dentro de una impronta indeterminada de gran porte, dando a entender que la diferencia temporal entre pisadas habría sido también escasa. Por lo tanto, se sugiere que diversos productores que habrían conformado al menos parte de la paleocomunidad en esa zona habrían deformado la mata microbiana en un tiempo relativamente acotado, y esta habría funcionado como agente bioestabilizante del sustrato preservando las huellas y dejando su registro en el sustrato.

De esta forma, la icnocenosis propuesta estaría representando parte de una paleocomunidad compuesta, mayoritariamente, de herbívoros cuadrúpedos (saurópodos principalmente y hadrosaurios) y en menor instancia depredadores (terópodo de mediano porte), además de *shorebirds* o aves costeras. Es decir, la paleocomunidad sería representada por individuos pequeños, quizás de pocos centímetros, como es el caso de las aves costeras,

hasta individuos grandes a gigantes, como el caso de los terópodos, saurópodos y hadrosaurios.

5.2. Interpretación paleoambiental del sitio Calvo

El perfil sedimentológico relevado en el área de estudio abarca el techo de la Formación Anacleto, con facies centimétricas de pelítica asociadas a un ambiente lacustres, y pasa de manera transicional a la base de la Formación Allen, conformada (al techo del perfil) por estratos arenosos de varios metros que se asocia a un ambiente eólico.

Las rocas de la Formación Anacleto representan una sucesión continental conformada por una prevalencia de fangolitas y limolitas arenosas poco consolidadas, de color variable entre las tonalidades del rojo, gris-verdoso hasta el blanco y con abundante cuarzo y micas. En línea general, estos depósitos indican ambientes continentales fluvio-aluviales de baja energía. Dicha interpretación de los estratos tiene semejanza con lo mencionado por Paz *et al.* (2014) como Facies 1 y Facies 2, a las cuales asignan a estratos lacustres de tipo centro de lago (*offshore*) y prodelta, respectivamente. La presencia de chips sedimentarios, localmente asociados a los depósitos pelíticos, puede sugerir eventos depositacionales caracterizados por gradientes energéticos mayores. Estos eventos de más alta energía se alternan a eventos de probable estancamiento del sistema, sugeridos por los depósitos laminados con abundantes ostrácodos y materia orgánica. En estos depósitos, en las cercanías del área de estudio, han sido encontrados pequeños dientes y restos óseos de peces (P. Citton, com. pers.). Las variaciones de energía, sumado a la presencia de materia orgánica, ostrácodos y restos de peces, indicarían un lapso de tiempo donde la línea de base varió considerablemente. Esta interpretación local muestra la transición entre las formaciones Anacleto y Allen (Armas & Sánchez, 2011; Paz *et al.*, 2014; Díaz-Martínez *et al.*, 2018; Rodríguez *et al.*, 2023).

La tendencia granocreciente que ha sido observada en el perfil sedimentológico indica un aumento de la energía del ambiente y se considera compatible con la transición hacia la Formación Allen, que se caracteriza por psamitas que van de grano fino a grueso (Rodríguez *et al.*, 2023, y referencias allí citadas). En el perfil estudiado, se consideran a las primeras areniscas aflorantes por encima de los depósitos pelíticos con chips como probable base de la Formación Allen. Esta base presenta:

- Huellas de pequeños y grandes vertebrados, que preserva un total de cuatro tipos diferentes de huellas asignados a saurópodos titanosaurios, aves costeras, hadrosaurio y terópodo de mediano porte.
- Evidencia de ESIAM que varían de algunos milímetros a pocos centímetros, donde las más abundantes en la superficie portadora son las rebabas bioestabilizadas y las *wrinkle*

marks, además de las *crack tapestry* y *flipp-over mat*. En el caso de las superficies rugosas, están presentes tanto dentro como fuera de las huellas, y junto con los dobleces, indicarían ambientes de alta energía o que tuvieron variaciones considerables en la energía del sistema (Gerdes *et al.*, 2000; Noffke, 2010; Bournod *et al.*, 2014). Por otro lado, las rebabas bioestabilizadas y los *crack tapestry* indicarían periodos de calma idóneos para que la mata microbiana se recupere y/o se desarrolle (Gerdes *et al.*, 2000; Noffke, 2010). Esto podría indicar eventos cíclicos de aumentos y disminuciones, no muy grandes, de la energía en el sistema que afectaron en la proliferación de los organismos que conformarían la mata microbiana. Cabe destacar que la mata microbiana, producto de la actividad biológica de los organismos que la conforman, cumplió la función de agentes bioestabilizantes del sustrato, permitiendo la formación y preservación de huellas (e.g. Seilacher, 2008; Genise *et al.*, 2009; Marty *et al.*, 2009).

- Estratos con ondulitas orientados noreste–suroeste lo que estaría demostrando la presencia de una paleocorriente predominante con orientación noroeste–sureste.
- Trazas de invertebrados que se conforman de abundantes especímenes de *Skolithos* isp. y un único ejemplar de cf. *Ophiomorpha* isp. Los ejemplares asignados a *Skolithos* son un indicador común de aguas someras, costeros y marinos marginales con alta energía, pero se los puede encontrar en diversos ambientes continentales y marinos (Knaust, 2017). Por otro lado, la presencia de *Ophiomorpha* se relaciona a ambientes marginales y costeros de alta energía, sin embargo, se puede encontrar en diversas facies marinas hasta, no muy frecuentemente, continentales (Frey *et al.*, 1978; Leaman *et al.*, 2015; Knaust, 2017). Ambas trazas se incluyen en la categoría etológica Domichnia. esta clasificación fue propuesta por Seilacher (1953), la cual agrupa a las trazas que representan un mismo tipo de comportamiento (Seilacher, 1967). La categoría etológica Domichnia comprende estructuras de vivienda de tipo domicilio permanente y suelen ser construidas por organismos infaunales que son suspensívoros sésiles y depredadores pasivos (Seilacher, 1953; Buatois & Mangano, 2011).

La misma unidad termina en el perfil siendo representada por areniscas con estratificación en artesa y tendencia interna granocreciente. Entonces, la base de la Formación Allen expuesta en el área de estudio preserva depósitos de planicie de inundación con depositación cíclica que rápidamente pasa a un sistema de dunas e interdunas asociados a ambientes eólicos. Esta interpretación local se condice con la realizada previamente para el resto de la unidad en la zona (Armas & Sánchez 2013, 2015; Paz *et al.*, 2014; Díaz-Martínez *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2022; Rodríguez *et al.*, 2023).

6. CONCLUSIONES

En el presente Trabajo Final de Grado se estudió, con un enfoque icnológico y sedimentológico, una superficie que contiene abundantes huellas preservadas al techo del estrato portador. Dicha área de estudio se denomina como sitio Calvo y había sido previamente trabajada brevemente (Calvo & Ortíz, 2011, 2013).

Así, en el presente TFG se llegaron a las siguientes conclusiones:

1. La superficie icnoportadora en el sitio Calvo, ubicado en el cañadón de la Tranquera y aflorante en la base de la Formación Allen (Grupo Malargüe), preserva al menos cuatro tipos diferentes de huellas de vertebrados que estarían representando a cuatro grupos de productores. El repertorio icnológico, en los grupos taxonómicos relacionados al mismo, presenta las siguientes características:
 - a. En un pequeño sector, con alta superposición y sin direccionalidad definida, se han encontrado huellas avianas de tipo *shorebirds*, caracterizadas por ser tridáctilas con impresiones de dígitos delgados y separados por ángulos amplios, simetría lateral y aspecto general delicado y de pequeño tamaño.
 - b. En casi toda la superficie, se preservaron abundantes huellas sauropodias indeterminadas, con alto grado de superposición, asignadas a dinosaurios saurópodos titanosaurios debido a que presentan manos con forma arriñonada, pentadáctilas, simetría lateral, impresiones de los dígitos gruesos y sin presencia de improntas de garras, y pies subcircular con impresiones de garras recurvadas lateralmente.
 - c. Asociadas en una rastrillada parcial, se encontraron dos huellas tridáctilas indeterminadas tipo A asignadas a dinosaurios ornitópodos hadrosaurios y caracterizadas por ser tridáctilas, simetría lateral, más largas que anchas, margen posterior redondeado, borde posterior de la palma semitriangular, improntas de dígitos gruesos, cortos y cerrados con garras acuminadas.
 - d. En cercanía a las anteriores y también dispuestas en una rastrillada parcial, se preservaron dos huellas tridáctilas indeterminadas tipo B asignadas a dinosaurios terópodos de mediano tamaño identificadas por ser tridáctilas, simetría lateral, borde posterior de la palma semitriangular, improntas de dígitos esbeltos, alargados y cerrados con garras acuminadas
2. La superficie podría preservar una icnocenosis con una icnodiversidad alta que está integrada por abundantes titanosaurios, aves costeras, hadrosaurios y terópodos de mediano porte. Al menos esos integrantes de la paleocomunidad podrían haber frecuentado

el área con el propósito de desplazarse de un área a otra y/o permanecer en ella.

3. Las huellas aquí descritas aumentan el registro icnológico de la Formación Allen en el ANPPC, principalmente con el primer registro de huellas de terópodo de mediano porte. Nuevas huellas de saurópodos titanosaurios y de hadrosaurio que se añaden al registro como un nuevo tipo de huellas asignadas a dichos grupos taxonómicos. Finalmente, las huellas de tipo *shorebirds* se suman al registro icnológico previamente mencionadas en el ANPPC.
4. La superficie portadora de huellas contiene también dos tipos de trazas de invertebrados identificados como *Skolithos* isp., compuesto por excavaciones simples, de formación vertical respecto al plano de los estratos, circulares en corte transversal y sin bifurcaciones. Por otro lado, el único ejemplar de cf. *Ophiomorpha* isp. consiste en una estructura tipo galería vertical con pellets redondeados conformando la pared de la estructura. Ambas trazas se incluyen en la categoría etológica Domichnia que comprende estructuras de vivienda de tipo domicilio permanente y suelen ser construidas por organismos infaunales que son suspensívoros sésiles y depredadores pasivos.
5. La superficie portadora de huellas preserva diversos tipos de estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) de la cual se identificaron rebabas bioestabilizadas, *crack tapestry*, superficies rugosas y dobleces. La presencia de las ESIAM favoreció la formación y preservación de las huellas brindando estabilidad al sustrato producto de una bioestabilización temprana por parte de la microbiota que conformaba la mata microbiana.
6. El paleoambiente local se interpreta, a la base del perfil, como un ambiente continental fluvio-aluvial de baja energía, identificado como la Formación Anacleto. Este transiciona a una planicie de inundación de depositación cíclica (donde se encuentra el estrato con abundantes huellas, ESIAM y trazas de invertebrado) seguido de un sistema de dunas e interduna asociados a ambientes eólicos, identificados como la base de la Formación Allen. Esta interpretación paleoambiental se condice con la realizada previamente para el resto de la unidad en la zona.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, C., Álvarez Soria, J., Barbieri, R., Brandt, E., Canudo, J. I., Capobianco, A., Cárdenas, M., Cruzado Caballero, P., de Valais, S., Díaz-Martínez, I. Escobar, S., Garat, L. M., Meso, J., Montes, R., Olmos, N., Ostan, J., Panicles, P., Ponce, D. A., Salgado, L., Tapia, I., Walter, D., Windholz, G., Yunes, Y. & Zurriaguz, V. (2016). Nuevos restos de Sauropoda (Titanosauria) de la Formación Allen (Cretácico Superior) en Paso Córdoba (General Roca, Provincia de Río Negro). *Ameghiniana, abstract supplement*, 53(4), R5.
- Andreis, R. R., Iñiguez Rodríguez, A. M., Lluch, J. A. & Sabio, D. A. (1974). Estudio sedimentológico de las Formaciones del Cretácico Superior del área del lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 29, 83–104.
- Angulo, R. & Casamiquela, R. (1982). Análisis estratigráfico de las unidades aflorantes en los acantilados de la costa norte del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro y extremo austral de la Provincia de Buenos Aires) entre los meridianos 62 30'y 64 30'O. *Mundo Ameghiniano*, 2, 20–73.
- Aramayo, S. A. (1987). *Plohophorus* aff. *figuratus* (Edentata, Glyptodontidae) en la Formación Río Negro (Mioceno tardío-Plioceno), provincia de Río Negro, Argentina. Importancia bioestratigráfica. Libro de actas 10° Congreso Geológico Argentino, 3, 171–174. Tucumán.
- Aramayo, S. A. (2007). Neogene vertebrate palaeoichnology of the north Atlantic coast of the Río Negro province, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional - Rio de Janeiro*, 65(4), 573–584.
- Armas, P. & Sánchez, M. L. (2011) Análisis estratigráfico secuencial de las formaciones Anacleto y Allen (Cretácico Tardío) en el borde nororiental de Cuenca Neuquina, Argentina. *Andean geology*, 38(1), 119–155.
- Armas, P. & Sánchez, M. L. (2013). Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formación Allen, Grupo Malargüe, cuenca Neuquina-Río Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(1), 65–79.
- Armas, P. & Sánchez, M. L. (2015). Hybrid coastal edges in the Neuquén Basin (Allen Formation, Upper Cretaceous, Argentina). *Andean Geology*, 42(1), 97–113.
- Arregui, C., Carbone, O. & Martínez, R. (2011). El Grupo Cuyo (Jurásico temprano-medio) en la Cuenca Neuquina. Libro de actas XVIII Congreso Geológico Argentino, 77–

89. Neuquén.

- Bonaparte, J. F. (1991). Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología*, 4(3), 15–123.
- Bose, S. & Chafetz, H. S. (2009). Topographic control on distribution of modern microbially induced sedimentary structures (MISS): a case study from Texas coast. *Sedimentary Geology*, 213, 136–149.
- Bouougri, E. H. & Porada, H. (2012). Wind-induced mat deformation structures in recent tidal flats and sabkhas of SE-Tunisia and their significance for environmental interpretation of fossil structures. *Sedimentary Geology*, 263–264, 56–66.
- Bournod, C. N., Cuadrado, D. G., Carmona, N. B., Ponce, J. J. & Pan, J. (2014). Estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) en la planicie de marea de Puerto Rosales, estuario de Bahía Blanca. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 71(3), 331–344.
- Brissón Egli, F., Agnolín, F. L. & Novas, F. (2016). A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroidae) from the Paso Córdoba locality (Santonian), Río Negro, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(4), e1119156.
- Bromley, R. G. (1990). *Trace Fossils. Biology and Taphonomy*. London: Unwin Hyman.
- Bromley, R. G. (1996). *Trace fossils. Biology, Taphonomy and Applications*. London: Chapman & Hall.
- Buatois, L. A. & Mangano, M. G. (2012). *Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press.
- Calvo, J. O. & Ortiz, R. A. (2011). Nuevos registros de Dinosauria en la Formación Allen, (Cretácico superior) en el Área Natural Protegida Paso Córdoba. General Roca, Río Negro. *Ameghiniana, abstract supplement*, 48(4), R150.
- Calvo, J. O. & Ortiz, R. A. (2013). Hadrosaur ichnites from Río Negro province (Upper Cretaceous). *Ameghiniana, abstract supplement*, 50(6), R38.
- Carrano, M. T. & Wilson, J. A. (2001). Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology*, 27 (3), 564–582.
- Casamiquela, R. M. (1964). *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Colegio Industrial Pío IX. Buenos Aires.
- Casamiquela, R. M. (1974). El bipedismo de los megaterioideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica. *Ameghiniana*, 11(3), 249–282.

- Citton, P., Díaz-Martínez, I., de Valais, S. & Cónsole-Gonella, C. (2018). Triassic pentadactyl tracks from the Los Menucos Group (Río Negro province, Patagonia, Argentina): possible constraints on the autopodial posture of Gondwanan trackmakers. *PeerJ*, 6, e5358. DOI: 10.7717/peerj.5358
- Cónsole-Gonella, C. A., de Valais, S., Marquillas, R. A. & Sánchez, M. C. (2017). The Maastrichtian-Danian Maimará tracksite (Yacoraite Formation, Salta group), Quebrada de Humahuaca, Argentina: environments and ichnofacies implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 468, 327–350. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.11.008
- Cónsole-Gonella, C. A., Díaz-Martínez, I., de Valais, S., Citton, P. & Paniceres, P. (2019). Presencia de excavaciones de vertebrados fósiles en la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano), Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 20(2), R7.
- D'Elia, L., Bilmes, A., Naipauer, M., Vergani, G. D., Muravchik, M. & Franzese, J. R. (2020). The Syn-Rift of the Neuquén Basin (Precuyano and Lower Cuyano Cycle): Review of Structure, Volcanism, Tectono-Stratigraphy and Depositional Scenarios. En: D.Kietzmann, & A. Folguera (Eds.), *Opening and Closure of the Neuquén Basin in the Southern Andes* (pp. 3–21). Springer Earth System Sciences. Springer, Cham.
- de la Fuente, M. S., Barbieri, R. & Chafrat, P. (2010). Una tortuga Chelidae (Testudines: Pleurodira) de cuello largo en el Grupo Neuquén, Río Negro, Argentina. Significado cronológico y paleobiogeográfico. *Andean Geology*, 37(2), 398–412.
- de Valais, S. & Cónsole-Gonella, C. (2019). An Updated Review of the Avian Footprint Record from the Yacoraite Formation (Maastrichtian-Danian), Northwestern Argentina. *Ichnos*, 26(3), 224–241.
- de Valais, S. & Melchor, R. N. (2008). Ichnotaxonomy of bird-like footprints: an example from the Late Triassic-Early Jurassic of Northwest Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1), 145–159.
- de Valais, S. (2008). *Ichнологía de tetrápodos triásicos y jurásicos de Argentina: aportes al origen de las aves y los mamíferos* (Tesis Doctoral no publicada, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires).
- de Valais, S., Díaz-Martínez, I., Citton, P. & Cónsole-Gonella, C. (2020). Vertebrate tracks of the Río Negro province, Patagonia, Argentina: stratigraphy, palaeobiology and environmental contexts. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 77(3), 402–426.
- Díaz-Martínez, I. & de Valais, S. (2014). Estudio de la variabilidad en la conservación de

- huellas de tetrápodos del Triásico Superior de Los Menucos, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 52(8), 13–14.
- Díaz-Martínez, I., Castanera, D., Gasca, J. M. & Canudo, J. I. (2015a). A reappraisal of the Middle Triassic chirotheriid *Chirotherium ibericus* Navás, 1906 (Iberian Range NE Spain), with comments on the Triassic tetrapod track biochronology of the Iberian Peninsula. *PeerJ*, 3, e1044. DOI: 10.7717/peerj.1044
- Díaz-Martínez, I., Consolé-Gonella, C. A., de Valais, S., Citton, P. & Panicles, P. (2019). Excavaciones de vertebrados asociadas a las facies eólicas de la Formación Allen (Cretácico superior) en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 20(1), R76.
- Díaz-Martínez, I., Consolé-Gonella, C., de Valais, S. & Salgado, L. (2018). Vertebrate tracks from the Paso Córdoba fossiliferous site (Anacleto and Allen formations, Upper Cretaceous), Northern Patagonia, Argentina: Preservational, environmental and palaeobiological implications. *Cretaceous Research*, 83, 207–220. DOI:10.1016/j.cretres.2017.07.008
- Díaz-Martínez, I., de Valais, S. & Consolé-Gonella, C. (2016). First evidence of *Hadrosauropodus* in Gondwana (Yacoraite Formation, Maastrichtian-Danian), northwestern Argentina. *Journal of African Earth Sciences*, 122, 79–87. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2016.02.012
- Díaz-Martínez, I., de Valais, S., Yunes, Y., Garat, L. & Salgado, L. (2015b). Tafonomía y paleoecología de un nuevo yacimiento del Cretácico Superior (Formación Allen) con restos de dinosaurios en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana, abstract supplement*, 53(4), R16.
- Díaz-Martínez, I., Heredia, A. M., González, S. N., Canale, N., de Valais, S., Consolé-Gonella, C. A., Montes, R. M., Caratelli, M., Urzagasti-Torres, S., Fischer, G., Lecuona, A., Panicles, P., Salgado, L. & Citton, P. (2022). Pterosaur Tracks from the Upper Cretaceous Anacleto Formation (Neuquén Basin), Northern Patagonia, Argentina: Insights into Campanian Pterosaur Diversity in Gondwana. *Diversity*, 14(11), 1007. DOI:10.3390/d14111007
- Dingus, L., Garrido, A. C., Scott, G. R., Chiappe, L. M., Clarke, J. & Schmitt, J. G. (2009). The litho-, bio-, and magnetostratigraphy of titanosaurian nesting sites in the Anacleto Formation at Auca Mahuevo (Campanian, Neuquén Province, Argentina). En: L. Barry Albright III & M. O. Woodburne (Eds.), *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne* (pp. 237–258). Museum

of Northern Arizona Bulletin.

- Domnanovich, N. S., Tomassini, R., Manera de Bianco, T. & Dalponte, M. (2008). Nuevos aportes al conocimiento de la icnofauna de tetrápodos del Triásico Superior de Los Menucos (Complejo Los Menucos), provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 45(1), 221–224.
- Ekdale, A. A., Bromley, R. G. & Pemberton, S. G. (1984). *Ichnology, Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy*. Society for Sedimentary Geology Short Course Notes 15.
- Eriksson, P. G., Porada, H., Banerjee, S., Bouougri, E., Sarkar, S. & Bumby, A. J. (2007). Mat destruction features. En: Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P. G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. & Catuneanu, O. (Eds.), *Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record* (pp. 76–105). Elsevier, Amsterdam.
- Ezcurra, M. D. & Méndez, A. H. (2009). First report of a derived abelisaurid theropod from the Bajo de la Carpa Formation (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Bulletin of Geosciences*, 84(3), 547–554.
- Farlow, J. O. & Lockley, M. G. (1993). An osteometric approach to the identification of the makers of Early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints. En: S. G. Lucas & M. Morales (Eds.), *The nonmarine Triassic* (pp. 123–131). New Mexico Museum of Natural History & Sciences Bulletin, 3.
- Figueredo Vieyra, I., Citton, P., Díaz-Martínez, I., Urzagasti-Torres, S., Fischer, G., Díaz Yantén, G., Edwards, T., Paniceres, P. J. & de Valais, S. (2024). Review of vertebrate track record from the Cañadón de La Tranquera, Allen Formation (uppermost Cretaceous), Paso Córdoba, Río Negro province, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 25(2), R80.
- Fischer, G. (2022). *Registro fósil de la Formación Bajo de la Carpa (Cretácico superior), en el Área Natural Protegida de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina): implicancias paleoecológicas y paleobiológicas e inferencias paleoambientales*. (Trabajo final de grado, Universidad Nacional de Río Negro). <http://rid.unrn.edu.ar/handle/20.500.12049/8650>
- Fischer, G., Citton, P., Díaz-Martínez, I., Cónsole-Gonella, C., Urzagasti-Torres, S. & de Valais, S. (2022). Análisis tafonómico de los vertebrados fósiles del Cañadón de los Cisnes (Formación Bajo de la Carpa; Cretácico Superior) en el área Natural Protegida Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 23(1), R64.

- Flynn, J. J. & Swisher, C. C. (1995). Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlations to a global geochronology. *SEPM Special Publication*, 54, 317–330.
- Franzese, J. R. & Spalletti, L. A. (2001). Late Triassic-early Jurassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences*, 14(3), 257–270.
- Frey, R. W., Howard, J. D. & Pryor, W. A. (1978). Ophiomorpha: its morphologic, taxonomic, and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23, 199–229.
- Garrido, A. C. (2010). Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): Nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12(2), 121–177.
- Genise, J. F., Melchor, R. N., Archangelsky, M., Bala, L. O., Straneck, R. & de Valais, S. (2009). Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic-Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272, 143–161. DOI:10.1016/j.palaeo.2008.08.014
- Gerdes, G., Klenke, T. & Noffke, N. (2000). Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: a catalogue. *Sedimentology*, 47, 279–308
- Gigli, A., Archuby, F. & Díaz-Martínez, I. (2020). Significación paleoambiental de las acumulaciones de moluscos del Campaniano de Paso Córdoba, General Roca, Río Negro. *Pe-APA, abstract supplement*, 20(1), R38.
- Goin, F. J., Carlini, A. A. & Pascual, R. (1986). Un probable marsupial del Cretácico Tardío del norte de Patagonia, Argentina. Libro de actas *IV Congreso Argentino e Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 401–410.
- Gómez, R., Tunik, M., Casadio, S., Canale, N., Greco, G., Baiano, M. A., Pino, D., Baez, A. & Pereira Da Silva, S. (2022). Primeras edades u-pb en circones detríticos del Grupo Neuquén en el extremo oriental de la Cuenca Neuquina (Paso Córdoba, Río Negro). *Latin american journal of sedimentology and basin analysis*, 29(2), 67–81.
- Haldeman, S. S. (1840). Supplement to Number One of “A Monograph of the Limniades, or Freshwater Univalve Shells of North America”, Descriptions of Apparently New Animals in Different Classes, and the Names and Characters of the Subgenera in Paludina and Anculosa. En: J. Dobson (Ed.), Philadelphia.
- Hippler, D. (2000). *Sedimentologie, Geochemie und Paläoökologie der El Molino Formation*. (Tesis de maestría no publicada, Instituto Geológico de la Universidad de Basilea).
- Howell, J. A., Schwarz, E., Spalletti, L. A. & Veiga, G. D. (2005). The Neuquén Basin: an

- overview. *Geological Society of London Special Publications*, 252(1), 1–14.
- Hugo, C. A. & Leanza, H. A. (2001). Hoja Geológica 3969-IV General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina 1:250.000. *Servicio Geológico Minero Argentino*, Boletín 308, Buenos Aires.
- Hunt, A. P. & Lucas, S. G. (2007). Tetrapod ichnofacies: a new paradigm. *Ichnos*, 14(1), 59–68.
- Knaust, D. (2017). *Atlas of Trace Fossils in Well Core: Appearance, Taxonomy and Interpretation*. Springer.
- Leaman, M., McIlroy, D., Herringshaw, L. G., Boyd, C. & Callow, R. H. T. (2015). What does Ophiomorpha irregulare really look like? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 439(3), 38–49. DOI:10.1016/j.palaeo.2015.01.022
- Leanza, H., Apesteguía, S., Novas, F. E. & de la Fuente, M. S. (2004). Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, 25(1), 61–87.
- Leardi, M. J., Pol, D. & Gasparini, Z. (2018). New Patagonian baurusuchids (Crocodylomorpha; Notosuchia) from the Bajo de la Carpía Formation (Upper Cretaceous; Neuquén, Argentina): New evidences of the early sebecosuchian diversification in Gondwana. *Comptes Rendus Palevol*, 17(8), 504–521.
- Leonardi, G. (1981). As localidades com rastros fósseis de tetrápodes na América Latina. *Anais Congresso Latinoamericano de Paleontologia*, 2, 929–940.
- Leonardi, G. (1987). *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology*. Departamento Nacional da Produção Mineral.
- Leonardi, G. (1994). *Annotated atlas of South America tetrapods footprints (Devonian to Holocene)*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Rio de Janeiro, Brasil.
- López-Rodal, L. (2021). *Estudio tafonómico de un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación Allen (Cretácico Superior) en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, General Roca, Río Negro, Argentina* (Trabajo Final de Grado, Universidad Nacional de Río Negro, General Roca). <http://rid.unrn.edu.ar/handle/20.500.12049/6944>
- Lundgren, B. (1891). Studier öfver fossilförande lösa block. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 13, 111–121.
- Marquillas, R. A. (1985). *Estratigrafía, sedimentología y paleoambientes de la Formación Yacoraite (Cretácico Superior) en el tramo austral de la cuenca, norte argentino*. (Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Salta).
- Marsicano, C. A., Arcucci, A. B., Mancuso, A. C. & Caselli, A. T. (2004). Middle Triassic

- tetrapod footprints of southern South America. *Ameghiniana*, 41(2), 171–184.
- Martinelli, A. G. & Vera, E. I. (2007). *Achillesaurus manazzonei*, a new alvarezsaurid theropod (Dinosauria) from the Late Cretaceous Bajo de la Carpa Formation, Río Negro Province, Argentina. *Zootaxa*, 1582, 1–17.
- Marty, D., Strasser, A. & Meyer, C. A. (2009). Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal flat environments: implications for the study of fossil footprints. *Ichnos*, 16(1), 127–142.
- Melchor, R. N. & de Valais, S. (2006). A review of Triassic tetrapod track assemblages from Argentina. *Palaeontology*, 49(2), 355–379.
- Meso, J. G. (2017). *Dientes de theropoda asociados a un esqueleto de un saurópodo titanosaurio hallado en la Formación Allen (Campaniano Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina* (Trabajo final de grado, Universidad Nacional de Río Negro, General Roca). <http://rid.unrn.edu.ar/jspui/handle/20.500.12049/2263>
- Meso, J. G., Hendrickx, C., Baiano, M. A., Canale, J. I., Salgado, L. & Díaz-Martínez, I. (2021). Isolated theropod teeth associated with a sauropod skeleton from the Late Cretaceous Allen Formation of Río Negro, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(2), 409–423.
- Meso, J. G., Urzagasti-Torres, S., Baiano, M. A., Díaz-Martínez, I., Fisher, G., López Rodal, L., Pino, D., Salgado, L., de Valais, S., Lecuona, A. & Panicerres, P. J. (2022). Interacción entre abelisáuridos y titanosáuridos en el Cretácico superior (Formación Allen, Campaniano medio-Maastrichtiano inferior) de Patagonia, Argentina: análisis de la evidencia dental. *Pe-APA, abstract supplement*, 23(1), R101.
- Meyer, C. A., Hippler, D. & Lockley, M. G. (2001). The Late Cretaceous vertebrate ichnofacies of Bolivia - facts and implications. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. *Asociacion Paleontologica Argentina*, 7(1), pp. 133–138.
- Meyer, C. A., Lockley, M. G., Leonardi, G. & Anaya, F. (1999). Late Cretaceous Vertebrate Ichnofacies of Bolivia - Facts and Implications. *Society of Vertebrate Paleologist, abstract supplement*, 19(3), 63A.
- Meyer, C.A., Marty, D., Thüring, B., Thüring, S. & Belvedere, M. (2021). The Late Cretaceous dinosaur track record of Bolivia - Review and perspective. *Journal of South American Earth Sciences*, 106, 102992.
- Mpodozis, C. & Ramos, V. A. (1989). The Andes of Chile and Argentina. En: G. E. Erickson, M. T. Cañas Pinochet & J. A. Reinemud (Eds.), *Geology of the Andes and Its Relation to Hydrocarbon and Mineral Resources* (pp. 59–90). Circum-Pacific Council for

Energy and Mineral Resources, Earth Sciences Series.

- Musacchio, E. A. (1973). Charóphytas y ostrácodos no marinos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) en algunos afloramientos de las Provincias de Río Negro y Neuquén en la República Argentina. *Revista del Museo de La Plata, Paleontología*, 8(48), 1–33.
- Musacchio, E. A. (1989). Biostratigraphy of the non-marine Cretaceous of Argentina based on calcareous microfossils. En: J. Wiedmann (Ed.), *Cretaceous of the Western Tethys* (pp. 8119–850). Stuttgart.
- Naipauer, M., Fennell, L., Tunik, M. A., Lazo, D. G., Aguirre-Urreta, B. & Ramos, V. A. (2022). Nuevas edades U-Pb en circones detríticos de los grupos Bajada del Agrio y Neuquén: Cambios en el área de aporte sedimentario durante el Cretácico en la cuenca Neuquina. Libro de actas *XXI Congreso Geológico Argentino*, 1363–1364. Chubut.
- Noffke, N. (1997). *Mikrobiell Induzierte Sedimentstrukturen (M.I.S.S.) in Siliziklastischen Wattsedimenten* (Doctoral Thesis, University of Oldenburg, Oldenburg, Alemania).
- Noffke, N. (2010). *Geobiology: Microbial Mats in Sandy Deposits from the Archean Era to Today*. Springer.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. & Krumbein, W. E. (1997). A microscopic sedimentary succession of graded sand and microbial mats in modern siliciclastic tidal flats. *Sedimentary Geology*, 110(1–2), 1–6.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. & Krumbein, W. E. (2001). Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, hydrological and depositional conditions within recent and Pleistocene coastal facies zones (southern Tunisia). *Facies*, 44, 23–30.
- Olsen, P. E., Kent, D. V., Sues, H-D., Koeberl, C., Huber, H., Montanari, A., Rainforth, E. C., Fowell, S. J., Szajna, M. J. & Hartline, B. W. (2002). Ascent of dinosaurs linked to an iridium anomaly at the Triassic-Jurassic boundary. *Science*, 296(5571), 1305–1307.
- Ortíz, R. A. & Calvo, J. O. (2017). Icnofacies del Miembro Inferior de la Formación Allen, Grupo Malargüe (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *11º Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina, abstract Suplemento*, 54(4), 39.
- Ortíz, R. A. & Vernet, A. E. (2023). Nuevo registro de huellas avianas de pequeño tamaño en Paso Córdoba, Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) grupo Malargüe, Río Negro, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 24(3), R123.
- Ortíz, R. A., Calvo, J. O. & Garrido, A. C. (2013). Primer registro de huellas de aves para la Formación Allen, Cretácico Superior, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina.

Ameghiniana, abstract supplement, 50(6), R64.

- Paz, M., Baez, A. D., Pino, D. A., Yunes, Y. S. Garat, L. M., Ponce, J. J. & Tunik, M. A. (2014). Análisis sedimentológico de depósitos lacustres y eólicos del cretácico tardío en la localidad Paso Córdoba, cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina, 71(4)*, 459–471.
- Pemberton, S. G., Frey, R. W., Ranger, M. J. & MacEachern, J. A. (1992). The conceptual framework of ichnology. En: S. G. Pemberton (Ed.), *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration: A Core Workshop* (pp. 1–32). Society for Sedimentary Geology CoreWorkshop, 17.
- Peñacorada, L., Gómez, R., Tunik, M. & Báez, A. (2022). Primeras edades u-pb en circones detríticos de la Formación El Palo en la localidad de Paso Córdoba, Río Negro. Libro de actas *XXI Congreso Geológico Argentino* (pp. 1368–1369). Chubut.
- Pérez Pincheira, E. & Garrido, A. (2023). Nueva edad para Formación Allen (Cuenca Neuquina) en la localidad Cerro Gutiérrez, provincia de Río Negro, Argentina, en base a datos palinológicos. *Pe-APA, abstract supplement, 24(3)*, R135.
- Rodal, L. L. (2021). *Estudio tafonómico de un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación Allen (Cretácico superior) en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, General Roca, Río Negro, Argentina*. (Trabajo final de grado, Universidad Nacional de Río Negro, General Roca). <http://rid.unrn.edu.ar/handle/20.500.12049/6944>
- Rodríguez, M. F. (2011). El Grupo Malargüe (Cretácico tardío-Paleógeno temprano) en la Cuenca Neuquina. Libro de actas *XVIII Congreso Geológico Argentino*, 245–264. Neuquén.
- Rodríguez, M. F., Casa, A. L., Dal Molin, C. N. & Hernando, I. N. (2023). Hoja Geológica 3969-24 General Roca, provincia de Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, 445*, 107.
- Roll, A. (1939). La cuenca de los Estratos con Dinosaurios al sur del río Neuquén. Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Y.P.F. Gerencia de Exploración, informe inédito. Buenos Aires.
- Salgado, L. & Díaz-Martínez, I. (2018). Patrimonio paleontológico en áreas naturales protegidas: el caso del ANP municipal Paso Córdoba (provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina). *Revista PH, 94*, 304–306. DOI:10.33349/2018.0.4178
- Scivetti, N. & Franzese, J. R. (2019). Late Triassic - Late Jurassic subsidence analysis in Neuquén Basin central area. *Journal of South American Earth Sciences, 94(1–4)*, 102230.
- Seilacher, A. (1953). Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues*

- Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 96, 421–452.
- Seilacher, A. (1967). Fossil behaviour. *Scientific American*, 217, 72–80.
- Seilacher, A. (2008). Biomats, biofilms, and bioglue as preservational agents for arthropod trackways. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270, 252–257.
- Seitz, S. M., Curless, B., Diebel, J., Scharstein, D. & Szeliski, R. (2006). A comparison and evaluation of multi-view stereo reconstruction algorithms. *IEEE Computer Society Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR'06)*.
- Thulborn, T. (1990). *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall.
- Tucker, M.E., (2003). *Sedimentary Rocks in the Field* (3rd edition). Wiley, Chichester.
- Tunik, M., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M. & Ramos, V. (2010). Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén Basin: constraints on the Andean uplift from U-Pb and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics*, 489(1), 258–273. DOI: 10.1016/j.tecto.2010.04.017
- Uchman, A. (1998). Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: a revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68, 105–218.
- Uliana, M. & Biddle, K. (1988) Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias*, 18, 172–190.
- Ullman, S. (1979). The interpretation of structure from motion. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 203, 405–426.
- Urzagasti-Torres, S. (2022). *Análisis de huellas avianas del Cretácico Superior del Cañadón del Laberinto (Valle de la Luna Amarillo, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina)* (Tesis final de grado, Universidad nacional de Río Negro, Argentina). <http://rid.unrn.edu.ar/handle/20.500.12049/8646>
- Urzagasti-Torres, S., Díaz-Martínez, I., Citton, P., Fischer, G. & de Valais, S. (2022). Registro de huellas avianas en el Cañadón del Laberinto, Formación Allen (Cretácico superior), Paso Córdoba, provincia de Río Negro, Argentina. *Pe-APA, abstract supplement*, 23(1), R146.
- von Huene, F. (1929). Los sauriquios y ornitisquios del Cretáceo argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 2(3), 1–196.
- von Huene, F. (1931). Die fossilen Fährten im Rhät von Ischigualasto in Nordwest-Argentinien. *Palaeobiologica*, 4, 99–111.
- Wichmann, R (1916). Las capas con Dinosaurios en la Costa sur del Río Negro, frente a

- General Roca. *Physis*, 11, 258–262.
- Woodward, A. S. (1896). On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata*, 4, 1-20.
- Woodward, A. S. (1901). On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 7(2), 169–184.
- Yrigoyen, M.R. (1991). Hydrocarbon resources from Argentina. In: World Petroleum Congress, Buenos Aires. *Petrotecnia*, 13, Special Issue, 38–54.
- Zavala, C. (2005). Tracking sea bed topography in the Jurassic: the Lotena Group in the Sierra de la Vaca Muerta (Neuquén Basin, Argentina). *Geologica Acta: an international earth science journal*, 3(2), 107–118.