



Universidad Nacional de Río Negro - Sede Alto Valle y Valle Medio
EEUU 750, General Roca, Río Negro, Argentina.

Análisis de huellas avianas del Cretácico Superior del Cañadón del Laberinto (Valle de la Luna Amarillo, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina)

TRABAJO FINAL DE GRADO EN PALEONTOLOGÍA

Sofía Urzagasti Torres

Director: Ignacio Díaz Martínez

Instituto de Investigación en Geología y Paleontología CONICET –
Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ,
General Roca, Río Negro, Argentina.

Co-director: Paolo Citton

Instituto de Investigación en Geología y Paleontología CONICET –
Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ,
General Roca, Río Negro, Argentina.

Marzo 2022



ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	6
1.1 Introducción.....	6
1.2 Objetivo general	7
1.2.1 Objetivos específicos	7
1.3 Hipótesis.....	7
CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS	8
2.1 Materiales.....	8
2.2 Métodos	8
2.2.1 Trabajo de campo	8
2.2.2 Trabajo de gabinete	9
CAPÍTULO 3. ANTECEDENTES DEL ANMP PASO CÓRDOBA	12
3.1 Geología de la Cuenca Neuquina.....	12
3.1.1 Marco geológico del ANMP Paso Córdoba	14
3.1.2 Estudio de la sección icnoportadora.....	16
3.2 Contexto paleontológico del ANMP Paso Córdoba	17
CAPÍTULO 4. DESCRIPCIÓN Y RESULTADOS	21
4.1 Descripción de las lajas encontradas	21
4.1.1 LPC1.....	21
4.1.2 LPC2.....	22
4.1.3 LPC3.....	24
4.1.4 LPC4.....	26
4.1.5 LPC5.....	28
4.1.6 LPC6.....	32

4.1.7 LPC7.....	34
4.2 Icnotaxonomía	35
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN.....	40
5.1 Preservación y aspectos sedimentológicos relacionados	40
5.1.1 Grietas de desecación	40
5.1.2 Sobreimpresión.....	41
5.1.3 Ondulitas	41
5.1.4 Profundidad de las huellas.....	41
5.2 Patrones de comportamiento.....	43
5.3 Registro icnológico aviano del Cretácico Superior de Argentina.....	45
CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES	45
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
ANEXOS	59

AGRADECIMIENTOS

A mis directores Ignacio Díaz-Martínez y Paolo Citton por confiarme la presente investigación. Agradezco profundamente su apoyo, paciencia, tiempo y conocimientos brindados.

Al director de carrera Rodolfo Coria, y a los miembros del jurado Silvina de Valais, Soledad Brezina y Virginia Zurriaguz por las correcciones y comentarios realizados, los cuales han servido para mejorar la comprensión y presentación de la tesina.

A todos los docentes de la Licenciatura de Paleontología de la UNRN quienes compartieron sus saberes y experiencias, guiándome en el proceso de obtención de mi título universitario.

Al sistema de becas EVC-CIN y PROG.ES.AR. por el apoyo financiero durante mi formación universitaria.

A mis padres por darme la oportunidad de estudiar en el extranjero que, junto a toda mi familia siempre creyeron en mí, dándome fuerzas y ánimo en el transcurso de esta etapa.

A mis “rommies” Flor, Martín y Magalí, así como a todos mis amigos y compañeros de la universidad por todo el cariño brindado estos años, por los días de estudio, tardes de mates y noches de birras.

A mi pareja por su amor y comprensión, por ser mi compañero de desvelos, por ayudarme hasta donde era posible e incluso más que eso, haciéndome sentir abrazada por su apoyo diario incondicional.

RESUMEN

En el presente Trabajo Final de Grado se analizaron siete lajas portadoras de huellas avianas extraídas de un nuevo yacimiento ubicado en rocas de la Formación Allen (Cretácico Superior), en las cercanías del Valle de la Luna Amarillo (Área Natural Municipal Protegida Paso Córdoba), a pocos kilómetros de la ciudad de General Roca, Río Negro, Argentina. El material fue recolectado tanto *in situ* (tres lajas) como rodado (cuatro lajas). Además de las observaciones realizadas en el campo, se utilizaron programas informáticos de fotogrametría y diseño digital para el análisis de las lajas y la elaboración de un perfil estratigráfico de la zona de estudio. Se reconocieron cinco rastrilladas, siete rastrilladas parciales y 41 huellas aisladas, dando un total de 74 icnitas preservadas como epirrelieves cóncavos. Algunas lajas presentan grietas de desecación, ondulitas y diferentes densidades de pisoteo. Las huellas pueden ser didáctilas, tridáctilas o tetradáctilas, y algunas preservan impresiones de las almohadillas digitales y de las uñas. Sobre la base de estas características se las asignaron a dos icnogéneros reconocidos previamente en el Cretácico de Argentina, cf. *Barrosopus* y *Gruipeda*, y a huellas avianas indeterminadas. Todas fueron producidas por aves playeras. Las distintas profundidades de las huellas permiten inferir diferentes grados de humedad en el sedimento al momento de ser pisoteado. Además, se han identificado patrones de comportamientos compatibles tanto con el andar como con la búsqueda de alimentación. En base a los datos sedimentológicos y paleontológicos se puede inferir que las aves pisaron en una zona sujeta a períodos de emersión y desecación como podría ser una llanura de inundación.

ABSTRACT

Seven slabs bearing avian footprints, collected from a new ichnosite in the Upper Cretaceous Allen Formation, are here analyzed and discussed. The new ichnosite is located close to Valle de la Luna Amarillo (Paso Córdoba Protected Natural Municipal Area), few kilometers south from the city of General Roca, Río Negro province, Argentina. The material was collected both *in situ* (three slabs) and as loose material (four slabs). Close-range, high resolution digital photogrammetry technique was adopted in order to digitalize specimens and obtain an objective representation of tracks three-dimensional morphology. Different softwares were used to take measurements and elaborate the stratigraphic section within which the ichnosite was found. Five trackways, seven partial trackways and 41 isolated tracks were recognized, giving a total of 74 footprints preserved as concave epirelief. Some slabs are characterized on their surfaces by desiccation cracks, ripples marks and different densities of trampling. Footprints are didactyl, tridactyl or tetradactyl, and some of them retain impressions of digital pads and claws. Based on morphological features, assigned them to two previously recognized ichnogenera in the Cretaceous of Argentina, namely cf. *Barrosopus* isp. and *Gruipeda* isp., and undetermined avian footprint. On the whole, studied avian footprints are related to shorebird producers. Different depths of footprints allow inferring different degrees of sediment moisture at the time of trampling. In addition, behavioral patterns compatible with both walking and foraging have been identified. Based on the sedimentological and paleontological data, it can be inferred that the birds walked over an area subject emersion and desiccation in a floodplain palaeoenvironment.

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

El registro fósil de aves, tanto huellas como restos corpóreos, es muy escaso en rocas del Jurásico (e.g., Lockley et al., 2006; Xu y Pol, 2014). Durante el Cretácico, poco a poco empieza a ser más abundantes, destacando el gran número de huellas avianas encontradas en algunos lugares del hemisferio norte. (Kim et al., 2012). La información obtenida de su estudio brinda evidencia sobre la evolución, paleoecología y comportamiento de las aves, y es complementaria a los aportes que brindan sus restos óseos que, en general, son más escasos (Díaz-Martínez et al., 2016). A diferencia de otros vertebrados, poseen huesos frágiles que se destruyen o eliminan fácilmente durante los procesos de fosilización (Lockley y Harris, 2010). Por este motivo las huellas avianas son, en ocasiones, el único registro de este clado en determinados ambientes donde aportan al conocimiento paleofaunístico del lugar.

La calidad de preservación de las huellas depende de diversos factores incluyendo el ambiente sedimentario, el comportamiento del productor y las propiedades físicas del sustrato (Thulborn, 1990). Las huellas se pueden preservar como huella real o molde natural (creado directamente por el productor), contramolde (relleno del espacio realizado por la huella) o subhuellas (originadas por transmisión de la deformación en las capas inferiores o por ruptura de la superficie pisada e impresión en niveles inferiores). Si el sedimento icnoportador no está bien consolidado o enterrado, los agentes naturales también pueden modificar sustancialmente la morfología original de la huella.

En Argentina, las primeras huellas avianas fósiles fueron reportadas por Bonaparte (1965) en la Formación Vinchina (Mioceno), en la Quebrada del Yeso, provincia de La Rioja, y fueron atribuidas a Charadriiformes y Rheiformes. Desde entonces, se han encontrado icnitas de aves tanto en depósitos cretácicos (e.g., Alonso y Marquillas, 1986; Casamiquela, 1996; Coria et al., 2002; Cónsole-Gonella et al., 2017; de Valais y Cónsole-Gonella, 2019) como en depósitos cenozoicos (e.g., de Valais y Melchor, 2008; Aramayo y Manera de Bianco, 2009, Krapovickas et al., 2009; Aramayo et al., 2015).

El Área Natural Municipal Protegida (ANMP) Paso Córdoba es uno de los cinco lugares del Cretácico Superior de todo Gondwana donde se han encontrado huellas avianas. El potencial fosilífero de la localidad era conocido previamente por el hallazgo de restos corpóreos de vertebrados mesozoicos (dinosaurios, cocodrilos, serpientes, entre

otros) (Díaz-Martínez et al., 2018 y referencias en el texto). Los primeros registros icnológicos corresponden a huellas de saurópodos, hadrosaurios y aves de la Formación Allen (Calvo y Ortíz, 2011). En el 2013, Ortíz et al., describió las huellas de aves como tridáctilas, mesaxónicas y sin impresión de hálux relacionándolas a *Barrosopus slobodai*.

En este Trabajo Final de Grado (TFG) se estudian y describen numerosas huellas de aves encontradas dentro del Cañadón del Laberinto en rocas pertenecientes a la Formación Allen, a pocos metros del contacto con la Formación Anacleto, en inmediaciones del Valle de la Luna Amarillo (sector Este del ANMP Paso Córdoba). Las huellas se localizaron en niveles similares a las encontradas en otros cañadones de la zona (e.g., Cañadón de la Tranquera - Calvo y Ortíz, 2011, 2013; Cañadón de Soria - de Valais et al., 2020; Cañadón del Surgente - inédito). Para el estudio de las icnitas se utilizó la técnica de fotogrametría digital, así como programas de diseño para la toma de mediciones y elaboración del perfil estratigráfico donde se tomaron las muestras.

1.2 Objetivo General

Contribuir al conocimiento de la paleofauna y el paleoambiente de la Formación Allen del Área Natural Protegida Paso Córdoba, así como a la icnodiversidad de huellas avianas del Cretácico Superior de Argentina, sobre la base de estudios del registro icnológico en el Cañadón del Laberinto.

1.2.1 Objetivos específicos:

1. Identificar, medir y describir las huellas encontradas (morfología, orientación y número de dígitos, impresiones de almohadillas y/o uñas) en el Cañadón del Laberinto.
2. Analizar la preservación de las huellas avianas con el propósito de, posteriormente discutir la afinidad icnotaxonómica de las mismas.
3. Comparar el material estudiado con el registro icnológico del Cretácico de Argentina.
4. Analizar el comportamiento de las *shorebirds* basado en estudios neocnológicos disponibles en la bibliografía.

1.3 Hipótesis

- H1: Las huellas avianas del Cañadón del Laberinto pertenecen a un único icnotaxón.
- H2: La icnodiversidad encontrada en el Cañadón del Laberinto es similar a la del resto de localidades del Cretácico Superior de Argentina, y refleja una baja diversidad de aves que vivieron en ese momento.
- H3: Las icnitas representan comportamientos semejantes a aves playeras actuales.
- H4: El icnotaxón encontrado en el Cañadón del Laberinto integra un nuevo registro aviano para la paleofauna de la Formación Allen.

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Materiales

En el presente trabajo se cuenta con siete lajas portadoras de huellas fósiles de vertebrados recolectadas en el Cañadón del Laberinto, ubicado en el ANMP Paso Córdoba.

Se ha utilizado la sigla provisional “LPC” (Laja Paso Córdoba) seguida del número de cada ejemplar y, separados por un guion, de los números identificativos de rastrillada y/o huella. Por ejemplo, la sigla LPC1-1.2 identifica la segunda huella de la rastrillada 1 preservada en la laja 1 de Paso Córdoba.

LPC1, LPC2 y LPC3 fueron encontrados *in situ* en la primera salida de campo a la localidad y todas se extrajeron del penúltimo nivel superior del perfil estratigráfico. LPC4, LPC5 (descubiertas previamente por Ignacio Díaz-Martínez), LPC6 y LPC7 se encontraban rodadas por lo que su posición estratigráfica precisa es incierta.

2.2 Métodos

2.2.1 Trabajo de campo

Durante el año 2021 se realizaron varias salidas de campo al sitio de estudio para coleccionar icnofósiles y tomar datos de la sección estratigráfica expuesta, con particular atención a la caracterización de los niveles icnoportadores.

Columna estratigráfica: En las coordenadas 39°7'20.97" S y 67°36'21.15" O se levantó un perfil de 6 metros de potencia para ubicar estratigráficamente las lajas portadoras de huellas y las estructuras sedimentarias asociadas. Todos los datos (litología, granulometría, estructuras sedimentarias, color, entre otros) y descripciones fueron tomados en el campo, se utilizó una cinta métrica para medir el espesor de los estratos,

el buzamiento de los sedimentos se midió con una brújula Silva y la granulometría de las rocas se observó con una lupa de mano.

2.2.2 Trabajo de Gabinete

Mediciones: Se midieron diferentes parámetros de las huellas sobre las lajas y se las contrastó con las medidas realizadas en el programa CorelDRAW 2020 para mayor precisión. Se utilizaron las propuestas de Leonardi (1987) y de Valais y Melchor (2008) para medir la longitud, ancho y ángulos interdigitales, así como longitud total y ancho de huella, paso, paso doble y ángulo de paso. Los parámetros medidos se observan en la Figura 1 y Tabla 1 (Anexos), y fueron obtenidas de la siguiente manera:

-Longitud total de la huella (L): Distancia medida entre el extremo distal de la impresión del dígito III y el punto de intersección entre los ejes de las impresiones de los dígitos II y IV.

-Longitud total de la huella incluyendo el hálux (L+h): Distancia medida entre el extremo distal de la impresión del dígito III y la punta distal de la impresión del hálux cuando está impreso.

-Ancho total de la huella (A): Distancia entre el extremo distal de las impresiones de los dígitos II y IV, medida perpendicularmente al eje de la huella.

-Largo del dígito I (I): Distancia medida entre el extremo proximal y el extremo distal de la impresión del dígito I.

-Largo del dígito II (II): Distancia medida entre el extremo proximal y el extremo distal de la impresión del dígito II.

-Largo del dígito III (III): Distancia medida entre el extremo proximal y el extremo distal de la impresión del dígito III.

-Largo del dígito IV (IV): Distancia medida entre el extremo proximal y el extremo distal de la impresión del dígito IV.

- Largo del dígito I (II*): Distancia medida entre el extremo distal de la impresión del dígito I hasta la impresión del *hypex*.

-Largo del dígito II (IV*): Distancia medida entre el extremo distal de la impresión del dígito II hasta la impresión del *hypex*.

- Largo del dígito III (III*): Distancia medida entre el extremo distal de la impresión del dígito III y el punto medio de la línea que une dos impresiones de *hípicas*.
- Ángulo entre los dígitos II y III (a): Ángulo formado por los dos ejes principales de las impresiones de los dígitos II y III.
- Ángulo entre los dígitos III y IV (b): Ángulo formado por los dos ejes principales de las impresiones de los dígitos III y IV.
- Ángulo entre los dígitos II y IV (c): Ángulo formado por los dos ejes principales de las impresiones de los dígitos II y IV.
- Ángulo entre los dígitos I y II: Ángulo formado por los dos ejes principales de las impresiones de los dígitos I y II.
- Ángulo entre los dígitos I y IV: Ángulo formado por los dos ejes principales de las impresiones de los dígitos I y IV.
- Ángulo entre los dígitos II-III (a*): Ángulo formado entre el eje de la impresión del dígito II y el eje de la impresión del dígito III.
- Ángulo entre los dígitos III-IV (b*): Ángulo formado entre el eje de la impresión del dígito IV y el eje de la impresión del dígito III.
- Ángulo entre los dígitos II-IV (c*): Ángulo formado entre el eje de la impresión del dígito II y el eje de la impresión del extremo distal del dígito IV.
- Paso (P): Distancia medida entre puntos homólogos de dos huellas consecutivos alternas.
- Paso doble (Z): Distancia medida entre puntos homólogos de dos huellas consecutivos del mismo lado (ej: dos derechas consecutivas o dos izquierdas consecutivas).
- Ángulo de paso (Ap): Ángulo formado entre dos pasos consecutivos.
- L/A: Relación medida respecto al largo total y al ancho de cada huella. Se tomó únicamente en especímenes tri y tetradáctilas.

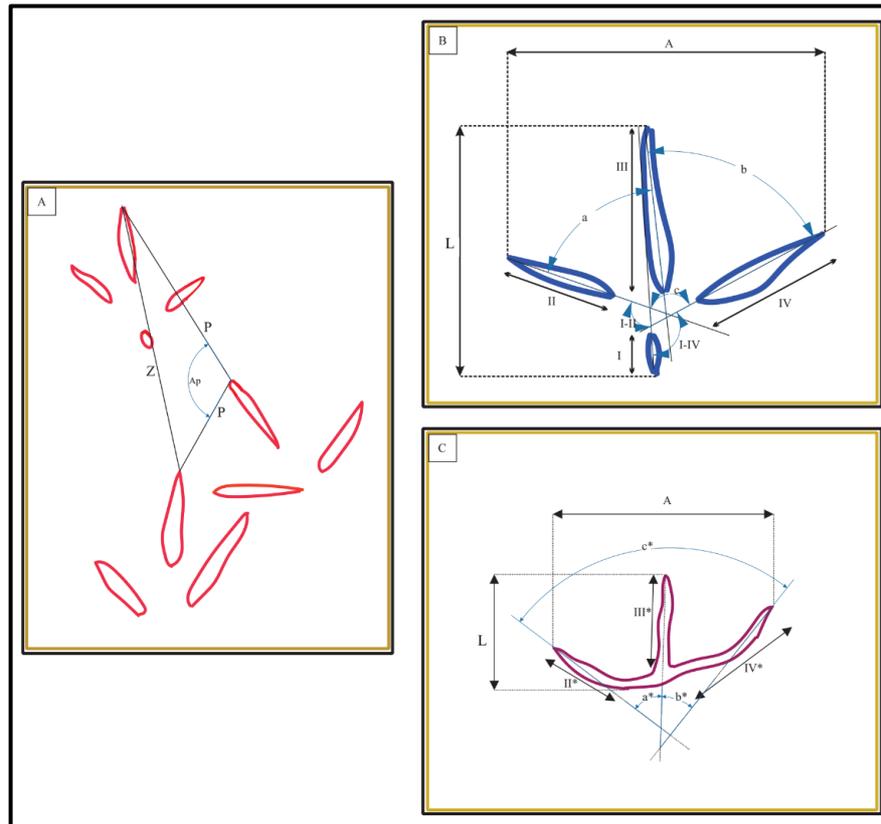


Figura 1: Esquema mostrando los parámetros utilizados para la toma de medidas en A) una rastrillada (LPC5-4), B) una huella aislada con dígitos rectos (LPC5-6.2) y C) una huella aislada con dígitos curvados (LPC6-3).

Patrones de comportamiento:

Se realizó un estudio bibliográfico con el propósito de relacionar los patrones de huellas del Cañadón del Laberinto con *shorebirds* actuales y fósiles, basándose en la similitud de la morfología, tamaño y densidad de las mismas. Los comportamientos que representan las huellas avianas y sus morfologías se compararon con los patrones producidos por comportamientos específicos de *shorebirds* registrados en Genise et al. (2009), asimismo se utilizaron los criterios de Elbroch y Marks (2001) como fuente secundaria.

Fotogrametría:

La fotogrametría digital es el proceso de construcción de modelos tridimensionales a partir de los algoritmos *Structure from Motion* (SfM; Ullman, 1979) y *Multi-View Stereo* (MVS; Seitz et al., 2006). Estos algoritmos permiten que a través de una cierta cantidad de imágenes fotográficas (proyecciones bidimensionales) tomadas desde diferentes ángulos de un objeto inmóvil, se pueda construir un modelo métrico 3D utilizando la superposición de las mismas.

El uso de la fotogrametría digital en este TFG permitió obtener reconstrucciones muy precisas tanto de las rocas como de las huellas individuales y rastrilladas, además de utilizarse para la toma de datos espaciales y visualización de resultados. En la actualidad, existen varios programas fotogramétricos, en el presente TFG se utilizó el software Agisoft Metashape Professional. El registro fotográfico se tomó con un celular Huawei Y9 modelo JKM-LX3, para el procesamiento se utilizó una computadora portátil marca Dell con microprocesador Intel Core i7 (1.5GHz), tarjeta de video NVIDIA MX230 y 8GB de memoria RAM. Se cargaron y orientaron las fotografías en el programa, el cual se encargó de comparar las mismas y encontrar puntos en común para construir un mapa tridimensional formando una nube de puntos densa. Posteriormente se generó una malla que sirvió de base para generar la textura del modelo. Este proceso se realizó con las siete lajas encontradas.

Cabe destacar que esta técnica es sencilla y no es destructiva, permite el registro de datos icnológicos que podrían perderse por procesos naturales (e.g., meteorización, desprendimientos). Además, se pueden obtener modelos 3D con el propósito de documentar, proteger y conservar el patrimonio paleontológico. Asimismo, los modelos 3D pueden utilizarse en futuros trabajos para reconstrucciones paleoambientales, paleobiológicos y paleoecológicos.

CAPÍTULO 3 ANTECEDENTES DEL ANMP PASO CÓRDOBA

3.1 Geología de la Cuenca Neuquina

La Cuenca Neuquina se ubica en el sector centro-oeste de Argentina entre los 34° - 41° S y 66° - 71° O, extendiéndose por las provincias de Neuquén, Río Negro, La Pampa y Mendoza con una superficie de 120.000 Km² (Howell et al., 2005). En la actualidad limita en el margen noreste con áreas cratónicas del Sistema de la Sierra Pintada, al suroeste por el Macizo Norpatagónico y al oeste por el arco magmático andino (De la Cruz y Suárez, 1997).

Desde el Triásico hasta la actualidad, la subducción activa y el desarrollo del arco magmático en el margen occidental de Gondwana controlaron la evolución geológica de la Cuenca (Ramos, 1999). Su desarrollo puede dividirse en tres etapas:

- Triásico Tardío – Jurásico Temprano: antes del inicio de la subducción del margen occidental, la Cuenca Neuquina estaba en posición de trasarco y la tectónica se

caracterizaba por lineamientos prevalentemente transcurrentes (Asurmendi et al., 2017). Durante esta etapa se acumularon materiales volcánicos y volcanoclásticos asignados al Grupo Precuyo (Gulisano, 1981).

- Jurásico Medio – Cretácico Temprano: inició el desarrollo de una zona de subducción activa en el margen occidental de Gondwana que llevó al hundimiento del arco posterior y a la inundación de la cuenca. En esta etapa se acumularon (sobre un relieve irregular debido a los ciclos transgresivos – regresivos controlados por cambios de nivel de base) depósitos marinos y continentales de origen clástico designados a los grupos Cuyo y Lotena (Zavala, 2005).
- Cretácico Tardío – Cenozoico: a fines del Cretácico empezó el levantamiento de la Cordillera de los Andes, cuyo resultado fue la formación de la faja plegada y corrida del Agrio y el establecimiento de una cuenca de antepaís (Tunik et al., 2010). Esta etapa está registrada por la depositación del Grupo Neuquén con una sedimentación continental hacia un ambiente transicional (Armas y Sánchez, 2011) vinculado a la primera ingresión Atlántica a la cuenca, cuya más antigua evidencia se encuentra documentada en la unidad basal del Grupo Malargüe (e.g., Armas y Sánchez, 2015).

La tectónica andina finalmente causó el plegamiento y levantamiento de la sucesión mesozoica completa, generando una amplia variedad de ambientes depositacionales (Franzese y Spalletti, 2001; Howell et al., 2005).

Las unidades sedimentarias del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina corresponden al Grupo Neuquén y al Grupo Malargüe. A nivel regional, el contacto entre ambos grupos está representado por la discordancia Huantráiquica (Garrido, 2010). Esta discordancia refleja el resultado de una subsidencia regional que permitió por primera vez el ingreso de aguas atlánticas en la Cuenca, determinando a su vez la desvinculación definitiva con la vertiente pacífica (Leanza, 2009).

El Grupo Neuquén (Stipanovic et al. 1968) posee una edad Cenomaniano inferior – Campaniano inferior. En 1981, Ramos (1981) subdividió este grupo de acuerdo al concepto de Cazau y Uliana (1973) en tres subgrupos (formaciones en el esquema original): el subgrupo Río Limay (Cenomaniano – Turoniano inferior), constituido por las formaciones Candeleros, Huincul y Cerro Lisandro; el Subgrupo Río Neuquén (Turoniano superior – Coniciano), que incluye a las formaciones Portezuelo y Plottier; y

el Subgrupo Río Colorado (Santoniano – Campaniano inferior) constituido por las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto.

El Grupo Malargüe (Uliana y Dellapé, 1981) que posee una edad campaniana superior – Daniano, registra el final de la depositación de la Cuenca Neuquina y está integrado por las formaciones Allen, Jagüel y Roca. Posteriormente, Garrido (2010) propuso un esquema litoestratigráfico reorganizando los dos primeros subgrupos del Grupo Neuquén e incorporando dos nuevas formaciones. En el nuevo modelo litoestratigráfico planteado el Grupo Neuquén se divide en tres subgrupos: el subgrupo Río Limay, compuesto por las formaciones Candeleros y Huincul, el subgrupo Río Neuquén, que incluye a las formaciones Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa y Plottier, y el subgrupo Río Colorado constituido por las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto (Figura 2).

Edad	Esquema litoestratigráfico vigente (*)	Esquema litoestratigráfico propuesto
65.5 Ma	Grupo Malargüe (parcial)	Grupo Malargüe (parcial)
70.6 Ma		
Campaniano	Discordancia Huantráiquica	
83.5 Ma	Subgrupo Río Colorado	Subgrupo Río Colorado
85.8 Ma		
Santoniano	F. Anacleto	F. Anacleto
	F. Bajo de la Carpa	F. Bajo de la Carpa
85.8 Ma	Subgrupo Río Neuquén	Subgrupo Río Neuquén
Coniaciano	F. Plottier	F. Plottier
	F. Portezuelo	F. Sierra Barrosa
88.6 Ma	Subgrupo Río Limay	Subgrupo Río Limay
Turoniano	F. Cerro Lisandro	F. Los Bastos
	F. Huincul	F. Portezuelo
93.6 Ma	Subgrupo Río Limay	Subgrupo Río Limay
Cenomaniano	F. Candeleros	F. Cerro Lisandro
	F. Huincul	F. Huincul
99.6 Ma	Discordancia Patagonídica	
	Discordancia Miránica Principal	

Figura 2: Esquema de Cazau y Uliana (1973), modificado según Uliana y Dellapé (1981) y Ramos (1981). Tomado de Garrido (2010).

3.1.1 Marco geológico del ANMP Paso Córdoba

El ANMP Paso Córdoba (Figura 3B) se encuentra a 15 km de la ciudad de General Roca, provincia de Río Negro. En esta localidad afloran depósitos continentales del Cretácico Superior incluidos en las formaciones Bajo de la Carpa (Santoniano), Anacleto (Campaniano inferior) y Allen (Campaniano superior - Maastrichtiano inferior) (Hugo et al., 2001).

La Formación Bajo de la Carpa (Herrero Ducloux, en Fossa Mancini et al., 1938) está formada por areniscas de grano medio a grueso, pobremente seleccionadas y litificadas, relacionadas con un ambiente fluvial con condiciones alternantes de moderada a alta energía (Hugo et al., 2001; Cónsole-Gonella et al., 2019). Las rocas que conforman estos depósitos tienen un color predominantemente castaño-rojizo (Salgado et al., 2018). Se han identificado varios niveles de paleosuelos con abundante bioturbación y rizoconcreciones que reflejan períodos de marcada estabilidad con hiatos en el proceso de sedimentación (Hugo et al., 2001).

La unidad es cubierta transicionalmente por la Formación Anacleto (Herrero Ducloux, en Fossa Mancini et al., 1938) que incluye sedimentitas de tonalidad morado-rojiza pertenecientes a facies fluvio-lacustres con facies deltaicas asociadas, principalmente relacionada a llanuras aluviales. En depósitos de centro de lago se encuentran bivalvos del género *Corbicula* y en depósitos de la zona marginal del lago predominan *Skolithos*, *Arenicolites*, *Spongiomorpha* y pertenecientes a las icnofacies de *Skolithos* y *Scoyenia* (Paz et al., 2014).

La Formación Allen (Roll, 1939) está representada en el área únicamente por el miembro inferior de esta unidad (Hugo et al., 2001). Comienza con una alternancia de areniscas de grano mediano a fino y limolitas bastante blandas y friables, con tonalidades amarillentas (Hugo et al., 2001). Posteriormente, hacia la parte superior del perfil, se caracteriza por areniscas rojizas de grano medio-grueso de ambientes eólicos relacionados con dunas costeras que presentan excavaciones de morada de vertebrados (Paz et al., 2014; Díaz-Martínez et al., 2018, 2019). Estos depósitos se encuentran bioturbados por *Diplocraterion*, *Skolithos*, *Arenicolites* y *Taenidium*, y también se encontraron abundantes rizolitos, caracterizando a esta icnofacies como *Entradichnus* (Paz et al., 2014). En la zona de Paso Córdoba, la discordancia Huantráiquica fue observada en el Valle de la Luna Rojo (Hugo et al., 2001) sin embargo, estudios más recientes observaron el límite entre las dos formaciones desenvolviéndose en el área de forma transicional desde facies fluvio-lacustres a eólicas (Paz et al., 2014; Díaz-Martínez et al., 2018).

Este TFG se basa en un afloramiento situado en las inmediaciones del Valle de la Luna Amarillo, donde se levantó la columna estratigráfica. Las huellas avianas se encontraron en depósitos pertenecientes a la Formación Allen, dentro del denominado Cañadón del Laberinto (39° 7'21.24"S; 67°36'20.61"O) (Figura 3C). No existen

referencias geológicas concretas sobre este sector del ANMP, por lo que este estudio aportará información novedosa importante para el conjunto del área.

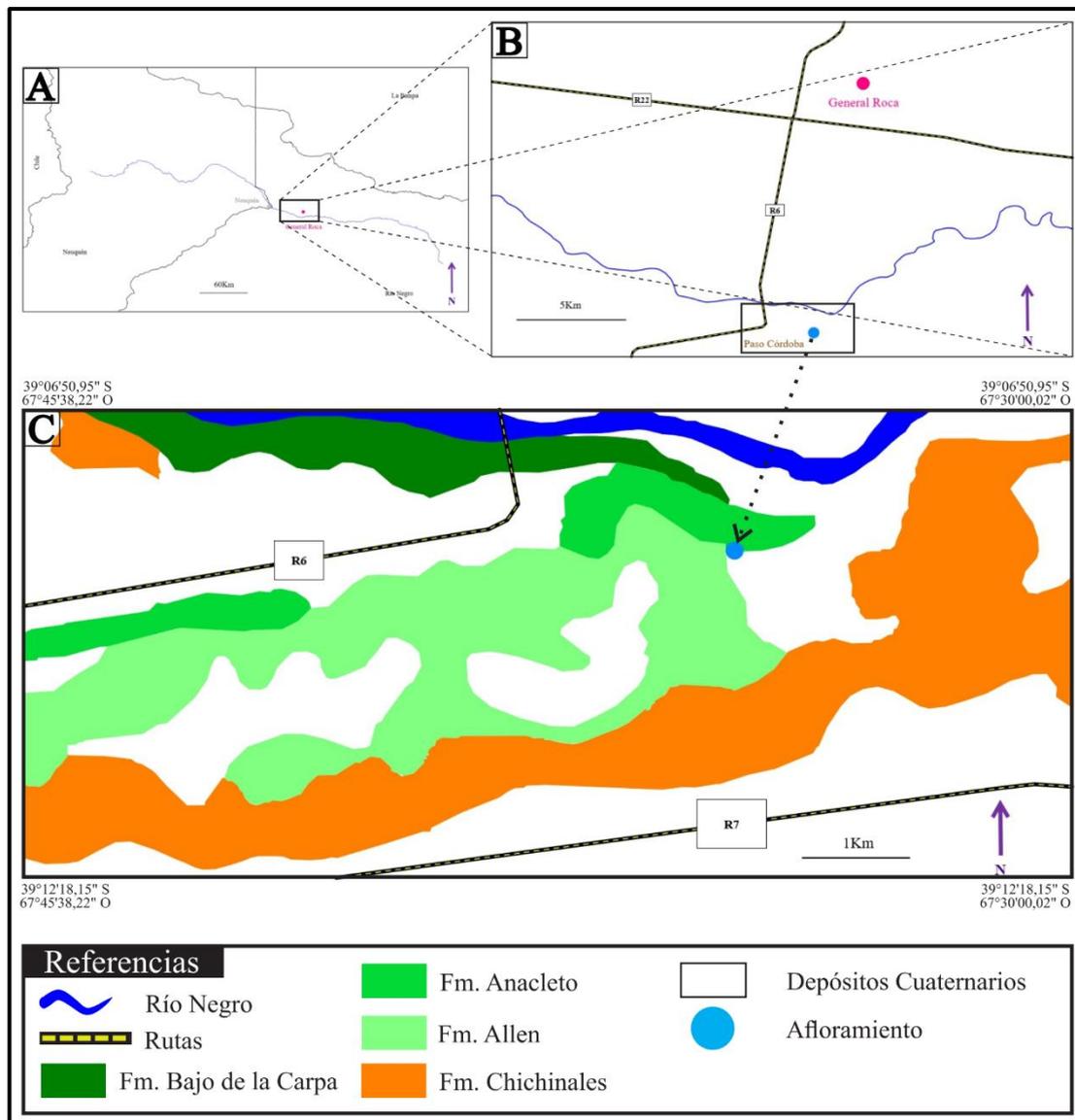


Figura 3: A) Ubicación geográfica de la ciudad de General Roca, B) Ubicación del Cañadón del Laberinto en el Área Natural Municipal Paso Córdoba, C) Esquema geológico simplificado del afloramiento donde se localizaron los fósiles y se levantó el perfil estratigráfico.

3.1.2 Estudio de la sección icnoportadora

En el lugar del hallazgo, fue medido un perfil de alrededor de 6 metros de potencia (Figura 4), donde la Formación Allen aflora con un espesor de 4 metros. La unidad, desde la base y por un espesor de 2 metros, está representada por areniscas amarillas de grano medio a fino, no muy bien seleccionadas, predominantemente cuarzosa con menor contenido en feldspatos y minerales arcillosos del grupo de las micas, que exhiben laminación plano paralela y motas lilas, alternadas a limolitas amarillo

grisáceo generalmente de aspecto masivo. El segundo banco de areniscas, con las mismas características del anterior, contiene tanto moldes como conchillas mal preservadas, en cambio recristalizadas, de *Corbícula*. El perfil estratigráfico sigue con areniscas de grano fino masivas, por arriba de las cuales se encuentra un nivel pelítico de color gris. Suprayace al nivel pelítico una delgada capa de caliza blanquecina amarillenta, aparentemente sin contenido fosilífero visible a la lupa de mano. Por encima del nivel carbonático empieza de nuevo una alternancia de limolitas y areniscas en todo similares a las anteriores, que es diferente de la parte inferior del perfil, donde niveles pelíticos se encuentran intercalados a las areniscas. Los últimos 50 centímetros del perfil estratigráfico, que contienen los niveles icnoportadores, son representados por una delgada capa de pelitas con grietas de desecación, por arriba de la cual yace el nivel icnoportador principal (*in situ*), subyacente al último nivel pelítico que también posee trazas. Considerando el contexto sedimentológico de la unidad (Paz et al., 2014), este perfil estratigráfico correspondería a la porción basal de la unidad que subyace los depósitos eólicos y que ha sido relacionada con una prevalente sedimentación fluvio-lacustre compatible con una paleoambiente de llanura de inundación.

3.2 Contexto paleontológico del ANMP Paso Córdoba

El Área Natural Municipal Protegida Paso Córdoba fue creada por ordenanza N°2583 en septiembre de 1997 (Salgado y Díaz-Martínez, 2018) y su plan de manejo aprobado en 2001. Cuenta con una extensión de 17.000 ha donde se encuentran diferentes sitios de interés paleontológico como el Valle de la Luna Rojo (depósitos del Cretácico Superior) y el Valle de la Luna Amarillo (depósitos del Cenozoico).

Los primeros descubrimientos de fósiles de reptiles mesozoicos en la localidad rionegrina de Paso Córdoba fueron reportados por Döering (1882), el naturalista alemán comisionado en la expedición militar a ese territorio comandada por el general Julio Argentino Roca en 1879 (Salgado, 2007). En 1916, el geólogo alemán Richard Wichmann documentó los hallazgos de invertebrados, entre los que destacan diferentes especies de *Corbicula*, gasterópodos, carófitas y diferentes géneros de ostrácodos además de encontrar restos óseos de un dinosaurio perteneciente al grupo de los titanosaurios. Este último fue descrito y nombrado como *Antarctosaurus wichmannianus* posteriormente (Huene, 1929).

La Formación Bajo de la Carpa posee un abundante registro fósil, de sus afloramientos fueron recolectados: dos géneros diferentes de notosuquidos, *Notosuchus terrestris* y *Comahuesuchus brachybuccalis*; y restos de una serpiente del género *Dinilysia* emparentada lejanamente con boas actuales (Woodward, 1896; Woodward, 1901; Bonaparte, 1991). También destacan hallazgos de dos dinosaurios terópodos pequeños, el alvarezsáurido *Achillesaurus manazzonei* y un abelisauroideo *Velocisaurus unicus*, además de fragmentos de un abelisauroideo indeterminado de mayor tamaño (Martinelli y Vera, 2007; Ezcurra y Méndez, 2009; Brissón-Egli et al., 2016). En niveles relacionados a paleosuelos han sido encontradas excavaciones de pequeños vertebrados asignadas a galerías de morada y/o reproducción (Cónsole-Gonella et al., 2019).

Los descubrimientos de restos óseos fósiles en los afloramientos de la Formación Anacleto en esta localidad son escasos pero diversos. Se han encontrado huesos de *Yaminuechelys cf. garsparinii*, una tortuga Chelidae de cuello largo, en afloramientos del Valle de la Luna Rojo (de la Fuente et al., 2010). Además, se recuperó un fragmento mandibular asignado tentativamente a un marsupial didelfoideo (Goin et al., 1986) y el ya mencionado *Antarctosaurus wichmannianus* cuya procedencia estratigráfica exacta es desconocida y debatida. Por el contrario, los descubrimientos de fósiles no corpóreos son un poco más abundantes. Recientemente se describieron huellas encontradas en el Cañadón del Desvío; la mayoría están conservadas como relieve negativo, otras en sección transversal y algunas huellas poseen estructuras relacionadas con esteras microbianas (Díaz-Martínez et al., 2018). Además, en facies lacustres correspondientes a zonas marginales del lago se encontraron pisadas de grandes vertebrados, probablemente saurópodos, en sección transversal (Paz et al., 2014). El contenido micropaleontológico está representado por ostrácodos de los géneros *Cypridopsis*, *Eucandona*, *Ilyocypris* y *Ovocytheridea* y a carófitas incluidas en *Gobichara (Pseudoharrisichara)* (Musacchio, 1973). En el pasaje transicional entre las fangolitas fluvio-lacustre (Formación Anacleto) y las areniscas eólicas (Formación Allen) se hallaron diferentes taxones de ostrácodos y carófitas indeterminados que están siendo estudiados actualmente (Gigli et al., 2019). Además, se encontró un área pisoteada con huellas conservadas como relieve negativo y con evidencias de esteras microbianas (Díaz-Martínez et al., 2018), icnitas avianas pequeñas, tanto tetradáctilas como tridáctilas, y huellas en sección transversal (Díaz-Martínez et al., 2017).

En la Formación Allen el contenido paleontológico es un poco más abundante. Entre el 2014 y el 2016 se extrajo de facies de dunas e interdunas eólicas un esqueleto de un dinosaurio saurópodo casi articulado con trazas de invertebrados en sus huesos y asociados a doce dientes de terópodos abelisáuridos (Álvarez et al., 2015; Díaz-Martínez et al., 2015a; Meso, 2017). Posteriormente casi en el mismo nivel estratigráfico se describió un nuevo yacimiento con restos óseos de un titanosaurio desarticulado, asociado a dos dientes de terópodos abelisauridos (López Rodal, 2021). La estricta asociación entre dientes desprendidos de abelisáuridos y restos de titanosaurios probablemente corresponde a una interacción trófica entre abelisáuridos y titanosáuridos (Meso et al., 2021). Los primeros registros icnológicos en los afloramientos de esta localidad corresponden a huellas de dinosaurios hadrosáuridos de pequeño tamaño, huellas de saurópodos titanosauridos y pequeñas huellas de aves (Calvo y Ortíz, 2011). Posteriormente, se describieron huellas de aves tridáctilas con dígitos delgados (Ortíz et al., 2013) y al menos siete rastrilladas con aproximadamente 13 huellas tridáctilas y mesaxónicas asignadas a ornitisquios, posiblemente hadrosaurios (Calvo y Ortíz, 2013). Además, se registró el hallazgo de nuevas huellas de aves (similares a *Barrosopus slobodai*), huellas de manos y pies asignadas a saurópodos de tipo *Lithostrotia* de tamaño mediano, y huellas relacionadas con hadrosauridos de tamaño mediano (Ortíz y Calvo, 2017; de Valais et al., 2020). Díaz-Martínez et al. (2018) describieron tres huellas conservadas como moldes naturales, dos de ellas son tridáctilas, mesaxónicas y subsimétricas clasificadas como cf. *Iguanodontopodidae* y la tercera pobremente conservada, posiblemente pentadáctila y con impresiones de dígitos muy cortas. También se encontró un área intensamente pisoteada con huellas en sección transversal y conservadas como moldes naturales, uno de los ejemplares presenta grandes ranuras paralelas producidas por el tegumento del pie cuando el autopodo se desplazaba hacia el sustrato. Debido a su mal estado de conservación se consideraron huellas de vertebrados indeterminados al igual que otras encontradas en plano de estratificación y en sección transversal con estructuras de arrugas interpretadas como tapetes microbianos. En depósitos de dunas se encontraron paleosuelos con abundantes rizolitos y galerías realizadas por pequeños vertebrados relacionadas a un momento de estabilización y/o edafización del sistema eólico (Díaz-Martínez et al., 2019).

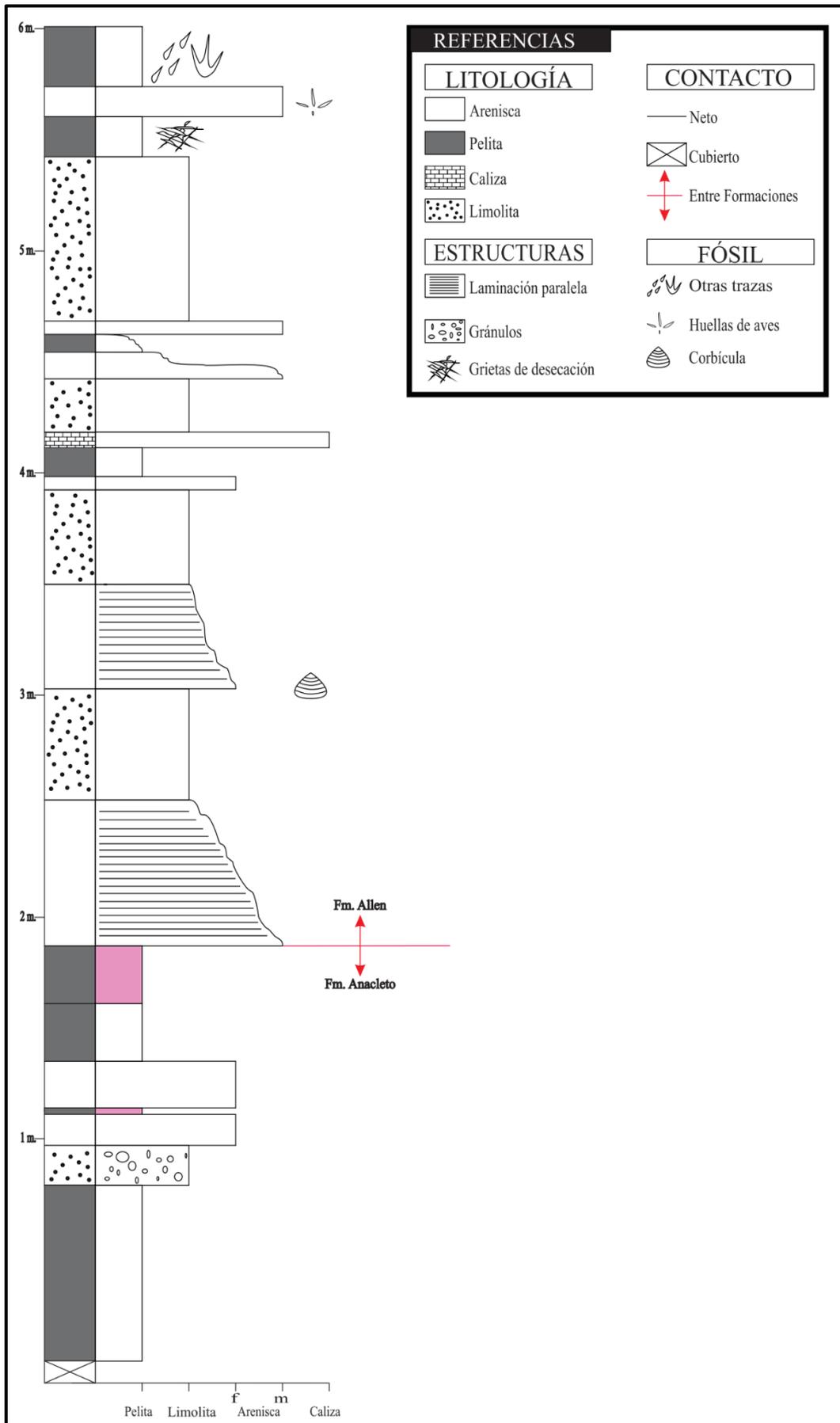


Figura 4: Columna estratigráfica de las Formaciones Anacleto y Allen que afloran en el Cañadón del Laberinto. Los materiales estudiados pertenecen a la Formación Allen.

CAPÍTULO 4. DESCRIPCIÓN Y RESULTADOS

Las lajas icnoportadoras encontradas en el Cañadón del Laberinto son areniscas de grano medio con diferentes coloraciones que varían entre gris y marrón rosáceo. Las lajas que se han encontrado *in situ* presentan grietas de desecación, mientras que LPC7 (rodada) posee ondulitas. Las huellas se preservan como epirrelieves cóncavos o moldes naturales. LPC4 y LPC5 son las lajas que mayor cantidad de huellas presentan, considerándose como intensamente pisoteadas, mientras que LPC6 se encuentra moderadamente pisoteada, LPC1, LPC2 y LPC3 están ligeramente pisoteadas siguiendo el “índice de dinoturbación” creado por Lockley y Conrad (1989), el cual demuestra la intensidad del pisoteo respecto a la cantidad de superficie del área cubierta por huellas.

Los rastros de locomoción de las aves consisten en secuencias de impresiones de sus autopodios; son necesarias dos huellas sucesivas (izquierda y derecha o viceversa) para definir una rastrillada parcial y tres o más huellas sucesivas para definir una rastrillada.

Se reconocieron un total de cinco rastrilladas, de las cuales dos son formadas por huellas didáctilas y tres por huellas tridáctilas, en las cuales también se encuentran huellas tetradáctilas. Asimismo, se identificaron siete rastrilladas parciales, dos constituidos por huellas didáctilas y cinco por huellas tridáctilas. En un caso, se reconoció una huella tetradáctila perteneciente a uno de dichos pasos. También se encontraron cuarenta y un huellas, 16 didáctilas, 23 tridáctilas y dos tetradáctilas, no atribuibles ni a rastrilladas parciales ni a rastrilladas, y que por lo tanto son consideradas aisladas, además de varios dígitos aislados e incompletos.

4.1 Descripción de las lajas encontradas

4.1.1 LPC1 (Figura 5)

La primera laja recolectada del campo, mide 13 cm de largo por 12 cm de ancho y es una arenisca de grano medio de color gris. Presenta dos huellas aisladas, ninguna tiene impresiones de uñas o almohadillas y ambas están cortadas por grietas de desecación.

Huellas aisladas:

- LPC1-1: Huella tetradáctila izquierda, las impresiones de los dígitos II a IV están dirigidos hacia adelante y el dígito I está dirigido hacia atrás (anisodactilia). Es más larga que ancha, con una relación $L+h/A$ de 1,23 y L/A de 0,96. La longitud de las impresiones de los dígitos son 0,74 cm (I), 1,45 cm

(II), 2,60 cm (III) y 1,37 cm (IV). Las divergencias interdigitales entre las impresiones de los dígitos son de $123,12^\circ$ (I-II), $137,75^\circ$ (I-IV), $99,22^\circ$ (II-IV), $45,15^\circ$ (II-III) y de $52,04^\circ$ (III-IV).

- LPC1-2: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga con una relación L/A de 0,70. La longitud de la impresión de los dígitos es de 1,69 cm (II), 2,07 cm (III) y 1,77 cm (IV). Los ángulos interdigitales son de $52,25^\circ$ (II-III), $75,26^\circ$ (III-IV) y $127,54^\circ$ (II-IV).

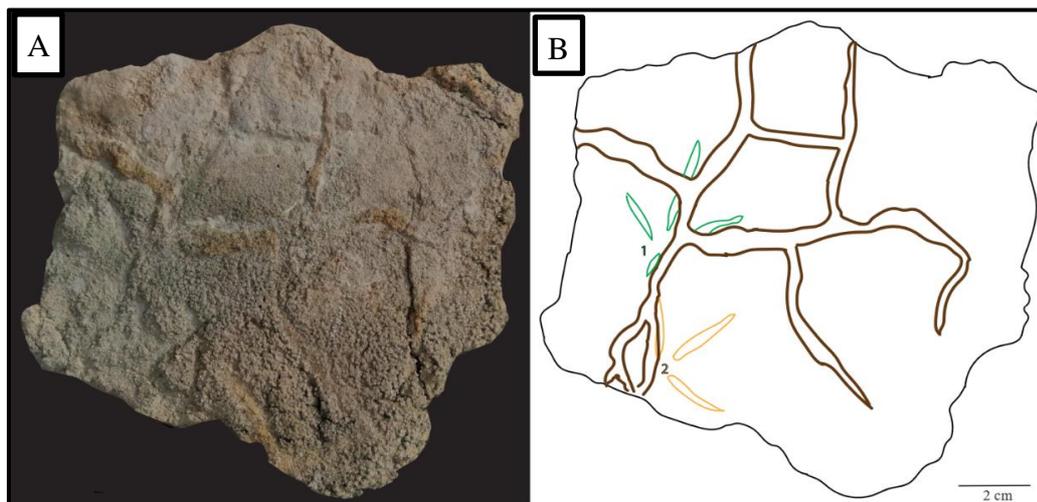


Figura 5: A) LPC1, B) Dibujo esquemático de las huellas encontradas y numeradas, ambas atravesadas por grietas de desecación.

4.1.2 LPC2 (Figura 6)

La laja es una arenisca gris oscuro de grano medio, mide 30 cm de largo por 20 cm de ancho aproximadamente. La muestra fue tomada del penúltimo estrato de la columna estratigráfica y está completamente pisoteada, por lo que se estudiarán únicamente las huellas que se pudieron identificar correctamente, siendo la mayoría didáctilas. Ninguna presenta improntas de almohadillas. Las grietas de desecación atraviesan las huellas LPC2-7 y LPC2-8.

Rastrilladas parciales:

- LPC2-1: Integrado por dos huellas didáctilas. LPC2-1.1 (izquierda) muestra únicamente las impresiones de los dígitos II y III, cuya longitud es de 1,12 cm y 1,17 cm respectivamente. El ángulo entre estos dígitos es de $59,36^\circ$. LPC2-1.2 (derecha) preserva las impresiones de los dígitos III y IV cuyo largo es de 1,46 cm y 1,13 cm respectivamente. El ángulo entre estos dígitos es de $39,43^\circ$. El paso mide 3,53 cm.

- LPC2-2: Formado por LPC2-2.1 (izquierda) y LPC2-2.2 (derecha), ambas preservan únicamente las impresiones de los dígitos I, II y III, cuya longitud promedio es de 0,47 cm, 0,69 cm y 0,92 cm respectivamente. La divergencia interdigital promedio es de $70,80^\circ$ (II y III) y de $126,49^\circ$ (I y II). El paso mide 2,53 cm.

Huellas aisladas:

- LPC2-3: Huella didáctica derecha con una longitud de las impresiones de los dígitos II y III de 1,38 cm y 1,56 cm respectivamente, y el ángulo entre los mismos es de $60,14^\circ$.
- LPC2-4: Huella didáctica izquierda que preserva únicamente las impresiones de los dígitos III y IV, midiendo estos 1,34 cm y 1,08 cm respectivamente. La divergencia interdigital es de $42,22^\circ$.
- LPC2-5: Huella didáctica izquierda cortada por una grieta de desecación. El largo de las impresiones de sus dígitos III y IV es de 2,04 cm y 1,55 cm respectivamente. El ángulo entre los mismos es de $60,85^\circ$.
- LPC2-6: Huella didáctica izquierda cuya longitud de las impresiones III y IV es de 2,28 cm y 1,70 cm respectivamente, y el ángulo formado entre ambos es de $51,47^\circ$.
- LPC2-7: Huella tridáctica derecha más ancha que larga y con una relación L/A de 0,69. El extremo proximal de la impresión del dígito II está cortado por una grieta de desecación por lo cual no pudo medirse el largo. La longitud de las impresiones de los dígitos restantes es de 1,46 cm (III) y 1,24 cm (IV), y la divergencia angular entre los mismos es de $80,68^\circ$. Se trazó un eje en el medio del dígito II para medir la divergencia angular con los otros dígitos, siendo $60,95^\circ$ (II-III) y $141,63^\circ$ (II-IV).
- LPC2-8: Huella tridáctica izquierda caracterizada por tener el extremo proximal de la impresión del dígito IV atravesado por una grieta de desecación por lo que no se midió su largo. La relación L/A es de 0,83. Las impresiones de los dígitos II y III miden 1,20 cm y 1,57 cm de largo respectivamente, y el ángulo formado entre estos mide $60,14^\circ$. La divergencia angular entre III y IV es de $58,70^\circ$ y entre II y IV es de $113,84^\circ$.

- LPC2-9: Huella didáctica derecha que preserva únicamente las impresiones de los dígitos II y III con un largo de 1,30 cm y 1,46 cm respectivamente. El ángulo entre dichos dígitos es de $65,42^\circ$.
- LPC2-10: Huella didáctica izquierda. La longitud de la impresión del dígito III es de 2,19 cm y del dígito II es de 1,66 cm, en este último se preserva la impresión de uña. El ángulo formado entre ambos dígitos es de $29,74^\circ$.
- LPC2-11: Huella tridáctica derecha, más larga que ancha con una relación L/A de 1,11. El largo de las impresiones digitales II, III y IV es 1,17 cm, 1,81 cm y 1,37 cm respectivamente. Los ángulos interdigitales miden $47,76^\circ$ (II-III), $15,78^\circ$ (II-III) y $63,23^\circ$ (II-IV).
- LPC2-12: Huella tridáctica derecha, más ancha que larga con una relación L/A de 0.67. Las impresiones digitales miden 1,79 cm (II), 2,50 cm (III) y 1,28 cm (IV). Los ángulos interdigitales son $67,43^\circ$ (II-III), $141,68^\circ$ (II-IV) y $74,24^\circ$ (III-IV).
- LPC2-13: Huella didáctica derecha que preserva las impresiones digitales III y IV cuya longitud es de 1,14 cm y 1,03 cm respectivamente. El ángulo formado por los mismos es de $39,31^\circ$.
- LPC2-14: Huella didáctica izquierda. Las longitudes de las impresiones digitales son de 1,64 cm (III) y 1,55 cm (IV), el ángulo conformado por ambos es de $63,88^\circ$.

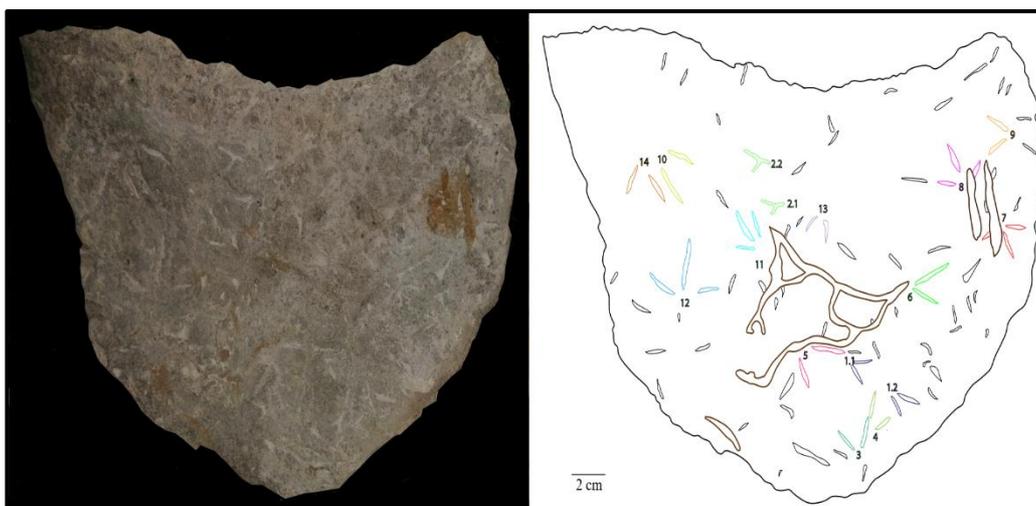


Figura 6: A) LPC2, B) Dibujo esquemático de los pasos, huellas y dígitos aislados encontrados. Se le asignó un número a cada huella.

4.1.3 LPC3 (Figura 7)

La laja fue tomada a pocos centímetros de LPC1. Se trata de una arenisca de grano medio color gris rosácea y mide 16 cm largo por 20 cm de ancho desde los extremos más distales de la roca. Preserva muy pocas huellas, pudiéndose identificarse tres únicamente, de las cuales las dos tridáctilas son cortadas por grietas de desecación y la restante es didáctica.

Huellas aisladas:

- LPC3-1: Huella tridáctila derecha, las impresiones de los dígitos laterales presentan una curvatura hacia adelante. El extremo distal de la impresión del dígito III está atravesado por una grieta de desecación, por lo que no pudo medirse el largo. La longitud de las impresiones de los dígitos II y IV es de 1,67 cm y 1,81 cm respectivamente y su divergencia con el dígito III es de $57,34^\circ$ (II-III) y $70,07^\circ$ (III-IV), entre II y IV es de $127,81^\circ$. El ancho es de 4,03 cm.
- LPC3-2: Huella tridáctila izquierda, con la impresión del dígito III atravesada horizontalmente a la mitad por una grieta de desecación. La relación L/A es de 0,82, la longitud de la impresión de los dígitos II, III y IV es 1,75 cm, 2,77 cm y 1,88 cm respectivamente. Los ángulos interdigitales son $55,78^\circ$ (II-III), $64,92^\circ$ (III-IV) y $121,10^\circ$ (II-IV).
- LPC3-3: Huella didáctica izquierda. Los largos de las impresiones digitales preservadas son de 1,32 cm (III) y 1,30 cm (IV), el ángulo entre los mismos es de $31,38^\circ$.

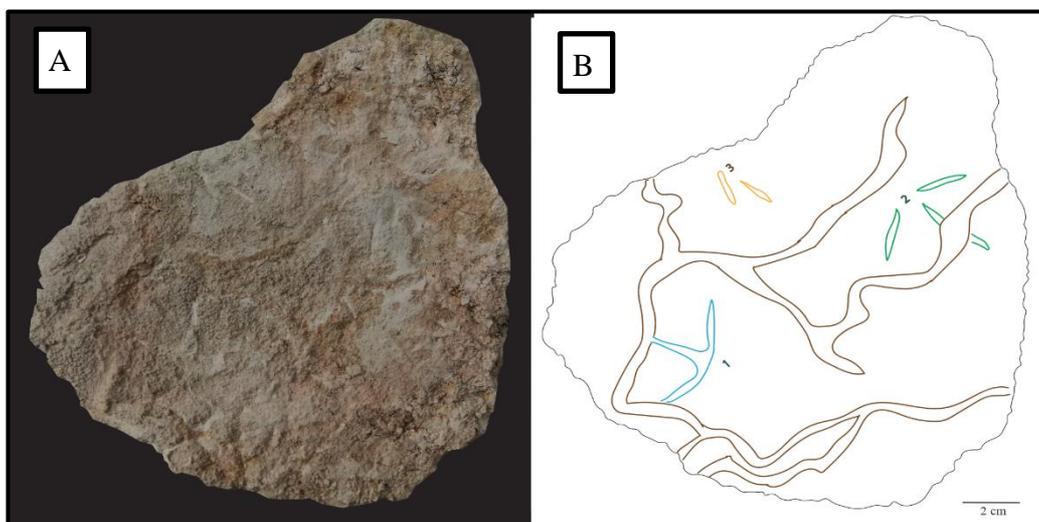


Figura 7: A) LPC3, B) Dibujo esquemático de huellas encontradas y numeradas.

4.1.4 LPC4 (Figura 8)

La laja es una arenisca de grano medio color marrón rosácea de 27 cm de largo por 18 cm de ancho aproximadamente. Está totalmente pisoteada por lo que se describen únicamente las huellas mejor conservadas, aunque se reconocen las impresiones muchos dígitos aislados que pertenecerían a otras huellas. La mayoría de las huellas son tridáctilas de diferentes tamaños, aunque algunas son didáctilas y solo LPC4-1 conserva la impresión del hálux. La roca no presenta grietas de desecación.

Huellas aisladas:

- LPC4-1: Huella tetradáctila anisodáctila, que posee próximamente una impresión ovalada interpretada como la impresión de la almohadilla metatarsofalangeana III que conecta distalmente con la impresión del dígito III. Los dígitos III y IV poseen impresiones de almohadillas y uñas. La relación $L+h/A$ es de 0,94 y la relación L/A es de 0,83. La longitud de las impresiones digitales es de 0,47 cm (I), 1,82 cm (II), 2,65 cm (III) y 2,33 cm (IV). La divergencia angular entre los dígitos I-II es de $121,43^\circ$, entre I-IV es de $137,62^\circ$, entre II-III es de $45,53^\circ$, entre III-IV es de $55,42^\circ$ y entre II-IV es de $100,94^\circ$.
- LPC4-2: Huella didáctila derecha. El largo de las impresiones de los dígitos II y III es de 1,94 cm y 2,37 cm respectivamente, y el ángulo entre los mismos es de $59,26^\circ$.
- LPC4-3: Huella didáctila derecha, cuyas impresiones digitales miden 1,33 cm (II) y 1,39 cm (III), y el ángulo formado por estas es de $42,90^\circ$.
- LPC4-4: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga con una relación L/A de 0,78. Los dígitos II y IV presentan impronta de uña. El largo de las impresiones digitales II, III y IV es de 1,53 cm, 2,61 cm, 1,77 cm respectivamente. Los ángulos formados entre los dígitos II-III es de $40,07^\circ$, entre III-IV es de $48,53^\circ$ y entre II-IV $94,60^\circ$.
- LPC4-5: Huella tridáctila derecha, más ancha que larga con una relación L/A 0.78. El dígito III tiene impresión de uña y su longitud es de 1,78 cm, las impresiones digitales de II y IV es de 1,75 cm y 1,74 cm respectivamente. La divergencia interdigital es de $65,16^\circ$ (II-III), $60,48^\circ$ (III-IV) y $125,65^\circ$ (II-IV).

- LPC4-6: Huella tridáctila derecha con una relación L/A 0.82. La impresión del dígito III es la más larga encontrada en esta laja, siendo de 3,05 cm, el dígito II mide 2,02 cm y el IV mide 1,95 cm. Los ángulos formados por II-III es de 63,17°, por III-IV es de 54,85° y por III-IV es de 118,01°.
- LPC4-7: Huella tridáctila derecha, más larga que ancha con una relación L/A de 1,04. La impresión del dígito II presenta almohadillas, mide 2,01 cm, el dígito IV posee una impronta de uña y mide 1,48 cm, el dígito III mide 2,24 cm y su divergencia respecto a los dígitos adyacentes es de 41,39° (II-III) y 38,27° (III-IV). El ángulo formado entre II y IV es de 79,66°.
- LPC4-8: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga con una relación L/A 0,69. El largo de las impresiones digitales II, III y IV es de 1,46 cm, 2,19 cm y 1,57 cm respectivamente. La divergencia angular es de 22,96° (II-III), 20,55° (III-IV) y 97,56° (II-IV).
- LPC4-9: Huella tridáctila izquierda con una relación L/A 0,77. La longitud de las impresiones de los dígitos es de 2,23 cm (II), 2,32 cm (III), 2,31 cm (IV). Los ángulos interdigitales son de 63,92° (II-III), 53,48°(III-IV), 117,40° (II-IV).
- LPC4-10: Huella didáctila izquierda. Se preservan únicamente las impresiones de los dígitos II (1,93 cm) y III (2,37 cm). El ángulo formado entre las mismas es de 57,31°.
- LPC4-11: Huella tridáctila izquierda, con la impresión del dígito II superpuesta por la impresión del dígito III de LPC4-14, por lo que no es posible medir el largo del dígito ni el ancho y largo de la huella. Las impresiones de los dígitos III y IV miden 2,15 cm y 1,50 cm respectivamente. Los ángulos interdigitales son de 42,83°(II-III), 34,74°(III-IV) y de 77,57°(II-IV).
- LPC4-12: Huella tridáctila derecha, la más pequeña encontrada en esta muestra, con un largo total de 1,84 cm y un ancho de 2,09 cm, una relación L/A de 0,88. Las impresiones digitales miden 0,96 cm (II), 1,39 cm (III), 1,01 cm (IV) y los ángulos formados entre II- III miden 44,03°, entre III-IV mide 69,37° y entre II-IV 112,59°.

- LPC4-13: Huella didáctica izquierda en la que las impresiones de ambos dígitos presentan marcas de almohadillas y uñas. El dígito III mide 1,94 cm y el dígito IV mide 1,72 cm, el ángulo formado entre ambos es de $81,99^\circ$.
- LPC4-14: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga con una relación L/A de 0,73. La longitud de las impresiones es de 2,09 cm (II), 2,48 cm (III) y 1,98 cm (IV). La divergencia angular es de $63,67^\circ$ (II-III), $52,51^\circ$ (III-IV) y $116,18^\circ$ (II-IV).
- LPC4-15: Huella tridáctila derecha, más larga que ancha con una relación L/A de 0,88. El largo de las impresiones digitales es de 1,87 cm (II), 2,56 cm (III) y 1,62 cm (IV). Los ángulos interdigitales son de $65,41^\circ$ (II-III), $44,17^\circ$ (III-IV), $109,58^\circ$ (II-IV).

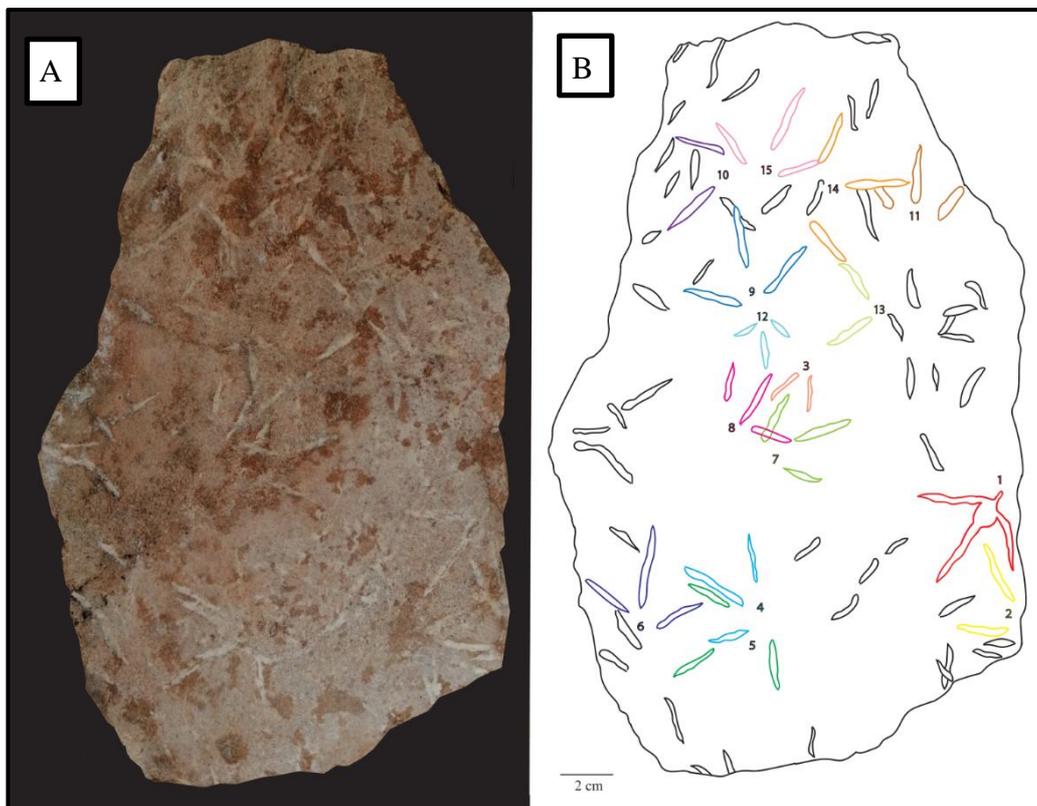


Figura 8: A) LPC4, B) Dibujo esquemático de pasos, huellas aisladas y dígitos reconocidos. Se le asignó un número a cada huella.

4.1.5 LPC5 (Figura 9)

Corresponde a una arenisca de grano medio de 60 cm de largo por 25 cm de ancho aproximadamente, de color marrón rosáceo. Toda la superficie presenta huellas conservadas como moldes naturales rellenas de un sedimento blanquecino. Las huellas

son tridáctilas, a excepción de LPC5-6.2 y LPC5-4.3 donde se preservó la impresión del hálux, y LPC5-2.2, LPC5-2.5, LPC5-3.1, LPC5-8 y LPC5-11 donde se preservaron solo las impresiones de dos dígitos por huellas. Además, tres rastrilladas (LPC5-1, LPC5-5 y LPC5-7) están constituidas enteramente por huellas didáctilas. Las impresiones de los dígitos son delgadas y la mayoría no poseen marcas de almohadillas ni uñas. LPC5 es la laja que presenta más huellas, está enteramente pisoteada, inclusive en un extremo de la misma en la que se desprendió la capa superior de sedimento, se pueden apreciar más huellas en la capa subsiguiente. Se identificaron cinco rastrilladas, además de tres pares de huellas diferentes y tres huellas aisladas.

Rastrilladas:

- LPC5-1: Conformada por tres huellas didáctilas (dos derechas y una izquierda). El largo promedio de la impresión del dígito III es de 1,54 cm, del dígito IV de 1,21 cm y el promedio de la divergencia interdigital entre los mismos es de $64,74^\circ$. El paso doble mide 7,63 cm, el paso promedio es de 3,81 cm y el ángulo de paso es de $168,58^\circ$.
- LPC5-2: Esta rastrillada se compone de cinco huellas tridáctilas (tres derechas y dos izquierdas). La segunda huella de la rastrillada (LPC5-2.2) está incompleta, preservándose solo la impresión de los dígitos III y IV, al igual que la última huella (LPC5-2.5) donde solo se preserva la impresión de los dígitos II y III. La relación media de L/A es de 0,94. El largo promedio de la impresión de los dígitos II, III y IV es de 1,66 cm, 2,08 cm, 1,54 cm respectivamente. Las divergencias interdigitales promedias son de $56,36^\circ$ (II-III), de $44,56^\circ$ (III y IV) y de $96,12^\circ$ (II y IV). El paso doble promedio mide 11,27 cm, el paso medio es de 6,19 cm y el ángulo de paso es $149,93^\circ$.
- LPC5-3: Es el rastro más largo preservado en la laja. Está formado por seis huellas (tres derechas, una izquierda y dos que no son identificables, pero por su posición en la rastrillada, se asumen como izquierdas). Dos huellas del rastro están incompletas, la primera (LPC5-3.1) carece de la impresión del dígito IV y la quinta (LPC5-3.5) conserva solo la impresión del dígito III. Las demás huellas son tridáctilas, más anchas que largas y su relación L/A es de 0,88. El promedio del largo de la impresión de los dígitos es de 1,83 cm (II), 2,22 cm (III) y 1,37 cm (IV) y de los ángulos interdigitales es de $54,53^\circ$ (II-III), de

65,11° (III-IV) y de 120,05° (II-IV). El paso doble y el paso medio son de 7,72 cm y 4,26 cm respectivamente y el ángulo de paso es de 137,07°.

- LPC5-4: Compuesto por cuatro huellas (dos derechas y dos izquierdas), de las cuales, la tercera (LPC5-4.3) es la única que preserva la impresión del hálux. Las demás huellas son tridáctilas más anchas que largas con una relación L/A de 0,86. La media de la longitud de los dígitos I, II, III y IV es de 0,57 cm, 2 cm, 2,53 cm, 2,45 cm respectivamente. Los ángulos interdigitales promedios entre los dígitos I y II es de 155,85°, entre II y III es 52,81°, entre III y IV es de 52,62°, entre II y IV es de 105,33° y entre I y IV de 108,17°. El paso doble promedio es de 9,99 cm, el paso medio es de 5,06 cm y el ángulo de paso de 147,84°.
- LPC5-5: Esta secuencia está conformada por tres huellas didáctilas (dos derechas y una izquierda) en la que solo se preserva las impresiones de los dígitos II y III de cada una. La primer y la última huella presentan impresiones de almohadillas en el dígito II, ninguna presenta impresiones de uñas ni del hálux. El largo promedio de las impresiones de los dígitos es de 2,07 cm (II) y 2,01 cm (III), la divergencia de los mismos es de 57,71°, el paso doble mide 5,06 cm, el paso medio es de 3,35 cm y el ángulo de paso es de 97,95°.

Rastrilladas parciales:

- LPC5-6: Está constituido por LPC5-6.1 (izquierda) y LPC5-6.2 (derecha), siendo esta última huella la única que posee impresión del hálux. Tienen una relación L/A de 0,83. El largo medio de la impresión del dígito II es 1,79 cm, del dígito III es 2,73 cm y del dígito IV es 1,91 cm. El largo de la impresión del dígito I en LPC5-6.2 es 0,68 cm. El promedio de las divergencias interdigitales es de 113,48° (I-II), 61,29° (II-III), 64,39° (III-IV), 125,84° (II-IV) y 114,06° (I-IV). La longitud del paso es de 4,48 cm.
- LPC5-7: Está compuesto por LPC5-7.1 (derecha) y LPC5-7.2 (izquierda). Ambas didáctilas, la impresión del dígito IV de cada huella posee impronta de uña. Las medidas promedio de las impresiones de los dígitos III y IV son de 2,15 cm y 1,86 cm respectivamente y el ángulo entre los mismos es de 56,68°. El paso es de 1,73 cm.

- LPC5-8: Está formado por las huellas LPC5-8.1 (derecha) y LPC5-8.2 (izquierda). La primera huella es tridáctila, mientras que la segunda solo preserva las impresiones de los dígitos III y IV. El promedio de la longitud de sus dígitos es de 2,17 cm (II), 2,07 cm (III) y 1,15 cm (IV), los ángulos interdigitales promediados son de 61,03° (II-III) y de 46,97° (III-IV). El paso mide 4,69 cm.

Huellas aisladas:

- LPC5-9: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga y su relación L/A es de 0,78. La longitud de las impresiones de los dígitos II, III y IV es de 1,73 cm, 2,86 cm y 2,44 cm respectivamente. La impresión de dígito IV presenta improntas de almohadillas. Los ángulos interdigitales son asimétricos siendo II y III de 51,78°, III y IV de 74,49° y II y IV de 126,26°.
- LPC5-10: Huella tridáctila derecha, más ancha que larga con una relación L/A de 0,7. La longitud de las impresiones digitales es de 1,78 cm (II), 2,15 cm (III) y 1,45 cm (IV). La divergencia interdigital es de 63,37° (II-III), 57,29° (III-IV) y 120,66° (II-IV).
- LPC5-11: Huella didáctila derecha, solo se preservaron las impresiones de los dígitos III y IV. Su largo es de 1,98 cm y 1,57 cm respectivamente y el ángulo entre los mismos es de 55,28°.

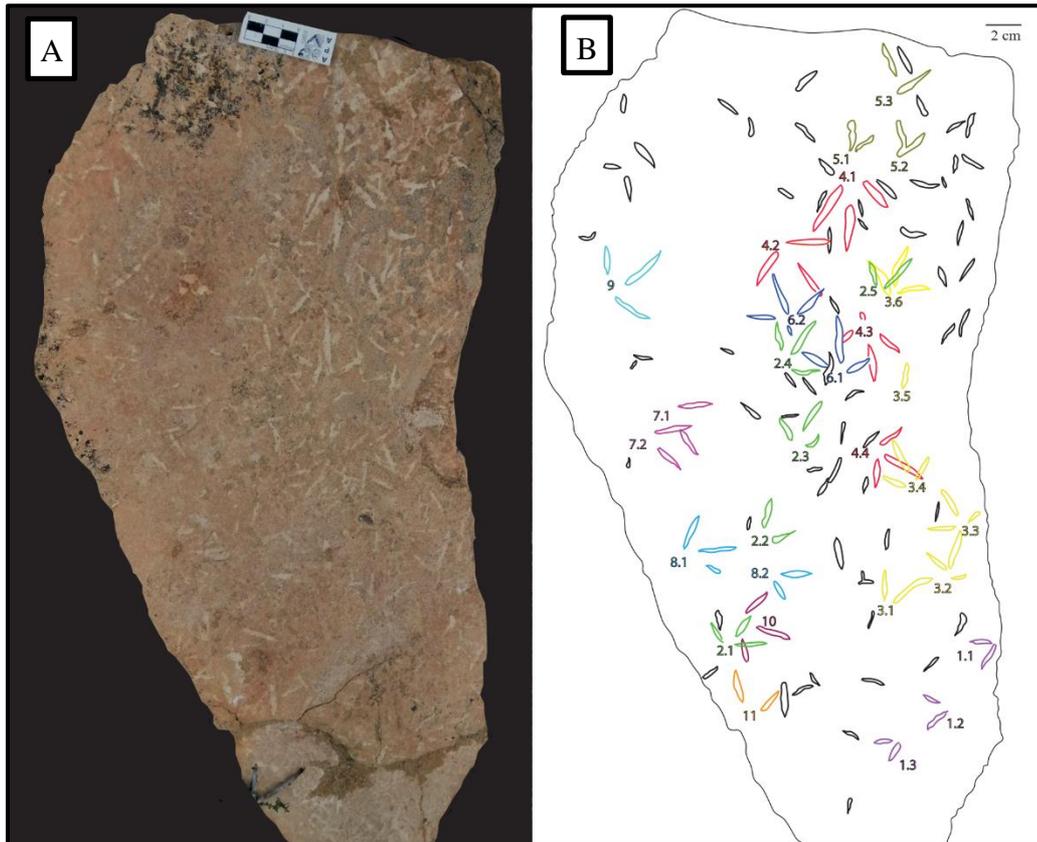


Figura 9: A) LPC5, B) Dibujo esquemático de las rastrilladas, pasos y huellas aisladas identificadas. Se le asignó un número a cada huella.

4.1.6 LPC6 (Figura 10)

Es una arenisca de grano medio de color gris claro, de 34 cm de largo por 11 cm de ancho aproximadamente. Se reconocieron un solo paso, cuatro huellas tridáctilas aisladas y una huella didáctica.

Rastrilladas parciales:

- LPC6-4: Formado por una huella derecha (LPC6-4.1) que solo conserva la parte distal de los dígitos debido a que la roca se encuentra fragmentada y una izquierda completa (LPC6-4.2). Las medidas del largo de las impresiones de los dígitos de esta última son de 1,76 cm (II), 2,30 cm (III) y 1,87 cm (IV), los ángulos interdigitales entre II-III, III-IV y II-IV son de 55,40°, 60,60° y 116° respectivamente. El paso mide 5,24 cm.

Huellas aisladas:

- LPC6-1: Huella tridáctila izquierda, más larga que ancha con una relación L/A de 1,01. Las impresiones digitales miden 1,78 cm (II), 2,23 cm (III), 1,69 cm

- (IV). La divergencia angular es de $48,61^\circ$ (II-III), $39,66^\circ$ (III-IV), $87,97^\circ$ (II-IV).
- LPC6-2: Huella tridáctila izquierda con impresiones de los dígitos laterales (II y IV) curvados ligeramente hacia adentro, su longitud se midió desde el extremo más distal del dígito hasta el *hypex*, dando así un largo de 2,44 cm (II) y 2,64 cm (IV). La impresión del dígito III es recto y mide 2,85 cm. La relación L/A es de 0,71. Los ángulos entre las impresiones de los dígitos fueron tomados considerando el eje desde la parte proximal de los mismos, siendo de $22,12^\circ$ (II-III), $60,71^\circ$ (III-IV) y $82,83^\circ$ (II-IV).
 - LPC6-3: Huella tridáctila izquierda con la impresión de los dígitos laterales (II-IV) curvados medialmente. Es más ancha que larga con una relación L/A de 1,97. La longitud de las impresiones digitales II, III y IV es de 1,85 cm, 2,21 cm y 2,77 cm respectivamente. La divergencia de los ángulos interdigitales es de $54,50^\circ$ (II-III), $36,44^\circ$ (IV-III), y $90,94^\circ$ (II-IV).
 - LPC6-5: Huella didáctila derecha localizada en un extremo roto de la roca, por lo cual no se encuentra entera. Las medidas de las impresiones de los dígitos que se preservan son 2,16 cm (III) y 1,91 cm (IV), el ángulo formado por los mismos es de $88,57^\circ$.
 - LPC6-6: Huella tridáctila izquierda, más ancha que larga con una relación L/A de 0,76. La longitud de las impresiones digitales IV, II y III es en orden creciente y son de 1.29 cm, 1.33 cm y 1.59 cm respectivamente. Los ángulos interdigitales son de 49.79° (II-III), 48.30° (III-IV) y 98.08° (II-IV).

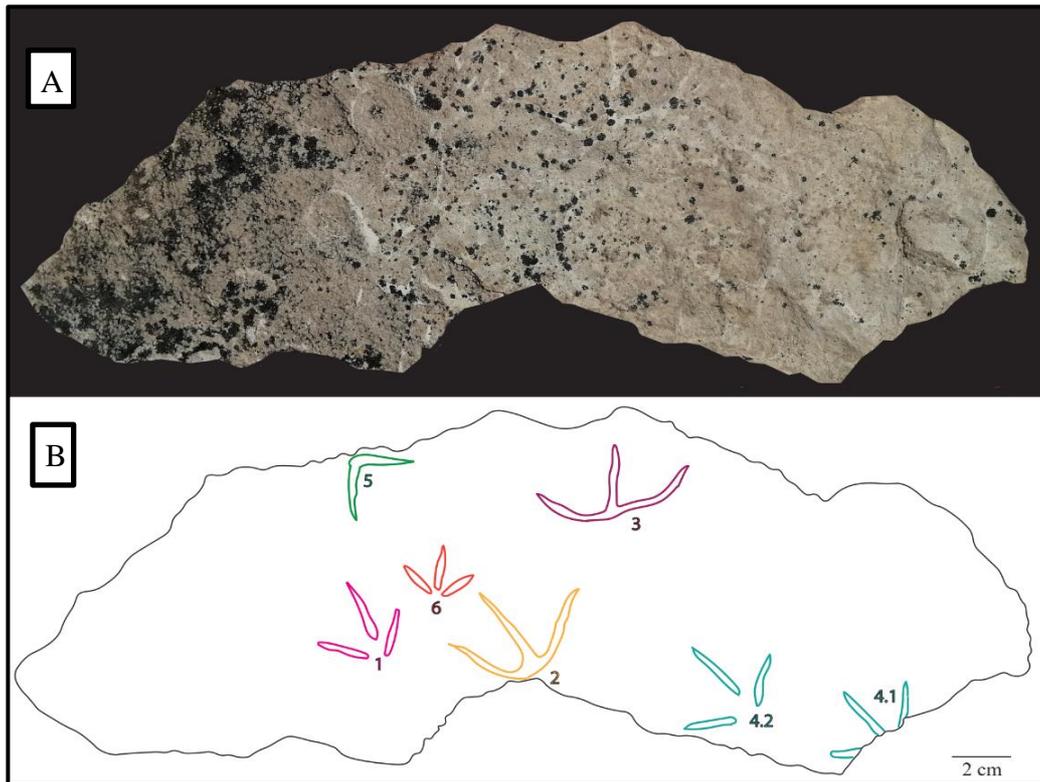


Figura 10: A) LPC6, B) Dibujo esquemático de las huellas encontradas y numeradas

4.1.7 LPC7 (Figura 11)

Es una arenisca de grano medio color gris de 30 cm de largo por 18 cm de ancho aproximadamente. Posee marcas de ondulitas y solo se encontró una huella y un dígito en un extremo de la roca.

Huella aislada:

- LPC7-1: Huella tridáctila profunda y deformada. La relación L/A es de 1,13. La longitud de las impresiones de sus dígitos es de 2,78 cm (II), 3,65 cm (III) y 2,41 cm (IV). Los ángulos interdigitales son de 79,67° (II-III), 38,15° (III-IV) y 117,82° (II-IV).

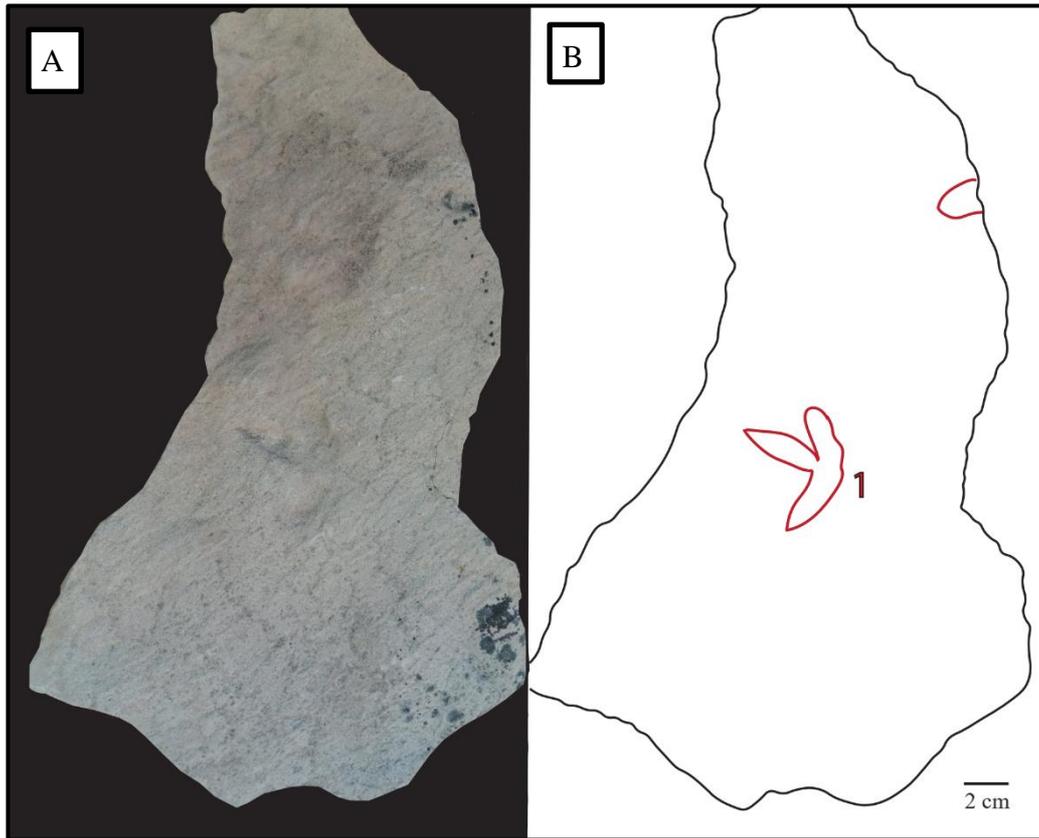


Figura 11: A) LPC7, B) Dibujo esquemático mostrando la huella aislada encontrada y numerada.

4.2 Icnotaxonomía

ICNOGÉNERO *Barrosopus* Coria et al., 2002

cf. *Barrosopus* isp.

Material referido: Sesenta y nueve huellas (LPC1-1, LPC1-2, LPC2-2, LPC2-3, LPC2-4, LPC2-5, LPC2-6, LPC2-7, LPC2-8, LPC2-9, LPC2-10, LPC2-11, LPC2-12, LPC2-13, LPC2-14, LPC3-2, LPC3-3, LPC4-2, LPC4-3, LPC4-4, LPC4-5, LPC4-6, LPC4-7, LPC4-8, LPC4-9, LPC4-10, LPC4-11, LPC4-12, LPC4-13, LPC4-14, LPC4-15, LPC5-1, LPC5-2, LPC5-3, LPC5-4, LPC5-5, LPC5-6, LPC5-7, LPC5-8, LPC5-9, LPC5-10, LPC5-11, LPC6-1, LPC6-4, LPC6-5, LPC6-6) preservadas como epirrelieves cóncavos en seis lajas diferentes.

Descripción: Las huellas mejor conservadas son tridáctilas o tetradáctilas (impresión de hálux preservada en algunas huellas) anisodáctilas de dígitos delgados y con extremos proximales no conectados entre sí. La impresión del dígito III es la más larga (promedio de 2.04 cm), la impresión del dígito II es más larga que la del dígito IV (1,66 cm y 1,59 cm respectivamente), la impresión del dígito I es la más corta (promedio de 0,58 cm). El

promedio de la divergencia angular entre las impresiones digitales de II y IV es de $110,47^\circ$, tienen una ligera asimetría angular y la divergencia interdígital entre los dígitos II y III es de $54,71^\circ$ menor que entre III y IV, que es de 55° . El promedio del ángulo formado entre los dígitos I-II y I-IV es de $119,99^\circ$ y $129,08^\circ$ respectivamente. Se preservaron improntas de uñas (LPC2-10, LPC4-4, LPC4-5, LPC4-7, LPC4-13, LPC5-5.1, LPC5-5.3, LPC5-7.1, LPC5-7.2) y almohadillas (LPC4-7, LPC4-13, LPC5-5.1, LPC5-5.3, LPC5-9) en algunos ejemplares. La impresión del dígito II en huellas izquierdas está separada de las impresiones III y IV y tiene una posición ligeramente posterior que los otros dígitos. En huellas derechas es la impresión del dígito IV el que tiene esta disposición más alejada.

Comentarios: Huellas de aves tridáctilas con impresiones de dígitos delgados tridáctilas o en ocasiones tetradáctilas (con impresión de hálux) y dígitos no unidos en la parte anterior han sido relacionados con los siguientes taxones (Figura 12): *Koreanornis hamanensis* (Cretácico Temprano, Corea; Kim, 1969), *Koreanornis sinensis* (Cretácico Temprano, China; Zhen et al., 1995; Lockley et al., 2008), *Gruipeda disjuncta* (Mioceno, Rumania; Panin y Avram, 1962), *Aviadactila vialovi* (Mioceno inferior, Hungría; Kordos y Prakfalvi, 1988; Sarjeant y Reynolds, 2001), *Barrosopus slobodai* (Cretácico Superior, Argentina; Coria et al., 2002), *Aviadactila media* (Mioceno Temprano, Hungría; Kordos 1983), *Koreanornis dodseani* (Cretácico Temprano, China; Xing et al. 2011), *Aquatilavipes* isp. (Cretácico Superior, Corea; Huh et al. 2012).

En base a su morfología general, se considera que estas huellas son similares al icnogénero *Barrosopus*. Este icnotaxón se caracteriza principalmente por la separación de la impresión del dígito II con respecto a las otras dos impresiones digitales (III-IV) (Coria et al., 2002), característica encontrada en las huellas del morfotipo A. Hasta este estudio no se había citado la presencia de huellas de *Barrosopus* con impresión de hálux. Además, en rastrilladas incluidas en *Barrosopus* a medida que los pasos se acortan la impresión del dígito II se acerca a la de los dígitos III-IV (Krapovickas, 2010), como puede observarse en rastrilladas de LPC5. Huellas relacionadas a este icnotaxón fueron descritas en esta misma localidad (ANMP Paso Córdoba) (Ortíz et al., 2013). Teniendo en cuenta que las huellas aquí estudiadas son muy variables y no están preservadas de manera perfecta, fueron clasificadas como cf. *Barrosopus* isp.

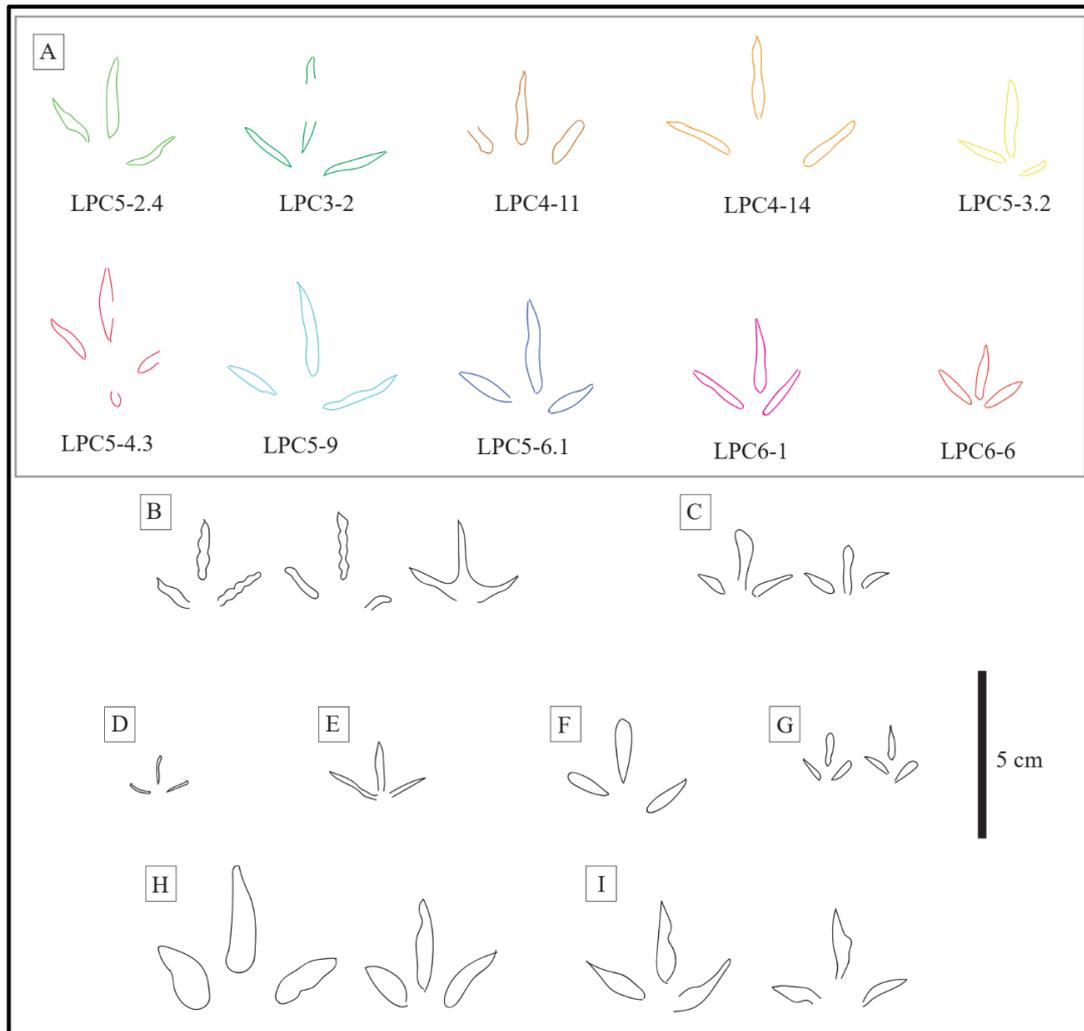


Figura 12: A) Huellas tri o tetradáctilas de Paso Córdoba, cf. *Barrosopus*, comparadas con: B) *K. hamanensis* redibujado de Lockley et al. (1992), C) *K. sinensis* redibujado de Lockley et al. (2012), D) *Gruipeda disjunta* redibujado de Panin y Avram (1962), E) *Avyadactyla vialovi* redibujado de Sarjeant y Reynolds (2001), F) *Barrosopus slobodai* redibujado de Coria et al. (2002), G) *Aviadactyla media* redibujado de Kordos (1985), H) *K. dodseani* redibujado de Xing et al. (2011), I) *Aquatilavipes* isp. redibujado de Huh et al. (2012).

Ichnogénero *Gruipeda* Panin y Avram, 1962

Gruipeda isp.

Material referido: Una única huella aislada (LPC4-1) preservada como epirrelieve cóncavo.

Descripción: Huella tetradáctila anisodáctila con impronta de almohadilla metatarsofalangeana conectada distalmente con el dígito III y proximalmente con los dígitos II y IV. La impresión del dígito III es la más larga (2,65 cm), la impresión del dígito IV es más larga que la del dígito II (2,33 cm y 1,82 cm respectivamente), la impresión del dígito I es la más corta (0,47 cm). La divergencia angular entre los dígitos I-IV es de 137,62°, entre I-II es de 121,43°, entre II-III es de 45,53°, entre III-IV es de

55,42° y entre II-IV es de 100,94°. Posee improntas de almohadillas y uñas en los dígitos III y IV.

Comentarios: Huellas tetradáctilas con impresiones de almohadillas están vinculados a los taxones (Figura 13): *Gruipeda calcalifera* (Eoceno, Estados Unidos; Sarjeant y Langston, 1994), *Gruipeda dominguensis* (Eoceno, Argentina; de Valais y Melchor, 2008), *Ignotornis mcconelli* (Cretácico Superior, Canadá; Mehl, 1931), *Ignotornis mcconelli* (Cretácico Superior, Argentina; Coria et al., 2002), *Aquatilavipes curreiei* (Cretácico Inferior, Canadá; McCrea y Sarjeant, 2001), *Iranipeda abeli* (Mioceno, Irán; Abbassi et al., 2021).

El icnogénero *Gruipeda* se caracteriza por poseer tres dígitos orientados anteriormente (II a IV) y uno posteriormente (I), los ángulos interdigitales entre II-III y III-IV menor a 70°, el eje del dígito I no se corresponda al dígito III, el ángulo entre los dígitos I y II es más pequeño que entre I y IV y ausencia de membrana (de Valais y Melchor, 2008). Todas estas características están presentes en LPC4-1, aun así, debido a que solo se encontró una única huella y que no está conservada de manera perfecta, no es posible asignarla a una icnoespecie concreta.

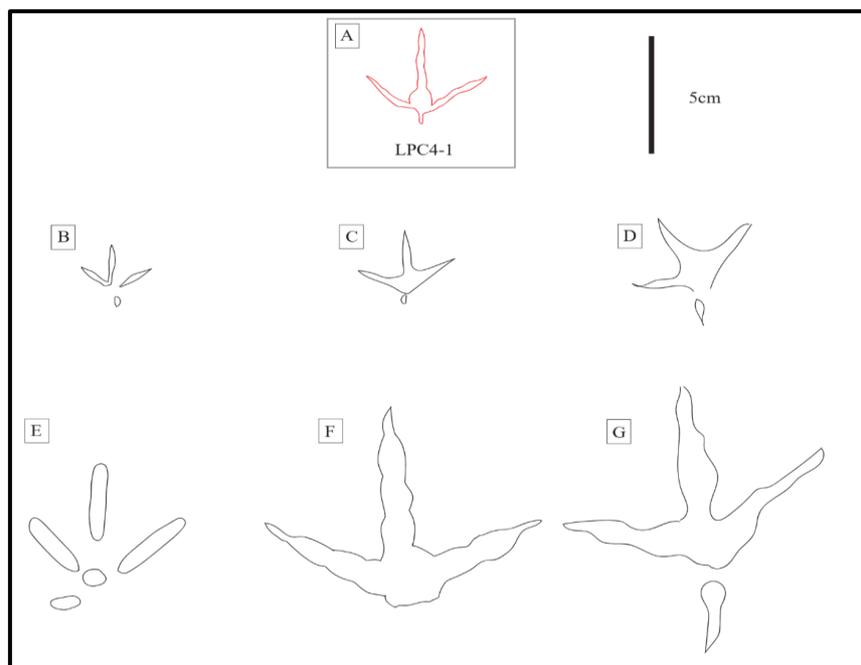


Figura 13: A) Huella tetradáctila, *Gruipeda* isp. comparada con: B) *Gruipeda calcalifera* redibujada de Sarjeant y Langston (1994), C) *Gruipeda dominguensis* redibujado de de Valais y Melchor (2008), D) *Ignotornis mcconelli* redibujado de Mehl (1931), E) *Ignotornis mcconelli* redibujado de Coria et al. (2002), F) *Aquatilavipes curreiei* redibujado de McCrea y Sarjeant (2001), G) *Iranipeda abeli* redibujado de Abbassi et al. (2021).

Huellas avianas indeterminadas

Material referido: Tres huellas aisladas (LPC3-1, LPC6-2, LPC6-3) preservadas como epirrelieves cóncavos.

Descripción: Huellas tridáctilas con los dedos laterales curvados hacia adelante. Los dígitos están unidos en su extremo proximal, sin impresión de membrana interdigital. La impresión del dígito IV es la más larga (promedio de 2,41 cm), seguida por la impresión del dígito III (promedio de 2,31 cm) y la impresión del dígito II es la más corta (promedio de 1,99 cm). El promedio de la divergencia angular entre II-III es de 44,79°, entre III-IV es de 55,74° y entre II-IV es de 100,53°.

Comentarios: Huellas de aves mesozoicas de dígitos delgados con un alto grado de divaricación entre los dígitos II y IV están asociadas a presencia de membranas interdigitales y hálux (Wright et al., 2006). Sin embargo, las huellas del Cañadón del Laberinto no presentan impronta de membrana ni hálux, y se podría relacionar a icnotaxones con dígitos curvos como (Figura 14): *Avipeda gryponyx* (Mioceno, Estados Unidos; Sarjeant y Reynolds, 2001), *Aquatilavipes swiboldae* (Cretácico Inferior, Canadá; Currie, 1981), *Alaripeda lofgreni* (Mioceno, Estados Unidos; Sarjeant y Reynolds, 2001), *Gruipeda vegrandiunus* (Cretácico Superior, Estados Unidos; Fiorillo 2011), *Fuscinapeda sirin* (Mioceno, Ucrania; Vyalov 1966; Sarjeant y Langston 1994), *Charadriipeda* isp. (Eoceno, España; Payros et al. 2000), *Persiavipes gulfii* (Mioceno, Irán; Abbassi y Dashtban 2021).

Dada la pobre calidad de detalle que poseen estas huellas resulta difícil clasificarlas icnotaxonómicamente. Estas huellas son las que están peor conservadas, además al ser únicamente tres ejemplares no se descarta la posibilidad de que sean una variación de otro morfotipo generado por factores externos al productor, como las características del sedimento. Falkingham et al. (2009) demostraron a través de análisis de elementos finitos, como un productor puede dejar huellas palmeadas o semi palmeadas incluso si no posee un autopodo así, por fallas en el sustrato.

Tanto las huellas avianas clasificadas como cf. *Barrosopus* isp. y *Gruipeda* isp. como estas últimas se relacionan con aves playeras (*shorebirds*), que por lo general se asocian con depósitos de cuencas lacustres, llanuras aluviales, llanuras costeras y costas marinas (Lockley y Harris, 2010).

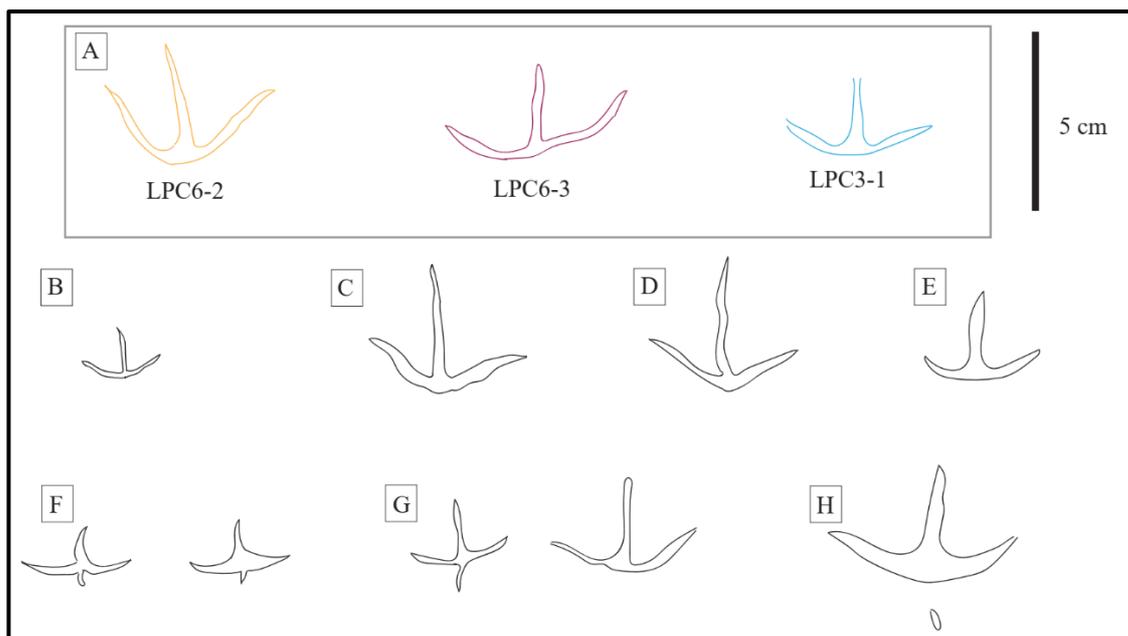


Figura 14: A) Huellas con dígitos externos curvos, comparadas con: B) *Avipeda gryponyx* redibujado de Sarjeant y Reynold (2001), C) *Aquatilavipes swiboldae* redibujado de Currie (1981), D) *Gruipeda vegrandiunus* redibujado de Fiorillo et al. (2010), E) *Fuscinapeda sirin* redibujado de Vyalov (1966), F) *Alaripeda lofgreni* redibujado de Sarjeant y Reynold (2001), G) *Charadriipeda* isp. redibujado de Payros et al. (2000), H) *Persiavipes gulfii* redibujado de Abbassi y Dashtban (2021).

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN

LPC1, LPC2 y LPC3 fueron extraídas *in situ* del mismo nivel estratigráfico a centímetros de distancia una de otra (penúltimo nivel estratigráfico del perfil). LPC4 y LPC5 si bien se encontraron rodadas, comparten las mismas características litológicas por lo que pertenecerían al mismo estrato. LPC6 y LPC7 también estaban rodadas, sin embargo, sus características litológicas son muy parecidas al último nivel de la columna estratigráfica donde también se reconocieron huellas avianas. De esta forma, se propone que las lajas provienen de, al menos, tres horizontes estratigráficos distintos, del último y penúltimo estrato del perfil levantado y de otro nivel no identificado en la columna.

A todas las muestras que se encontraron rodadas se las intentó conectar con algún nivel estratigráfico de características similares a la roca, no obstante, no se ha encontrado aún este correlato estratigráfico.

5.1 Preservación y aspectos sedimentológicos relacionados.

5.1.1 Grietas de desecación

LPC1, LPC2 y LPC3 muestran grietas de desecación en su superficie cortando algunas huellas o no dejando reconocer completamente otras. La formación de estas estructuras sedimentarias se da por la contracción de la matriz húmeda a medida que se va secando

(Weinberger, 2001). Las huellas atravesadas por grietas de desecación tienen algunos dígitos deformados, por lo que estas estructuras se produjeron posterior a la impresión de las huellas. La presencia tanto de huellas como de grietas de desecación indican un hiato depositacional (Wright y Lockley, 2001). Por estas características se infiere que en el momento en el que se produjeron las huellas sobre el sedimento, este estaba saturado, inclusive es probable que bajo una delgada película de agua. Posteriormente, el desecamiento del sustrato por la radiación solar generó las grietas. Estudios neoi-cnológicos muestran que estas estructuras de desecación pueden formarse entre 20 minutos a 70 horas después de la formación de la huella, dependiendo si estas últimas se formaron subaérea o bajo el agua (Genise et al., 2009).

5.1.2 Sobreimpresión

LPC4 y LPC5 son las lajas que más huellas presentan, están intensamente bioturbadas (70%) y las morfologías son más detalladas que en otros casos de estudio. A diferencia de las otras rocas muestreadas donde el color es homogéneo en toda la superficie, estas lajas presentan sectores donde el color varía entre gris, marrón claro y marrón rosáceo. En estanques actuales con áreas densamente pisoteadas el cambio de color en los sedimentos es una variante preservacional que se da después de la exposición subaérea debido a una mayor pérdida de agua del sedimento fuera de las huellas (Genise et al., 2009).

5.1.3 Ondulitas

La única huella presente en LPC7 es más profunda y ancha que las encontradas en otras lajas. La roca donde está preservada posee marcas de ondulitas asimétricas que están presentes inclusive dentro de la huella, por lo cual la icnita fue formada previamente o durante la oscilación de estas estructuras sedimentarias. Las condiciones del medio en las que se produjo la huella probablemente sean de un ambiente subácuo, poco profundo con corrientes de baja energía probablemente unidireccionales (Miall, 1996).

5.1.4 Profundidad de las huellas

Las impresiones de las huellas identificadas en LPC4 y LPC5 son, en comparación a las demás lajas, las más someras y están todas rellenas por un sedimento blanco. Estos conjuntos densos de huellas, con impresiones de dígitos delgados ocurren en

sedimentos con bajo contenido de agua (<20%) (Genise et al., 2009) (Figura 15A). Las icnitas de LPC1, LPC2, LPC3 y LPC6 son un poco más profundas que las de LPC4 y LPC5 y la mayoría no presenta relleno (Figura 15B, C). Se encontraron huellas (LPC3-1, LPC6-2 y LPC6-3) con las impresiones de los dígitos laterales curvadas ligeramente hacia la parte distal de la huella. Las huellas con dígitos II y IV curvados medialmente están relacionadas a huellas palmeadas o semipalmeadas (Fiorillo et al., 2011). Las aves modernas que exhiben pies que producen este tipo de huella tienen membranas interdigitales (Elbroch y Marks, 2001). En los ejemplares estudiados no se ha identificado ningún tipo de membrana interdigital, por lo que puede que el productor no posea este carácter anatómico y la forma de las impresiones de los dedos sean debido a procesos extramorfológicos o que el productor tenga membrana interdigital y no se imprimió en el sedimento. Las condiciones ideales para que el sedimento se falle y se produzca una huella similar a la que dejaría un ave con membrana interdigital, coincide con las condiciones en las que se esperaría encontrar aves con pies verdaderamente palmeados o semipalmeados (Falkingham et al., 2009). En ambos casos, la presencia de esta morfología está relacionadas a sustratos saturados, blandos y de grano fino.

LPC7 como ya se mencionó, posee una única icnita profunda con ondulitas en su interior. Este tipo de huellas están relacionadas a sedimentos con un alto contenido de agua (>50%) (Genise et al., 2009) (Figura 15D).

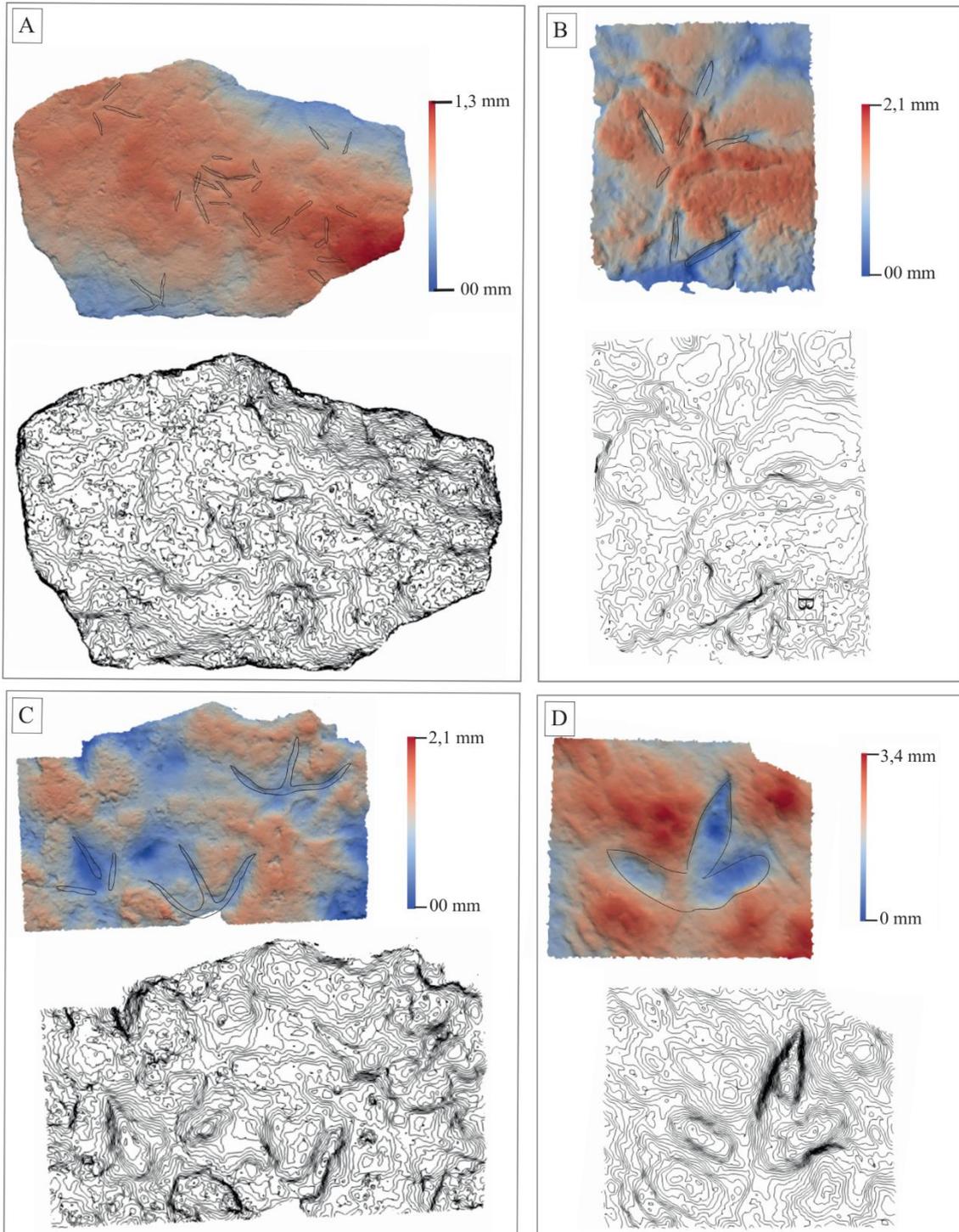


Figura 15: Modelos de elevación digital y curvas de nivel mostrando las diferentes profundidades de A) LPC4, B) LPC1, C) LPC6 y D) LPC7.

5.2 Patrones de comportamiento

En base a la posición de las icnitas asociadas en rastrilladas o pasos en las lajas se identificaron cinco patrones de comportamiento.

- Caminar: Comportamiento que da como resultado una rastrillada recta o ligeramente curva (Genise et al., 2009). Se puede observar en LPC5-2 (Figuras 9 y 16A).
- De pie: Huellas emparejadas que comúnmente muestran una pequeña rotación hacia adentro (Genise et al., 2009). En LPC2, las huellas LPC2-8 y LPC2-9, izquierda y derecha respectivamente se asemejan a este comportamiento. (Figuras 6 y 16B)
- Caminar en zig-zag: Trayectoria con más de dos cambios de dirección ya que el ave dirige su cuerpo de un lado a otro buscando presas (Genise et al., 2009). Se puede observar este patrón en LPC5-3. (Figuras 9 y 16C)
- Carrera lateral: Genise et al., 2009 demuestra que, perturbados por los fuertes vientos, aves actuales realizan carreras laterales cortas dando como resultado huellas laterales sobreimpresas. Este comportamiento se reconoció en dos lajas, siendo compatible con la distribución de las huellas en LPC4 compuesto por LPC4-7 y LPC4-8 y en LPC5 compuesto por LPC5-7.1 y LPC5-7.2. (Figuras 8, 9, 16D, E)
- Rotación completa: Rastrillada circular indicativa de un comportamiento relacionado a la alimentación del productor, resultado del ave girando 360° picoteando el sedimento, siendo común las huellas sobreimpresas (Genise et al., 2009; Falk, 2009). En LPC4 se reconoció este comportamiento, aunque debido a la sobreimpresión no se reconoció la segunda huella del patrón, fue posible determinar la posición de las otras al reconocer si eran derecha o izquierda. LPC4-10 fue la primera huella, la segunda puede estar formada por los dígitos aislados reconocidos alrededor, la tercera huella, LPC4-14, en la impresión de la parte proximal del dígito II es superpuesta por la parte distal de la impresión del dígito IV de LPC4-15 que sería la última huella del patrón (Figuras 8 y 16F).

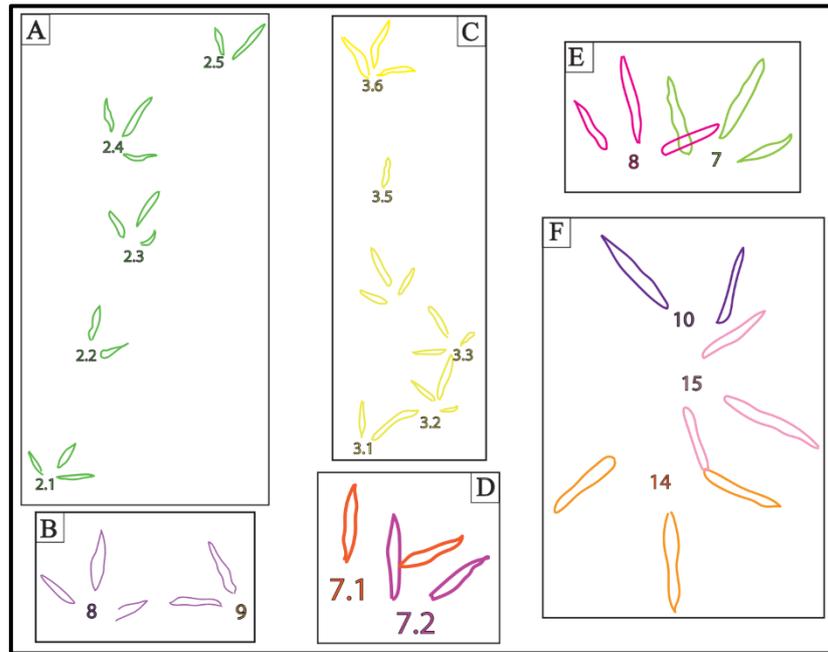


Figura 16: Dibujo esquemático de los patrones de comportamiento encontrados en las lajas. A) Caminar, B) De pie, C) Caminar en zigzag, D), E) Carrera lateral y F) Rotación completa.

5.3 Registro icnológico aviano del Cretácico Superior de Argentina

En los últimos años los descubrimientos de huellas de aves en el Cretácico Superior de Argentina han aumentado (Ver Anexos: Tabla 2). Actualmente se conocen siete icnogéneros (*Yacoraitichnus*, *Barrosopus*, *Ignotornis*, *Patagonichnornis*, *Avipeda*, *Ardeipeda*, *Gruipeda*) y varias huellas cuya identificación icnotaxonómica exacta no fue posible, pero fueron relacionadas a cuatro icnogéneros (*Alaripeda*, *Gruipeda*, *Uhangrichnus*, *Barrosopus*). Las icnitas fueron recolectadas de litologías que varían entre lutitas, arcillitas y areniscas, donde los paleoambientes inferidos son de estanques efímeros, llanuras costeras o planicies de inundación. Las localidades de donde provienen son del Campaniano (Sierra Barrosa, Montoniló y Granja María Luisa), del Campaniano-Maastrichtiano (Paso Córdoba), y Maastrichtiano (Quebrada del Tapón y Maimará). Es notable destacar que actualmente la totalidad del registro de huellas avianas del Cretácico Superior de Sudamérica, e incluso en Gondwana, se encuentra en Argentina.

CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES

Las icnitas encontradas en el Cañadón del Laberinto en la Formación Allen se pudieron asignar a tres icnotaxones diferentes. Sesenta y nueve fueron asignadas a *Barrosopus* isp. El icnogénero *Barrosopus* ha sido reconocido previamente en la localidad y en el Campaniano de la Formación Anacleto en Neuquén, aunque nunca con presencia de

hálux. Una única huella fue atribuible a *Gruipeda* isp. Este icnogénero ya posee registro en el Maastrichtiano del NOA en Argentina en la Formación Yacoraite, sin embargo, es el primer registro en la localidad y en asociación a *Barrosopus*. Tres huellas se clasificaron como huellas avianas indeterminadas debido a su pobre preservación. Esta localidad nueva suma información valiosa en el escaso registro de huellas avianas en el Cretácico Superior de Argentina y de Sur América. Las lajas estudiadas presentan huellas con diferentes niveles de profundidad, indicando que los productores caminaron sobre sustratos con distintos grados de humedad en una zona con cambios continuos del nivel del agua. Los niveles de *Corbícula* encontrados pocos metros debajo del estrato portador de huellas indican ambientes continentales, este género de bivalvo está relacionado principalmente a estuarios. La presencia de grietas de desecación, ondulitas e icnitas de *shorebirds* confirman un ambiente subácuo de baja energía, probablemente la orilla de algún elemento morfológico (meandro, meandro abandonado, pequeña cuenca lacustre, poza de agua aislada) asociado a una llanura de inundación desarrollada en un ambiente muy probablemente costero o cerca de la costa, considerando el contexto geológico de la unidad icnoportadora.

A juzgar por el tamaño y la forma de las huellas, los productores era aves playeras de tamaño pequeño a mediano, que frecuentaban hábitats costeros en bandadas para alimentarse, lo cual es análogo al comportamiento de aves playeras modernas. El registro de la paleofauna del Cretácico Superior del ANMP Paso Córdoba se completa con cada descubrimiento y se espera seguir aportando con futuras investigaciones debido a que la zona está completamente bioturbada por huellas con distintos tipos de preservación y de diferentes productores.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbassi, N., y Dashtban, H. (2021). Vertebrate footprints from the Agha Jari Formation (late Miocene–Pliocene), Zagros Mountains, and a review of the Cenozoic vertebrate ichnites in the Persian Gulf region. *Bulletin of Geosciences*, 96(2): 159-179.
- Abbassi, N., Khoshyar, M., Lucas, S. G., y Esmaeili, F. (2021). Extensive vertebrate tracksite from the Upper Red Formation (middle–late Miocene), west Zanjan, northwestern Iran. *Fossil Record*, 24(1), 101-116.
- Alonso, R. N., y Marquillas, R. A. (1986). Nueva localidad con huellas de dinosaurios y primer hallazgo de huellas de aves en la Formación Yacoraite (Maastrichtiano) del Norte Argentino. *Actas*, 2, 33-41.
- 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., Paniceres, P., Ponce, D. A., Salgado, L., Tapia, I., Walter, D., Windholz, G., Yunes, Y., y Zurriaguz, V. (2015). Nuevos restos de Sauropoda (Titanosauria) de la Formación Allen (Cretácico Superior) en Paso Córdoba (General Roca, Provincia de Río Negro). *Ameghiniana*, 53(4), 5.
- Aramayo, S. A., y Manera de Bianco, T. (2009). Late Quaternary palaeoichnological sites from the southern Atlantic coast of Buenos Aires Province, Argentina: mammal, bird and hominid evidence. *Ichnos*, 16(1-2), 25-32.
- Aramayo, S. A., de Bianco, T. M., Bastianelli, N. V., y Melchor, R. N. (2015). Pehuen Co: Updated taxonomic review of a late Pleistocene ichnological site in Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 439, 144-165.
- Armas, P., y 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, M. P., y Sánchez, M. L. (2015). Hybrid coastal edges in the Neuquén Basin (Allen Formation, Upper Cretaceous, Argentina). *Andean geology*, 42(1), 97-113.

- Asurmendi, E., Sánchez, M. L., y Fennell, L. (2017). Neuquén Group (Upper Cretaceous): a case of underfilled-overfilled cycles in an Andean foreland basin, Neuquén basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 80, 444-459.
- Bonaparte, J. F. (1965). Nuevas icnitas de la Quebrada del Yeso (La Rioja) y reconsideración de la edad de los afloramientos. *Acta Geológica Lilloana*, 7, 5-16.
- Bonaparte, J. F. (1991). Los vertebrados fósiles de la formación Río Colorado, de la ciudad d Neuquén y sus cercanías, Cretácico superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología*, 4, 17-123.
- Brissón Egli, F., Agnolín, F. L., y Novas, F. (2016). A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroidea) from the Paso Córdoba locality (Santonian), Río Negro, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(4), 1-12.
- Calvo, J. O., y Ortíz, 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*, 48(4), R150.
- Calvo, J. O., y Ortíz, R. A. (2013). Hadrosaur ichnites from Río Negro province (Upper Cretaceous). *Ameghiniana*, 50(6), R38.
- Casamiquela, R.M. (1996). Notas sobre vertebrados de la frontera cretácica-terciaria. 4. Icnitas cretácicas (Aves, ¿Reptiles?) del litoral mar mäastrichtense en el Norte de la Patagonia. *Mundo Ameghiniano*, 13, 85-115.
- Cazau, L. B., y Uliana, M. A. (1973). El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. *V Congreso Geológico Argentino. Actas 3*, 131-163.
- Cónsole-Gonella, C., de Valais, S., Marquillas, R. A., y 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.
- 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. Jornadas de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina.
- Coria, R. A., Currie, P. J., Eberth, D., y Garrido, A. (2002). Bird footprints from the Anacleto Formation (Late Cretaceous), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 39(4), 453-463.
- Currie, P. J. (1981). Bird footprints from the Gething Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of northeastern British Columbia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1, 257-264.
- De la Cruz, R., y Suarez, M. (1997). El Jurásico de la Cuenca de Neuquén en Lonquimay, Chile: Formación Nacientes del Biobío (38-39 S). *Andean Geology*, 24(1), 3-24.
- de la Fuente, M. S., Barbieri, R., y 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., y Cónsole-Gonella, C. A. (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., Díaz-Martínez, I., Citton, P., y Cónsole-Gonella, C. A. (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.
- de Valais, S., y 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.
- Díaz-Martínez, I., Cónsole-Gonella, C. A., de Valais, S., y 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.

- Díaz Martínez, I., Cónsole Gonella, C. A., de Valais, S., Citton, P., y Paniceres, P. (2019). Excavaciones de vertebrados asociadas a las facies eólicas de la Formación Allen (Cretácico Superior) en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, La Plata, 109.
- Díaz Martínez, I., de Valais, S., Cónsole Gonella, C. A., Pereda Suberbiola, X., Belvedere, M., y Giraldo, C. (2015b). Late Cretaceous avian footprints from the Angostura Colorada Formation (Río Negro province, Patagonia, Argentina). In *I Congreso Internacional As aves na História Natural, na Pré-História e na História*.
- Díaz Martínez, I., de Valais, S., Yunes, Y., Garat, L., y Salgado, L. (2015a). Tafonomía y paleoecología de un nuevo yacimiento del Cretácico Superior (Formación Allen) con restos de dinosaurios en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 53(4), R16.
- Díaz-Martínez, I., de Valais, S., Cónsole-Gonella, C., Salgado, L., Paniceres, P., y Citton, P. (2017). Nuevos hallazgos de huellas de vertebrados (formaciones Anacleto y Allen, Cretácico Superior) en Paso Córdoba, General Roca, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 54(4). R15.
- Díaz-Martínez, I., Suarez-Hernando, O., Martínez-García, B. M., Larrasoaña, J. C., y Murelaga, X. (2016). First bird footprints from the lower Miocene Lerín Formation, Ebro Basin, Spain. *Palaeontologia Electronica*, 19, 1-15.
- Döering, A. (1882). Geología. In: Informe oficial de la Comisión agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro (Patagonia) realizada en los meses de Abril, Mayo y Junio de 1879, bajo las ordenes del General Julio A. Roca. III° Parte, Geología, Buenos Aires, 299-530.
- Elbroch, M., y Marks, E., (2001). *Bird Tracks and Sign, a Guide to North American Species*. Stackpole Books, Pennsylvania.
- Ezcurra, M. D., y 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.

- Falk, A. R. (2009). *Interpreting behavior from Early Cretaceous bird tracks and the morphology of bird feet and trackways*. Tesis doctoral, Universidad de Kansas.
- Falkingham, P. L., Margetts, L., Smith, I. M., y Manning, P. L. (2009). Reinterpretation of palmate and semi-palmate (webbed) fossil tracks; insights from finite element modelling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2), 69-76.
- Fiorillo, A. R., Hasiotis, S. T., Kobayashi, Y., Breithaupt, B. H., y McCarthy, P. J. (2011). Bird tracks from the Upper Cretaceous Cantwell Formation of Denali National Park, Alaska, USA: a new perspective on ancient northern polar vertebrate biodiversity. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(1), 33-49.
- Fossa Mancini, E., Feruglio, E., y Yussen de Campana, J. C. (1938). Una reunión de geólogos de YPF y el problema de la terminología estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 15(171), 1-67.
- Franzese, J. R., y 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.
- 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., y 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(3-4), 143-161.
- Gigli, A., Archuby, F. M., y Díaz-Martínez, I. (2019). Significación paleoambiental de las acumulaciones de moluscos del Campaniano de Paso Córdoba, General Roca, Río Negro. *Reunión de comunicaciones de la asociación paleontológica Argentina*, La Plata, R52.

- Goin, F. J., Carlini, A. A., y Pascual, R. (1986). Un probable marsupial del Cretácico Tardío del norte de Patagonia, Argentina. In *IV Congreso Argentino e Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*, 2, 401-410.
- Gulisano, C. A. (1981). El ciclo cuyano en el norte de Neuquén y sur de Mendoza. *Congreso Geológico Argentino*, 8, 579-592.
- Howell, J. A., Schwarz, E., Spalletti, L. A., y Veiga, G. D. (2005). The Neuquén basin: an overview. *Geological Society, London, Special Publications*, 252(1), 1-14.
- Huene, F. (1929). Los Saurisquios y ornitisquios del cretáceo argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3(2), 1-196.
- Hugo, C. A., Leanza, H. A., González, R., y Franchi, M. (2001). Hoja Geológica 3969-IV General Roca.
- Huh, M., Lockley, M. G., Kim, K. S., Kim, J. Y., y Gwak, S. G. (2012). First report of *Aquatilavipes* from Korea: new finds from Cretaceous strata in the Yeosu Islands Archipelago. *Ichnos*, 19(1-2), 43-49.
- Kim, B. K. (1969). A study of several sole marks in the Haman Formation. *Journal of the Geological Society of Korea*, 5, 243-258.
- Kim, J. Y., Lockley, M. G., Seo, S. J., Kim, K. S., Kim, S. H., y Baek, K. S. (2012). A paradise of Mesozoic birds: the world's richest and most diverse Cretaceous bird track assemblage from the Early Cretaceous Haman Formation of the Gajin tracksite, Jinju, Korea. *Ichnos*, 19(1-2), 28-42.
- Kordos, L. (1983). Lábnyomok az ipolytarnóci alsó-miocén korú homokkőben. *Geologica Hungarica*, serie Palaeontologica 46, 259-415
- Kordos, L., y Prakfalvi, P. (1988). Ujabb adatok az európai lábnyomos rétegek ismeretéhez. *A Magyar Állami Földtani Intézet évi jelentése az 1*, 201-212.
- Krapovickas, V., Ciccioioli, P. L., Mángano, M. G., Marsicano, C. A., y Limarino, C. O. (2009). Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284(3-4), 129-152.

- Krapovickas, V. (2010). *El rol de las trazas fósiles en los modelos de icnofacies continentales en ambientes de climas áridos-semiáridos*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Leanza, H. (2009). Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 11(2), 145-184.
- Leonardi, G. (1987). Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology. Departamento Nacional da Produção Mineral, Brasília, Brasil.
- Lockley, M. G., Yang, S. Y., Matsukawa, M., Fleming, F., y Lim, S. K. (1992). The track record of Mesozoic birds: evidence and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 336(1277), 113-134.
- Lockley, M.G., y Conrad, K. (1989). The paleoenvironmental context, preservation and paleoecological significance of dinosaur tracksites in the western U.S.A., in Gillette, D.D., and Lockley, M.G., eds., *Dinosaur tracks and traces*: Cambridge, England, Cambridge University Press, 121-134.
- Lockley, M. G., y Harris, J. (2010). On the trail of early birds: a review of the fossil footprint record of avian morphological evolution and behavior. *Trends in Ornithological Research: Nova Publishers, Fargo, North Dakota*, 1-63.
- Lockley, M. G., Li, J., Matsukawa, M., y Li, R. (2012). A new avian ichnotaxon from the Cretaceous of Nei Mongol, China. *Cretaceous Research*, 34, 84-93.
- Lockley, M. G., Kim, S. H., Kim, J. Y., Kim, K. S., Matsukawa, M., Li, R., Li, J., y Yang, S. Y. (2008). *Minisauripus* — the track of a diminutive dinosaur from the Cretaceous of China and Korea: Implications for stratigraphic correlation and theropod foot morphodynamics. *Cretaceous Research*, 29, 115–130.
- Lockley, M., Matsukawa, M., Ohira, H., Li, J., Wright, J., White, D., y Chen, P. (2006). Bird tracks from Liaoning Province, China: New insights into avian evolution during the Jurassic-Cretaceous transition. *Cretaceous Research*, 27(1), 33-43.

- 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.
- Martinelli, A. G., y 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), 1-17.
- McCrea, R. T., y Sarjeant, W. A. S. (2001). New ichnotaxa of bird and mammal footprints from the Lower Cretaceous (Albian) Gates Formation of Alberta. *Mesozoic vertebrate life*, 453-478.
- Mehl, M. G. (1931). Additions to the vertebrate record of the Dakota Sandstone. *American Journal of Science*, 5(125), 441-452.
- 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.
- Meso, J., Hendrickx, C., Baiano, M. A., Canale, J. I., Salgado, L., y 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.
- Miall, A.D. (1996). *The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin Analysis and Petroleum Geology*. Springer-Verlag, New York.
- Musacchio, E. A. (1973). Charophytas y ostrácodos no marinos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) en algunos afloramientos de las provincias de Río Negro y Neuquén, República Argentina. *Revista del Museo de la Plata*, 8(48), 1-32.
- Ortíz, R. A., y Calvo, J. O. (2017). Icnofacies del miembro inferior de la Formación Allen, Grupo Malargüe (Campaniano Superior-Maastrichtiano Inferior), Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 54(4), R39.

- Ortíz, R. A., Calvo, J. O., y Garrido, A. C. (2013). Primer registro de huellas de aves para la Formación Allen, Cretácico Superior, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 50(6), R64
- Panin, N., y Avram, E. (1962). Noi urme de vertebrate in Miocenul Subcarpatilor Rominesti. *Studii si Cercetari de Geologie*, 7, 455-484.
- Payros, A., Astibia, H., Cearreta, A., Pereda-Suberbiola, X., Murelaga, X., y Badiola, A. (2000). The Upper Eocene South Pyrenean Coastal deposits (Liedena sandstone, navarre): Sedimentary facies, benthic foraminifera and avian ichnology. *Facies*, 42(1), 107-131.
- Paz, P., Baez, A. D., Pino, D. A., Yunes, Y. S., Garat, L. M., Ponce, J. J., y 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.
- Ramos, V.A. (1981). Descripción Geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. Provincia del Neuquén. Buenos Aires. *Servicio Geológico Nacional. Boletín 182*: 1-103.
- Ramos, V. A. (1999). Rasgos estructurales del territorio argentino, evolución tectónica de Argentina. *Geología Argentina* 29(24), 15-75.
- Roll, A. (1939). La Cuenca de los Estratos con Dinosaurios al sur del río Neuquén: Buenos Aires, Argentina, *Informe Gerencia de Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, 73.
- Salgado, L. (2007). Patagonia and the study of its Mesozoic reptiles. En Salgado, L., Gasparini, Z., y Coria, R. A., eds., *Patagonia and the study of its Mesozoic Reptiles: a brief history*. Indiana University Press, Bloomington, 1-28.
- Salgado, L., y Díaz-Martínez, I. (2018). Patrimonio paleontológico en áreas naturales protegidas: el caso del ANP municipal Paso Córdoba (provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina). *PH: Boletín del Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico*, 26(94), 304-306.

- Salgado, L., Díaz Martínez, I., de Valais, S., Gómez, R. E., Méndez, A. H., Montes, R. M., y Panickeres, P. (2018). *Actualización Plan de Manejo Área Natural Protegida "Paso Córdoba" Geología y Paleontología*. Informe.
- Sarjeant, W. A., y Langston Jr, W. (1994). Vertebrate footprints and invertebrate traces from the Cadronian (Late Eocene) of Trans-Pecos Texas. *Texas Memorial Museum*, 36, 1-86.
- Sarjeant, W. A., y Reynolds, R. E. (2001). Bird footprints from the Miocene of California. *The changing face of the east Mojave Desert: abstracts from the 2001 Desert Symposium*, 21-40.
- Seitz, S. M., Curless, B., Diebel, J., Scharstein, D., y Szeliski, R., (2006). A comparison and evaluation of multi-view stereo reconstruction algorithms. In *IEEE computer society conference on computer vision and pattern recognition (CVPR'06)*, 1, 519-528.
- Stipanovic, P. N., Rodrigo, F., Baulies, O. L., y Martínez, C. G. (1968). Las formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 23(2), 67-98.
- Thulborn, R. A. (1990). *Dinosaur Tracks*. Chapman & Hall, London, 410 pp.
- Tunik, M., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M., y Ramos, V. A. (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(1-4), 258-273.
- Uliana, M. A., y Dellapé, D. A. (1981). Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maastrichtiana-eoterciaria del engolfamiento neuquino (Patagonia Septentrional). *VIII Congreso Geológico Argentino, Actas*, 3, 673-711.
- Ullman, S., (1979). The interpretation of structure from motion. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 203, 405– 426.

- Vyalov, O. S. (1966). Sledy zhiznedeiatel'nosti organiznow i ikh paleontologicheskoe znachenie. [Activity traces of organisms and their palaeontological meaning]. *Institut Geologie i Geocimii gwayac iskopaemuse Akademya Nauk Ukrainskoi USSR*, 5-214.
- Weinberger, R. (2001). Evolution of polygonal patterns in stratified mud during desiccation: the role of flaw distribution and layer boundaries. *Geological Society of America Bulletin*, 113(1), 20-31.
- Wright, J., y Lockley, M. (2001). Dinosaur and turtle tracks from the Laramie/Arapahoe formations (Upper Cretaceous), near Denver, Colorado, USA. *Cretaceous Research*, 22(3), 365-376.
- Wright, J., Kirkland, J., Foster, J., Deblieux, D., y Gaston, R. (2006). Earliest known bird tracks from the Cedar Mountain Formation, Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3), 141A.
- Woodward, A. S. (1896). On two mesozoic crocodylians, *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.
- Xing, L. D., Harris, J. D., Jia, C. K., Luo, Z. J., Wang, S. N., y An, J. F. (2011). Early Cretaceous bird-dominated and dinosaur footprint assemblages from the northwestern margin of the Junggar Basin, Xinjiang, China. *Palaeoworld*, 20(4), 308-321.
- Xu, X., y Pol, D. (2014). Archaeopteryx, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 323-334.
- 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.

Zhen, S., Li, J., Chen, W., y Zhu, S. (1995). Dinosaur and bird footprints from the Lower Cretaceous of Emei County, Sichuan. *Memoirs of the Beijing Natural History Museum*, 54, 105-120.

ANEXOS

Número de rastrillada/Paso	Número de huella	L	L+h	A	I	II	III	IV	a	b	c	I-IV	I-II	P	Z	Ap1	Ap2	Ap3	Ap4
LPC1-1		3,95		3,21	0,74	1,45	2,60	1,37	45,15	52,04	99,22	137,75	123,12						
LPC1-2		2,52		3,55		1,69	2,07	1,77	52,25	75,26	127,54								
LPC2-1	1.1							1,12	1,17	59,36									
	1.2							1,46	1,13	39,43								3,53	
LPC2-2	2.1	1,41			0,47	0,64	0,83		66,73				119,63	2,53					
	2.2	1,71			0,46	0,73	1,00		74,86				133,34						
LPC2-3						1,38	1,56		60,14										
LPC2-4							1,34	1,08		42,22									
LPC2-5							2,04	1,55		60,85									
LPC2-6							2,28	1,70		51,47									
LPC2-7		1,87		2,68		0,73	1,46	1,24	60,95	80,68	141,63								
LPC2-8		2,28		2,74		1,20	1,57	1,02	60,14	58,70	113,84								
LPC2-9						1,30	1,46		65,42										
LPC2-10						1,66	2,19		29,74										
LPC2-11		2,18		1,95		1,17	1,81	1,37	47,46	15,78									
LPC2-12		2,83		4,20		1,79	2,50	1,28	67,43	74,24	141,68								
LPC2-13						1,03	1,14		39,31										
LPC2-14						1,55	1,64		63,88										
LPC3-1		2,35		4,03		1,67	1,88	1,81	57,74	70,07	127,81								
LPC3-2		3,38		4,08		1,75	2,77	1,88	55,78	64,92	121,10								
LPC3-3						1,32	1,30		31,38										
LPC4-1		4,11		4,36	0,47	1,82	2,65	2,33	45,53	55,42	100,94	137,62	121,43						
LPC4-2						1,94	2,37		59,26										
LPC4-3						1,33	1,39		42,90										
LPC4-4		3,23		4,12		1,53	2,61	1,77	40,07	48,53	94,60								
LPC4-5		3,96		5,07		1,75	1,78	1,74	65,16	60,48	125,65								
LPC4-6		3,64		4,41		2,02	3,05	1,95	63,17	54,85	118,01								
LPC4-7		3,42		3,26		2,01	2,24	1,48	41,39	38,27	79,66								
LPC4-8		2,50		3,60		1,46	2,19	1,57	22,96	20,55	97,56								
LPC4-9		3,73		4,81		2,23	2,32	2,31	63,92	53,48	117,40								
LPC4-10						1,93	2,37		57,31										
LPC4-11		2,81					2,15	1,50	42,83	34,74	77,57								
LPC4-12		1,84		2,09		0,96	1,39	1,01	44,03	69,37	112,59								
LPC4-13						1,94	1,72		81,99										
LPC4-14		4,00		5,48		2,09	2,48	1,98	63,67	52,51	116,18								
LPC4-15		3,57		4,02		1,87	2,56	1,62	65,41	44,17	109,58								
LPC5-1	1.1						1,71	1,34		65,32				4,70	7,63				
	1.2						1,64	1,15		72,78				2,92		168,58			
	1.3						1,28	1,14		56,12									
LPC5-2	2.1	2,34		3,51		1,42	1,55	1,93	70,26	51,21	121,47			6,98	13,23				
	2.2						1,85	1,55		55,68				6,40	10,71	162,38	149,29	120,13	
	2.3	3,58		2,49		2,02	2,08	0,98	47,63	18,84	66,65			4,71	9,86				
2.4	3,22		3,82		1,71	2,50	1,71	47,76	52,49	100,24			6,67						
2.5					1,50	2,43		59,79											
LPC5-3	3.1					1,87	2,76		56,44					3,23	5,24				
	3.2	2,93		2,70		1,60	2,36	0,95	62,91	61,71	124,62			2,60	6,62				
	3.3	2,55		3,25		1,71	1,85	1,01	63,42	82,36	145,78			4,10	7,67				
	3.4	2,90		2,89		1,49	2,16	1,58	37,40	52,35	89,75			4,55	11,33	126,92	159,23	125,06	131,01
	3.5						1,60							6,82					
LPC5-4	4.1	4,19		4,59		2,08	2,80	3,22	48,09	25,94	73,88			2,94	7,79				
	4.2	3,88		5,02		2,60	2,39	2,37	55,09	67,27	122,36			5,87	12,19	120,01	175,67		
	4.3	4,18			0,57	1,64	2,26		40,28	55,95	95,99	108,17	155,85	6,37					
	4.4	3,30		3,86		1,68	2,67	1,76	67,77	61,33	129,10								
LPC5-5	5.1					1,88	1,46		50,27					2,98	5,06				
	5.2					2,22	2,14		45,78					3,71		97,95			
	5.3					2,11	2,43		77,09										
LPC5-6	6.1	3,48		4,01		1,83	2,87	1,60	57,36	61,90	119,16			4,48					
	6.2	3,83		4,83	0,68	1,74	2,58	2,21	65,21	66,88	132,52	114,06	113,48						
LPC5-7	7.1						2,05	1,85		61,81				1,73					
	7.2						2,24	1,86		51,54									
LPC5-8	8.1	3,11		3,58		2,17	2,26	0,99	61,03	32,69	93,72			4,69					
	8.2						1,87	1,30		61,24									
LPC5-9		3,92		4,99		1,73	2,86	2,44	51,78	74,49	126,26								
LPC5-10		3,02		4,31		1,78	2,15	1,45	63,37	57,29	120,66								
LPC5-11							1,98	1,57		55,28									
LPC6-1		2,94		2,90		1,78	2,23	1,69	48,31	39,66	87,97								
LPC6-2		3,38		4,74		2,44	2,85	2,64	22,12	60,71	82,83								
LPC6-3		2,58		5,09		1,85	2,21	2,77	54,50	36,44	90,94								
LPC6-4	4.1			3,54		1,29	2,02	1,60	48,93	46,05	94,98			5,24					
	4.2	3,05		3,86		1,76	2,30	1,87	55,40	60,60	116,00								
LPC6-5							2,16	1,91		88,57									
LPC6-6		1,78		2,32		1,33	1,59	1,29	49,79	48,30	98,08								
LPC7-1		4,91		5,58		2,78	3,65	2,41	79,67	38,15	117,82								

Tabla 1: Mediciones de los diferentes parámetros realizadas en las rastrilladas, pasos y huellas aisladas.

Registro icnológico de aves del Cretácico Superior de Argentina												
Iconotaxón	Holotipo	Material referido	Paleontología sistemática	Información taxonómica	Edad	Paleoambientante	Formación	Localidad	Estratigrafía	Elementos asociados	Observaciones	Autor
<i>Yacoraitichinus avis</i>	Una losa con una única rastreada y varios dígitos aislados		<i>Yacoraitichinus</i> Alonso & Marquillas, 1986	Huellas tetradáctilas de tamaño mediano (80 mm de largo) con dígitos bien marcados que muestran impresiones de garras, el dígito III mucho mayor que el II y el IV; los dígitos II y IV muestran ángulo variable con III.	Maastrichtiano	Llanura costera	Yacoraité	Quebrada del Tapón	Arcillas verdosas un metro por encima de huellas de dinosaurios no aviares		Holotipo perdido. Sinónimo junior de <i>Grupéda filipovitsi</i>	Alonso y Marquillas (1986)
<i>Barrosopus stobodati</i>	Huella #87 Tridáctila pequeña y delicada		<i>Barrosopus</i> Corta, 2002	Pequeñas con una longitud media entre 35 mm y un ancho medio de 37 mm, sin impresiones de almohadilla del hallux o del metatarso. Todos los dedos estrechos terminan en impresiones de garras. La división entre los dígitos II y IV oscila entre 100° y 120°	Campaniano	Planicie de inundación saturación frecuente y prolongada de agua.	Anacleto	Sierra Barrosa	Intercalaciones de areniscas medias con limolitas arenosas.	Huella tridáctila grande aislada. Impronta posterior derecha preservada como epurrielleve cóncavo. El largo es de 21,28cm y el ancho de 15,56cm.	Preservadas como epurrielleve cóncavo	Corta et al. (2002)
<i>Ignotomis mconnelli</i>	-	105 huellas preservadas en el campo y medidas in situ	<i>Ignotomidae</i> Lockley et al., 1992 <i>Ignotomis</i> Mehl, 1931	Huellas tetradáctilas con impresiones digitales II-IV dirigidas anteriormente y una corta impresión del dígito I dirigida posteriormente. El largo y ancho promedio son de 65mm y 60mm respectivamente.	Campaniano	Planicie de inundación saturación prolongada de agua.	Anacleto	Sierra Barrosa	Intercalaciones de areniscas medias con limolitas arenosas.		Se observó una rastreada, el paso promedio es de 197mm, una zancada de 388mm y un ángulo de paso promedio de 166°. Preservadas como epurrielleve cóncavo e hiporelieve convexo.	Corta et al. (2002) Krapovickas (2010)
<i>Paragonichnomis veneiorum</i>	Impresión de una rastreada contenido cinco pisadas, en relieve de calidad regular.	Otros rastros de la misma laja, rastros en otras lajas, <i>in situ</i> .	<i>Paragonichnomis</i> Casamiquela, 1996	Huellas tridáctilas mesaxonicas, con huellas de dedos delgadas y dirigidas hacia adelante, sin evidencia de rastro de membranas o impresión del dígito I, más anchas que largas y un ángulo de división entre los dígitos II y IV de 145°	Campaniano Superior	Fluvial	Angostura Colorada	Montonillo	Arenisca blanquecina altamente cuarzoza			Casamiquela (1996)
cf. <i>Alaripéda</i> isp.	-	Cuatro huellas tetradáctilas pobremente conservadas: dos huellas aisladas y dos dispuestas una al lado de la otra (Derecha e izquierda) en su mayoría con leves evidencias de alargamiento digital artificial por desecación.	<i>Alaripéda</i> Sargeant y Reynolds, 2001	La longitud promedio de las huellas es de 52,5mm (una huella posee impresión del hallux hacia atrás; promedio es de 76,3mm. La impresión de los dígitos tiene un ancho de 4mm, los dígitos II y IV están curvados hacia adentro y el ángulo de división entre los mismos es de 137°	Maastrichtiano	Estanques efímeros	Yacoraité	Mammará	Lutita bioturbada interlaminaada con caliza bioclástica.	Huellas indeterminadas de dinosaurios bipedos, y de aves (cf. <i>Grupéda</i> isp., <i>Avipéda</i> isp. y cf. <i>Yacoraitichinus avis</i>) Trazas de inveterados: <i>Pianolites</i> cf. <i>montanus</i> , <i>Paleophycus tubularis</i> , <i>Lachezia siliquaria</i> y <i>Psychoplasma</i> isp.	Preservadas como epurrielleve negativo.	Consolle-Gonella et al (2017) de Valdis y Consolle-Gonella (2019)

Tabla 2: Registro icnológico de aves del Cretácico Superior de Argentina.

<i>Alarpeida</i> isp.	-	Única huella pobremente conservada.	<i>Alarpeida</i> Vialov, 1965	La longitud parcial de la huella es de 41,1mm y el ancho de 48,5mm. El ancho de las impresiones de los dígitos es de 7,8mm. Los ángulos formados por las huellas de los dedos son de 30° y 38° entre los dos dígitos laterales y el III, mientras que el ángulo de división II-IV es de 65°. No se observan almohadillas, el dígito III es el único en el que se observa una marca de garra.	Maastrichtiano	Estanques efímeros	Yacoraité	Mammará	Lutia bioturbada interlamada con caliza biooclástica.	Huellas indeterminadas de dinosaurios bípedos, y de aves (cf. <i>Gruipeda</i> isp., cf. <i>Alarpeida</i> isp.). Trazas de <i>Yacoraitichinus avis</i> invertibrados: <i>Planolites</i> cf. <i>montanus</i> , <i>Paleophycus tubularis</i> , <i>Lockeia siliguarra</i> y <i>Psychoplasma</i> isp.	Preservada como epirreleve positivo. No es posible distinguir si es derecha o izquierda.	Consolle-Gonella et al (2017) de Valais y Consolle-Gonella (2019)
<i>cf. Gruipeda</i> isp.	-	Siete huellas tridáctilas y tetradáctilas mal conservadas.	<i>Gruipeda</i> Panin y Avrami, 1962	Las huellas tienen una longitud promedio de 101,8mm con hallux y de 56,3mm sin hallux, un ancho de 72,1mm. Las impresiones digitales son delgadas y rectas (menores a 4mm), el ángulo de división entre los dígitos II y IV es de 138° y entre I y III es de 161°. No se observan rastros de membrana o garras.	Maastrichtiano	Estanques efímeros	Yacoraité	Mammará	Lutia bioturbada interlamada con caliza biooclástica.	Huellas indeterminadas de dinosaurios bípedos, y de aves (<i>Alarpeida</i> isp., cf. <i>Alarpeida</i> isp., y cf. <i>Yacoraitichinus avis</i>). Trazas de invertibrados: <i>Planolites</i> cf. <i>montanus</i> , <i>Paleophycus tubularis</i> , <i>Lockeia siliguarra</i> y <i>Psychoplasma</i> isp.	Preservadas como epirreleve positivo y negativo.	Consolle-Gonella et al (2017) de Valais y Consolle-Gonella (2019)
<i>cf. Alarpeida</i> isp.	-	Cuatro huellas aisladas.	<i>Alarpeida</i> Sargeant y Reynolds, 2001	Huellas tridáctilas/tetradáctilas con impronta de hallux levemente curvado posteriormente dirigido, tres dígitos anteriores delgados y recurvados. Posee una longitud de 43,5 con hallux y de 28,5mm sin este. Las impresiones de los dígitos son rectos, largos y con un ancho de 3,7mm, no se observan impresiones de almohadillas, membrana o garras. Los ángulos formados por las huellas digitales son de 38° y 56° entre ambos dígitos laterales y el III, mientras que el ángulo de división total es de 102°. El ángulo entre la impresión de dígitos I y III es de 175°.	Maastrichtiano	Costa	Yacoraité	Quebrada del tapon	Areniscas y calizas arenosas.	Huellas de cf. <i>Gruipeda philpottaris</i> y cf. <i>Gruipeda</i> isp.		Consolle-Gonella et al (2017) de Valais y Consolle-Gonella (2019)
<i>Ardepeida</i> cf. <i>egretta</i>	-	Una única huella.	<i>Ardepeida</i> Panin and Avrami, 1962		Maastrichtiano	Tierra, lejos de la influencia del agua.	Yacoraité	Quebrada del tapon	Areniscas y calizas y algunos rastros de yeso	Huellas de cf. <i>Uligerychius</i> isp. y huellas de aves indeterminadas, asociadas con trazas fósiles de invertibrados (frecuentemente <i>Taenitium</i> isp.)	Preservada como epirreleve positivo. Supuestamente izquierdo.	Consolle-Gonella et al (2017) de Valais y Consolle-Gonella (2019)

<i>Grupeida filipontis</i>	-	Tres huellas <i>in situ</i> mal conservadas como epirrelieve negativo.	<i>Grupeida Panin</i> and Avram, 1962	Maastrichtiano	Estauques efímeros	Yacoraite	Quebrada del tapon	Lutitas formadas en un ambiente de baja energía.	Trazas de inverrebrados: <i>Patelocephalicus</i> isp. y <i>Yacoraitichinus</i> <i>avis</i> agritadas.	Sinónimo de <i>Yacoraitichinus avis</i>	de Valais y Console-Gonella (2019)
cf. <i>Grupeida filipontis</i>	-	Una huella mal conservada.	<i>Grupeida Panin</i> and Avram, 1962	Maastrichtiano	Costa	Yacoraite	Quebrada del tapon	Areniscas y calizas arenosas.	Huellas de cf. <i>Alaripedia</i> isp. y cf. <i>Grupeida</i> isp.	Preservada como epirrelieve negativo. Debido a que la huella está mal conservada, es difícil asignarla con confianza a una taxonomía, sin embargo, la morfología general permite referirla a la inoespecie pero con dudas.	de Valais y Console-Gonella (2019)
cf. <i>Uhangrichinus</i> isp.	-	Una ratillada compuesta por tres huellas mal preservadas.	<i>Uhangrichinus</i> Yang et al., 1995	Maastrichtiano	Tierra, lejos de la influencia del agua.	Yacoraite	Quebrada del tapon	Areniscas calcáreas y algunos rastros de yeso.	Huellas de <i>Aridepeia</i> cf. <i>egretta</i> , y huellas de aves indeterminadas, asociadas con trazas fosiles de inverrebrados (frecuentemente <i>Taenidium</i> isp.)	Preservadas como epirrelieve negativo. Dado que estas huellas tienen una mala conservación, no es posible delimitar la forma general completa de la pista, por lo que tentativamente asignamos estas pistas a cf. <i>Uhangrichinus</i> isp.	de Valais y Console-Gonella (2019)
cf. <i>Barrocoptus</i>	-	-	<i>Barrocoptus</i> Corea, 2002	Maastrichtiano	Fluvial meandriforme	Allen	Paso Cordoba	Psamitas de grano fino de color gris claras a amarillentas y rojas.	Rzozitos	Ortiz et al (2013) Ortiz y Calvo (2017)	

Huellas avianas indeterminadas	-	-	Varias lajas icnoportadoras <i>m s/hi</i>	-	Indáctilas, mesaxonicas con impresiones digitales delgados, sin evidencia de membrana o hallux. Se reconocieron 2 morfologías: 1) Más anchas que largas (promedio de 81,0 mm de largo y 108,4 mm de ancho), con un ángulo de divaricación medio entre las impresiones de los dedos II-IV de 150° 2) Lateralmente asimétricas (promedio de 38,2 mm de largo y 41,3 mm de ancho), con un ángulo de divaricación promedio entre las impresiones de los dedos II-IV de 109°.	Campaniano Superior	Abanico aluvial	Angostura Colorada	Granja Maria Luisa	-	-	Epirrelieve cóncavo	de Valais et al. (2020) Diaz-Martinez et al. (2015)
Huellas avianas indeterminadas	-	-	Varias huellas <i>m s/hi</i>	-	Las huellas muestran una morfología general con tres dígitos delgados dirigidos anteriormente con una disposición relativamente extendida. En algunas áreas de las superficies que soportan la huella, el pisoteo es tan alto que es casi imposible distinguir cada espécimen.	Maastrichtiano	Tierra, lejos de la influencia del agua.	Yacorrite	Quebrada del tapon	Areniscas calcáreas y algunos rastros de yeso.	Huellas de <i>cf. Uhangrichnis</i> isp. y <i>Araipeta</i> cf. <i>egretta</i> , asociadas con trazas fósiles de invertibrados (frecuentemente <i>Taenidium</i> isp.)	Preservadas como epirrelieve negativo. Las huellas no muestran detalles morfológicos y no pueden asignarse icnotaxónicamente con confianza, aunque es típicamente referida como morfología aviar.	de Valais y Console-Gonella (2019)