



**UNIVERSIDAD DE BUENOS
AIRES**

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

**Ichnología de ungulados nativos de América del Sur:
paleobiología y paleoecología de los Litopterna del
Cenozoico de Argentina**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires
en el área Ciencias Geológicas

Rocío Belén Vera

Directora de Tesis: Dra. Verónica Krapovickas

Codirector de Tesis: Dr. Guillermo Hernán Cassini

Consejera de Estudios: Dra. Claudia Alicia Marsicano

Lugar de trabajo: Instituto de Estudio Andinos "Don Pablo Groeber" (IDEAN-
CONICET), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA)

Buenos Aires, 2025

Índice

Resumen	4
Abstract.....	5
Agradecimientos	6
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN.....	8
1.1. Objetivos e hipótesis	9
1.1.1. Objetivos	9
1.1.2. Hipótesis y predicciones de trabajo	11
1.2. Antecedentes	11
1.2.1. Los ungulados endémicos de América del Sur	11
1.2.2. Icnología de los Litopterna	16
1.2.3. Contribuciones de las huellas fósiles y la anatomía funcional al estudio de los litopternos	18
1.2.4. Contribuciones de las huellas fósiles en la paleoetología de los litopternos.....	19
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
2.1. Materiales de estudio.....	22
2.2. Métodos	22
2.2.1. Trabajo de campo	23
2.2.2. Obtención y tratamiento de imágenes.....	29
2.2.3. Parámetros descriptivos y mediciones en las huellas fósiles	32
2.2.4. Estimaciones basadas en huellas y rastrilladas	35
2.2.5. Protocolo de análisis de productores de las huellas fósiles	37
2.2.6. Análisis estadísticos.....	38
2.2.7. Nomenclatura utilizada	41
CAPÍTULO 3: DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE HUELLAS DE LITOPTERNA EN ARGENTINA.....	44
3.1. Formación Vinchina.....	45
3.2. Formación Toro Negro	54
3.3. Formación Huayquerías.....	57
3.4. Formación Chiquimil	61
3.5. Formación Andalhuala	64
3.6. Formación Rodeo	68
3.7. Formación Río Negro.....	71
3.8. Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co.....	77
CAPÍTULO 4: DESCRIPCIONES Y DIVERSIDAD ICNOTAXONÓMICA	82
4.1. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Vinchina	82

4.1.1. Huellas tridáctilas	83
4.2. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Toro Negro	112
4.2.1. Huellas tridáctilas	114
4.2.2. Huellas monodáctilas	116
4.3. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Huayquerías	123
4.3.1. Huellas tridáctilas	123
4.3.2. Huellas monodáctilas	133
4.4. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Chiquimil	137
4.4.1. Huellas tridáctilas	137
4.5. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Andalhuala	140
4.5.1. Huellas tridáctilas	142
4.6. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Rodeo	147
4.6.1. Huellas tridáctilas	147
4.7. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Río Negro	151
4.7.1. Huellas tridáctilas	152
4.7.2. Huellas subcirculares	155
4.8. Huellas asignables a Litopterna en el Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co	157
4.8.1. Huellas tridáctilas	157
4.9. Asignaciones icnotaxonómicas	160
4.9.1. Huellas tridáctilas	161
4.9.2. Huellas monodáctilas	168
4.10. Análisis de diversidad morfológica	170
CAPÍTULO 5: MORFOMETRÍA DE LOS PRODUCTORES	175
5.1. Estimaciones de masa corporal	175
5.1.1. Estimaciones en huellas tridáctilas	177
5.1.2. Estimaciones en huellas monodáctilas	180
5.2. Estimaciones de la distancia gleno-acetabular	181
5.3. Afinidades biológicas	185
5.3.1. Huellas tridáctilas	185
5.3.2. Huellas monodáctilas	197
CAPÍTULO 6: INFERENCIAS LOCOMOTORAS EN MACRAUCHENIIDAE	204
6.1. Aportes de la neoicnología al estudio de la locomoción	204
6.2. Estilos de marcha	207
6.3. Estilos de marcha en <i>Lama guanicoe</i>	208
6.3.1. Rastrilladas producidas durante el paso	210
6.3.2. Rastrilladas producidas durante el medio galope	212

6.4. Estilos de marcha en <i>Equus ferus caballus</i>	214
6.4.1. Rastrilladas producidas durante la caminata	215
6.4.2. Rastrilladas producidas durante el trote	217
6.5. Análisis de estilos de marcha en rastrilladas fósiles asignadas a Macraucheniidae	218
CAPÍTULO 7: PALEOETOLOGÍA EN PROTEROTHERIIDAE	226
7.1. Conceptos y herramientas para estudiar el comportamiento social	226
7.1.1. Noción de gregarismo en ungulados actuales	226
7.1.2. Huellas fósiles como herramienta para entender el comportamiento social	228
7.2. Análisis espacial y tafonómico de las superficies de pisoteo	229
7.2.1. Superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro	230
7.2.2. Superficie de pisoteo de la Formación Huayquerías	235
7.3. Análisis de direcciones en las superficies de pisoteo	236
7.4. Comportamiento social inferido en proterotéridos	239
7.4.1. Interpretación integral del análisis de espacial y tafonómico	239
7.4.2. Interpretación integral del análisis de direcciones de las pisadas	240
7.4.3. Implicancias paleoetológicas	241
CAPÍTULO 8: CONCLUSIONES	247
8.1. Del análisis icnotaxonómico	247
8.2. Del análisis de productores	248
8.3. Del análisis de marcha	249
Bibliografía	251
Apéndice 1: Listado de materiales	282
Apéndice 2: Perfiles estratigráficos	286
Apéndice 3: Estimaciones de masa	295
Apéndice 4: Orientaciones de huellas	303

Icnología de ungulados nativos de América del Sur: paleobiología y paleoecología de los Litopterna del Cenozoico de Argentina

Resumen

Esta tesis aborda el estudio del registro icnológico de los Litopterna en unidades geológicas del Neógeno y Cuaternario de Argentina. El trabajo integra relevamientos de campo, análisis morfométricos, estimaciones paleobiológicas y comparaciones neoicnológicas, explorando aspectos paleobiológicos, paleoecológicos y paleoetológicos, y aportando nuevas perspectivas sobre su locomoción, comportamiento y diversidad.

El análisis se sustenta en un amplio registro procedente de las formaciones Vinchina y Toro Negro (La Rioja), Huayquerías (Mendoza), Chiquimil (Catamarca), Río Negro (Río Negro) y la Secuencia Agua Blanca de Pehuen Co (Buenos Aires). Las nuevas localidades de Andalhuala (Catamarca) y Rodeo (San Juan) amplían de manera significativa el panorama icnológico de los litopternos.

La revisión icnotaxonómica revela una considerable diversidad morfológica. Se identifican huellas tridáctilas correspondientes a *Macrauchenichnus rector*, *M. troyana*, cf. *M. troyana*, *M. isp. A* y *B*, cf. *M. isp.* y *Eumacrauchenichnus patachonicus*, producidas por macrauquénidos de distintos tamaños, *Llastaya yesera*, atribuida a toxodóntidos, y *Okana andina*, producidas por pequeños proterotéridos funcionalmente monodáctilos.

Las rastrilladas analizadas permiten interpretar estilos de marcha en macrauquénidos, empleando camélidos y équidos modernos como *proxies* morfológicos. Se aplica un método basado en la distancia entre huellas para superar la limitación que impone la homopodía. Se observa el predominio de marchas simétricas tipo *pace*, aunque algunos registros muestran variaciones vinculadas a sustratos húmedos.

Finalmente, el análisis de preservación, distribución y orientación de *O. andina* en Toro Negro y Huayquerías permite evidenciar comportamiento gregario en proterotéridos, constituyendo el primer registro icnológico de conducta social en Proterotheriidae y ampliando la comprensión de la vida en grupo de los ungulados nativos de América del Sur.

Palabras clave: Macraucheniidae; Proterotheriidae; Toxodontidae; huellas fósiles; icnotaxonomía; paleoetología; ambientes continentales; Mioceno; Plioceno; Pleistoceno.

Ichnology of South American native ungulates: paleobiology and paleoecology of Cenozoic Litopterna from Argentina

Abstract

This Thesis addresses the study of the ichnological record of Litopterna in Neogene and Quaternary geological units of Argentina. The work integrates field surveys, morphometric analyses, paleobiological estimations, and neoichnological comparisons, exploring paleobiological, paleoecological, and paleoethological aspects, and providing new insights into their locomotion, behavior, and diversity.

The analysis is based on an extensive record from the Vinchina and Toro Negro formations (La Rioja), Huayquerías (Mendoza), Chiquimil (Catamarca), Río Negro (Río Negro), and the Agua Blanca Sequence of Pehuen Co (Buenos Aires). The new localities of Andalhuala (Catamarca) and Rodeo (San Juan) formations significantly expand the ichnological panorama of litopterns.

The ichnotaxonomic review reveals considerable morphological diversity. Tridactyl tracks corresponding to *Macrauchenichnus rector*, *M. troyana*, cf. *M. troyana*, *M. isp. A* and *B*, cf. *M. isp.*, and *Eumacrauchenichnus patachonicus*, produced by macraucheniids of varying sizes, are identified, along with *Llastaya yesera*, attributed to toxodontids, and *Okana andina*, produced by small, functionally monodactyl proterotheriids.

The analyzed trackways allow the interpretation of gait styles in macraucheniids, using modern camelids and equids as morphological proxies. A method based on footprint spacing overcomes the limitations imposed by homopody. Symmetrical pace gaits predominate, although some records show variations related to wet substrates.

Finally, the analysis of preservation, spatial distribution, and orientation of *O. andina* in Toro Negro and Huayquerías sites provides evidence of gregarious behavior in proterotheriids, constituting the first ichnological record of social behavior in Proterotheriidae and enhancing our understanding of group life in South American native ungulates.

Keywords: Macraucheniidae; Proterotheriidae; Toxodontidae; fossil tracks; ichnotaxonomy; paleoethology; continental environments; Miocene; Pliocene; Pleistocene.

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a la educación pública y gratuita argentina. A la Facultad de Exactas y Naturales de la UBA por brindarme la oportunidad de estudiar una licenciatura y un doctorado de primer nivel. Y especialmente al IDEAN por darme un lugar de trabajo.

A mi directora Verónica Krapovickas, mi codirector Guillermo Cassini, y mi codirectora de beca Claudia Marsicano, gracias por brindarme todas las herramientas para cumplir las metas de este doctorado. Especialmente a Vero, quien me brindó el acceso y la libertad de trabajar con el material, aportando su confianza en mí a lo largo de tantos años. Y por supuesto al jurado: Javier Gelfo, Silvina de Valais y Ricardo Melchor.

Agradezco profundamente a todas las personas que colaboraron en la realización de los estudios de esta tesis.

La gente que me dio la posibilidad de realizar el trabajo de campo: a la comunidad de Vinchina, especialmente a Walter Ruiz. A Analía Forasiepi, Francisco Prevosti y Cristo Romano, quienes amablemente me invitaron a las Huayquerías del Este en Mendoza. Y a Julio Kulemeyer, Alejandra Korstanje, Laura Taddei, Matías Lepori y Soledad Meléndez, quienes nos recibieron en el Museo Rural Comunitario, y nos guiaron, facilitando el acceso al sitio de Barranca Larga, en Catamarca.

Gracias a Pablo Ortiz y Carolina Madozzo-Jaén, quienes contribuyeron informándonos y enviándonos fotos de las pisadas descubiertas en Santa María, Catamarca.

Agradezco muchísimo a todo el equipo de Fundación Temaikén que hizo posible realizar los experimentos neoicnológicos con guanacos, el cual incluyó meses de entrenamiento y dedicación exhaustiva durante la época de pandemia: Carolina Jofre, David Ramírez, Florencia Flores, Florencia Orduña, Eva Castellucci, Julio Reynoso y Natalia Demergassi, y en particular a María Alicia de la Colina que fue fundamental para concretar el trabajo. Agradezco también a Rosita, Amanda, Sheinú, Rocío, Carola, Fiana, Abril y Pancha.

Gracias al Hípico de San Isidro por recibirme amablemente y darme la oportunidad también de llevar a cabo los experimentos con caballos para complementar el análisis neoicnológico, especialmente a Paula Arberello y a Jonás Quinteros, quien guió con paciencia y cariño a Papucho y Juanita.

Agradezco a Lucas Fernández que contribuyó en la realización de los análisis estadísticos del estudio neoicnológico.

A amigas y amigos que de alguna u otra manera me soportaron durante estos años de tesis. A mis compañeros del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados de la UBA. Y por último a mi amada familia: Santi, Cami y Bom, gracias por jamás dejarme sola.



CAPÍTULO 1: Introducción

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

La historia geológica de los continentes ha ejercido una influencia directa sobre la evolución y la dispersión de las faunas de mamíferos, imprimiendo a cada región del planeta particularidades biológicas determinadas. En el caso de América del Sur, la historia evolutiva de sus mamíferos estuvo marcada por un contexto paleogeográfico singular. Durante gran parte del Cenozoico, este continente actuó como una gran isla, resultado del prolongado aislamiento impuesto por la ausencia del Istmo de Panamá y la apertura del Pasaje de Drake (Haug y Tiedemann, 1998; Lawver *et al.*, 1998). Esta condición insular favoreció la diversificación de faunas terrestres endémicas con rasgos morfológicos y adaptativos únicos, entre las cuales los ungulados constituyen uno de los componentes más emblemáticos y ampliamente estudiados entre los continentes del hemisferio sur (Croft, 2012; Goin *et al.*, 2012).

El estudio de los ungulados fósiles endémicos de América del Sur se ha centrado tradicionalmente en el registro óseo y dental, proveniente en su mayoría de faunas de altas latitudes, especialmente de la región patagónica de Argentina (ej.: Patterson y Pascual, 1968; Simpson, 1980). Sin embargo, en las últimas décadas, el hallazgo de faunas en otras áreas del continente (ej.: Bolivia, Brasil, Chile y Colombia) ha ampliado significativamente el panorama, permitiendo una comprensión más integral de la dispersión de estos mamíferos (Flynn *et al.*, 2002). Paralelamente, la incorporación de aproximaciones morfofuncionales y ecomorfológicas ha enriquecido las inferencias sobre sus adaptaciones locomotoras, aspectos paleobiológicos y paleoecológicos, proporcionando un marco más sólido para reconstruir su historia evolutiva (ej.: Shockey, 1999; Cassini *et al.*, 2012; Croft y Lorente, 2021; Ercoli *et al.*, 2025; Lorente *et al.*, 2025).

En este marco, las huellas fósiles atribuibles con certeza a estos ungulados sudamericanos representan un complemento esencial del registro óseo, ya que aportan información directa sobre locomoción, interacción con el sustrato y comportamientos específicos, además de permitir estimaciones indirectas del tamaño de los posibles productores. De este modo, el registro icnológico enriquece y amplía las interpretaciones derivadas de los restos corpóreos, incorporando nuevas perspectivas que contribuyen a llenar vacíos en el conocimiento.

Actualmente, en diversas localidades de Argentina se han documentado asociaciones icnológicas de tetrápodos que incluyen huellas atribuibles a ungulados, coetáneas a los depósitos que contienen sus restos óseos. Algunos de estos sitios se destacan por su rica diversidad morfológica y por la excelente preservación de las huellas, las cuales reflejan con alta fidelidad la anatomía de los autopodios. Estos registros constituyen una fuente independiente y complementaria de la evidencia fósil, que en los últimos años ha despertado un interés creciente y ha sido objeto de numerosos estudios (ej.: Angulo y Casamiquela, 1982a; Aramayo y Manera de Bianco, 1987; Krapovickas *et al.*, 2009; Melchor *et al.*, 2018, 2023; Vera y Krapovickas, 2022; Romano *et al.*, 2023; Armella *et al.*, 2025; De La Fuente *et al.*, 2025).

En la literatura tradicional, las pisadas fósiles atribuidas a ungulados extintos del Cenozoico de América del Sur más frecuentes en el registro se identifican bajo el icnogénero e icnoespecie *Macrauchenichnus rector* Angulo y Casamiquela, 1982, atribuidas usualmente a litopternos macrauchenídeos. La característica fundamental de estas pisadas es su morfología ungulada, entendida como aquella en la que el apoyo se realiza sobre el extremo de los dígitos provistos de cascos o estructuras queratinizadas, en lugar de sobre almohadillas o garras. Constan de impresiones compactas, cuyos tamaños varían de medianos a grandes, altamente simétricas, en su mayoría con palmas o plantas lisas, y tres dígitos funcionales con extremos redondeados. Aunque en la literatura suelen mencionarse de forma general y sin análisis exhaustivos, en años recientes han cobrado relevancia gracias a estudios específicos centrados en ellas (ej.: Vera y Krapovickas, 2022; Armella *et al.*, 2025). Entre los litopternos, los proterotéridos constituyen el grupo hermano de los macrauchenídeos, pero a diferencia de éstos su registro icnológico es sumamente escaso y se limita a dos estudios recientes (Krapovickas *et al.*, 2009; R. B. Vera *et al.*, 2025).

En esta tesis se presenta una revisión de las icnofaunas de Argentina que contienen huellas fósiles de ungulados tridáctilos y monodáctilos. El análisis se centra en evaluar aquellas asignadas a litopternos macrauchenídeos y proterotéridos, sin restringirse únicamente a estos casos, con el fin de considerar también posibles atribuciones erróneas o no consideradas.

Entre las icnoasociaciones analizadas se incluyen las pisadas de ungulados de las formaciones Vinchina y Toro Negro (provincia de La Rioja), consideradas algunos de los afloramientos con registro de huellas de tetrápodos más extensos de Argentina (Krapovickas *et al.*, 2009; Vera y Krapovickas, 2022; Vera *et al.*, 2025). También se examinan asociaciones relativamente diversas recientemente estudiadas en la Formación Huayquerías (provincia de Mendoza), las cuales complementan el estudio de los cambios faunísticos progresivos a lo largo de la secuencia (Romano *et al.*, 2023), así como huellas tridáctilas de la Formación Chiquimil (Catamarca) (Armella *et al.*, 2025), dadas a conocer recientemente. Además, esta tesis incorpora el estudio de nuevas localidades en la Formación Rodeo (San Juan), donde se documenta la presencia de pisadas tridáctilas atribuibles a macrauchenídeos, y en la Formación Andalhuala (provincia de Catamarca), donde se han registrado huellas fósiles con estructuras extramorfológicas preservadas (Vera *et al.*, 2023a; Vera *et al.*, 2025). Finalmente, se consideran también localidades clásicas, como la Formación Río Negro (provincia de Río Negro) y el Sitio Paleocnológico de Pehuen Co (provincia de Buenos Aires).

1.1. Objetivos e hipótesis

1.1.1. Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis doctoral es investigar diversos aspectos paleobiológicos, paleoetológicos y paleoecológicos de los ungulados litopternos

pertenecientes a las familias Macraucheniidae y Protheroheriidae, a partir de su registro icnológico procedente de distintos sitios paleontológicos de Argentina. Para ello, se aborda el estudio de las huellas fósiles desde un enfoque icnotaxonómico para caracterizar su diversidad morfológica y, mediante la comparación con restos corpóreos, estimar la identidad de los posibles productores. Asimismo, se realizan análisis destinados a inferir características locomotoras y comportamentales reflejadas en las rastrilladas fósiles, integrando esta información con datos paleoambientales para reconstruir sus interacciones con el entorno y entre los individuos.

Objetivos específicos

1. *Analizar morfológicamente las huellas fósiles atribuibles a litopternos, preservadas en niveles portadores de icnofósiles de distintas unidades geológicas de Argentina.*

El registro se encuentra documentado mediante fotografías, modelos tridimensionales y réplicas de huellas tridáctilas y monodáctilas provenientes de las formaciones Vinchina y Toro Negro (La Rioja), Huayquerías (Mendoza), Chiquimil y Andalhuala (Catamarca), y Rodeo (San Juan). Asimismo, se incorpora material procedente de la bibliografía disponible correspondiente a la Formación Río Negro (Río Negro) y a la Secuencia Agua Blanca del Sitio Paleocnológico de Pehuen Co (Buenos Aires).

El trabajo contempla la descripción detallada del material, el reordenamiento icnotaxonómico, incluyendo el análisis de la variabilidad morfológica de las huellas tridáctilas y la correcta identificación icnotaxonómica de las mismas.

2. *Evaluar minuciosamente la diversidad de posibles productores de huellas fósiles tridáctilas y monodáctilas atribuibles a litopternos en Argentina, incorporando abundante material inédito, así como material previamente documentado.*

Para ello, se realiza un análisis integrador que combina diferentes métodos comparativos, que incluyen la confrontación de la morfología de las pisadas fósiles con las descripciones anatómicas de los taxones registrados en la bibliografía, el contraste entre las estimaciones de tamaño corporal basadas en huellas y las obtenidas a partir de datos craneomandibulares disponibles, y su comparación con la distribución geográfica y estratigráfica de los posibles productores.

3. *Estimar las características paleobiológicas de los productores mediante el análisis de las huellas fósiles, integrando diversas aproximaciones cuantitativas.*

Para ello, se calculan estimaciones de masa corporal a partir del área total de las pisadas, considerada equivalente al área palmar/plantar de los autopodios, y se determinan estimaciones de la distancia gleno-acetabular como *proxy* de la longitud del tronco.

4. *Analizar el tipo de marcha empleado por los macrauquénidos, a partir del estudio de las rastrilladas atribuidas a este grupo.*

Este enfoque se centra exclusivamente en macrauquénidos, dado que las huellas de proterotéridos no se presentan en forma de rastrilladas claramente distinguibles, lo que impide aplicar este tipo de análisis. Para ello, el análisis incorpora comparaciones con los patrones de locomoción observados durante experiencias neoicnológicas con ungulados modernos con características morfológicas análogas (guanacos en el Bioparque Temaikén y caballos en el Hípico de San Isidro), permitiendo interpretar y reconstruir el estilo de marcha de estos ungulados extintos a partir de un análisis cuantitativo.

5. Evaluar posibles comportamientos a partir de superficies de pisoteo registrada en los sitios icnológicos.

En este caso, se realizan observaciones detalladas sobre la morfología de las huellas, las características preservacionales, la distribución espacial y las tendencias en la orientación de las pisadas, con el fin de identificar patrones consistentes con movimientos coordinados en grupo en localidades que presentan huellas monodáctilas preservadas en agrupaciones densas. Este enfoque se limita al registro icnológico adjudicado a los proterotéridos, dado que sus huellas se encuentran preservadas de manera tal que permiten realizar este tipo de análisis, a diferencia de las interpretadas como producidas por macrauquénidos, que se encuentran representadas por huellas y rastrilladas aisladas.

1.1.2. Hipótesis y predicciones de trabajo

1) La diversidad de litopternos fósiles se encuentra reflejada en el registro icnológico de Argentina.

La diversidad morfológica de las huellas se corresponde con diversidad taxonómica de litopternos reconocida en el registro fósil óseo.

2) Los macrauquénidos empleaban un tipo de marcha ipsilateral, comparable a la de los camélidos actuales.

Las secuencias de pisadas fósiles denotan patrones similares a los registrados en camélidos actuales al utilizar marchas simétricas (ej.: paso o ambladura).

3) Los proterotéridos se desplazaban en grupo.

Las huellas fósiles atribuidas a proterotéridos que se registran en agrupaciones densas de pisadas presentan orientaciones preferenciales, se preservan en un mismo nivel estratigráfico con uniformidad en las características de preservación y un grado significativo de superposición entre pisadas, lo que sugiere eventos únicos de movimiento colectivo.

1.2. Antecedentes

1.2.1. Los ungulados endémicos de América del Sur

Los ungulados nativos de América del Sur (UNAS) representan un grupo extinto de mamíferos placentarios, formalmente reconocido como Meridiungulata (McKenna,

1975; Marshall y Cifelli, 1990). Este grupo incluye a los órdenes Litopterna, Notoungulata, Xenungulata, Astrapotheria, Pyrotheria y Didolodontidae (Fig. 1.1), siendo los dos primeros los de mayor diversidad taxonómica y mejor representados en el registro fósil (Patterson y Pascual, 1968; Croft, 1999; Pascual, 2006; Croft *et al.*, 2020).

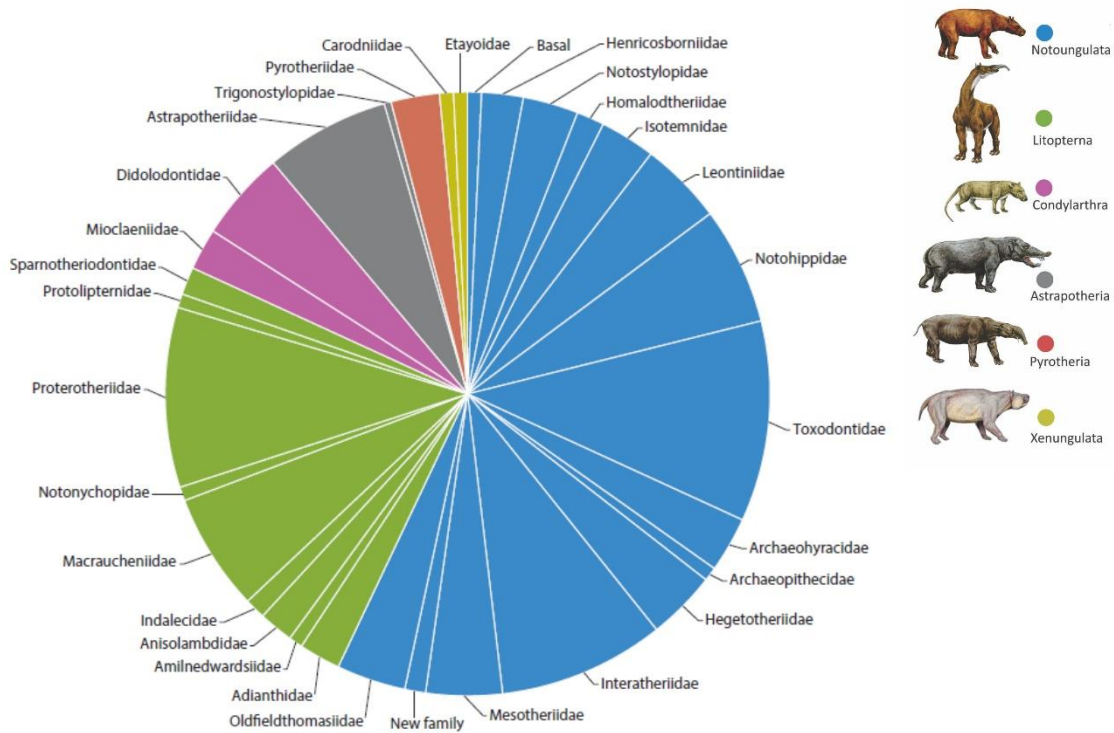


Figura 1.1. Diversidad de grupos dentro de los ungulados nativos de América del Sur, diferenciados por color según su porcentaje, donde Notoungulata está representado por aproximadamente 150 géneros y Litopterna 67 géneros. Tomado y modificado de Croft *et al.* (2020).

La resolución de las afinidades filogenéticas de los ungulados nativos sudamericanos ha sido históricamente objeto de debate, debido a su morfología altamente especializada y la ausencia de representantes actuales. Sin embargo, estudios recientes basados en el análisis de proteínas de colágeno han aportado nueva evidencia que permite esclarecer su posición dentro del árbol evolutivo de los mamíferos placentarios. En particular, se ha propuesto que los órdenes Litopterna y Notoungulata (representados por *Macrauchenia patachonica* Owen, 1838 y *Toxodon platensis* Owen, 1837, respectivamente) comparten un ancestro común más reciente con los Perissodactyla que con cualquier otro grupo viviente, lo que respalda su inclusión dentro del clado Panperissodactyla (Buckley, 2015; Welker *et al.*, 2015). A pesar de estos avances, el origen de los UNAS continúa siendo incierto. No obstante, la evidencia molecular disponible para *Macrauchenia*, basada en el análisis de genomas mitocondriales, sugiere una afinidad con Laurasiatheria, en particular con los Perissodactyla (Fig. 1.2), lo cual representa un refuerzo respecto a hipótesis previas basadas exclusivamente en la morfología (Westbury *et al.*, 2017).

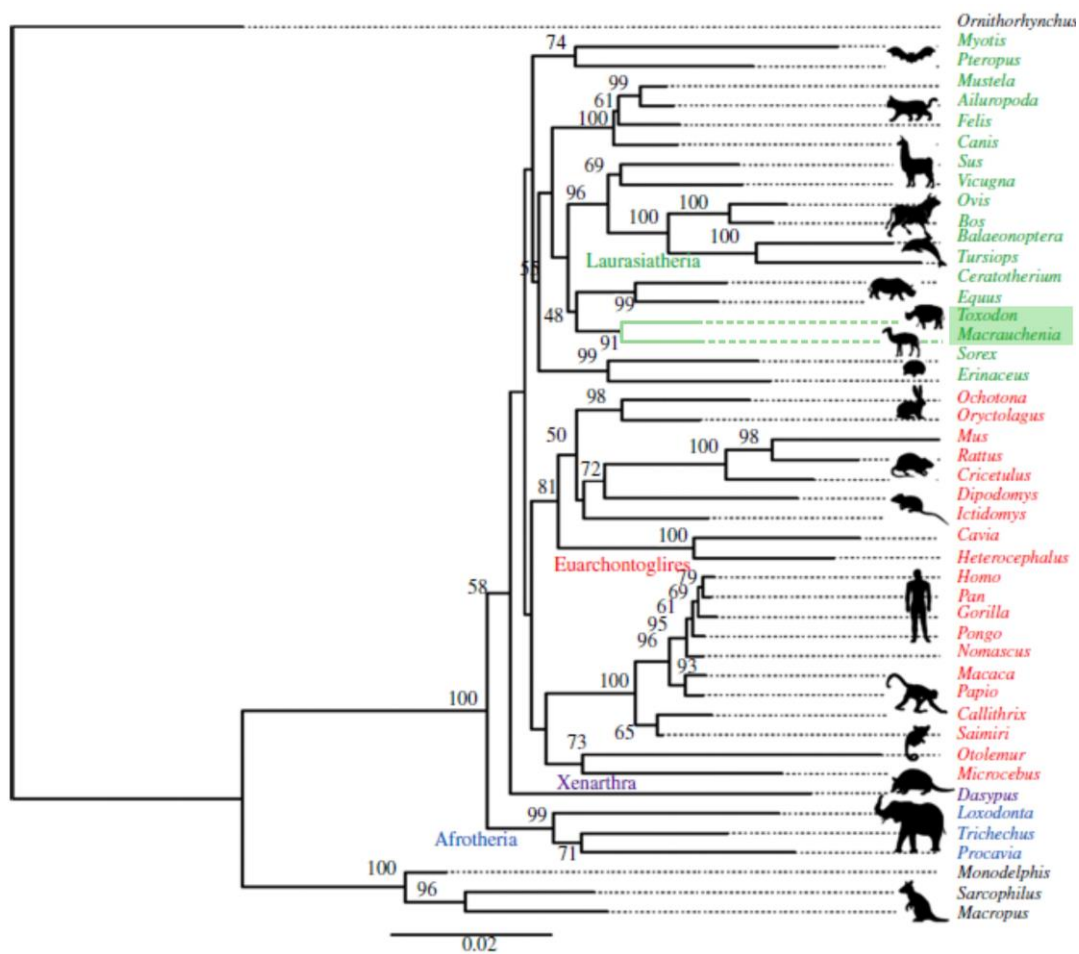


Figura 1.2. Análisis filogenético de las secuencias de colágeno óseo de *Toxodon* y *Macrauchenia* (señados en verde) obtenidas mediante cromatografía líquida–espectrometría de masas en tándem (LC–MS/MS). Ambos taxones se ubican dentro de Laurasiatheria y forman un clado monofilético con Perissodactyla (caballos, rinocerontes y tapires). Tomado y modificado de Buckley (2015).

En particular, Litopterna y Notoungulata son elementos frecuentes en las faunas de mamíferos en distintas localidades sudamericanas, siendo diversos y muy abundantes (ej.: Bonaparte y Morales, 1997; Dozo y Vera, 2010; Gelfo y Lorente, 2010; Billet, 2011; Schmidt y Ferrero, 2014; Forasiepi *et al.*, 2016; Ferrero *et al.*, 2021). De manera similar, el registro icnológico atribuido a estos productores, principalmente en forma de huellas tridáctilas tradicionalmente asignadas exclusivamente a macrauchenídeos, muestra una representación relativamente abundante y diversa en distintas unidades del Cenozoico de Argentina (ej.: Angulo y Casamiquela, 1982a; Aramayo y Manera de Bianco, 1987; Krapovickas *et al.*, 2009; Romano *et al.*, 2023).

***Macraucheniidae* y *Proterotheriidae* (Litopterna)**

Entre los UNAS, el orden Litopterna, objeto de estudio en esta tesis, se destaca como uno de los linajes más relevantes en términos de riqueza taxonómica, con más de cien especies reconocidas y amplia distribución temporal (Soria, 1981a; Cifelli, 1993;

Schmidt y Ferrero, 2014). Estos ungulados habitaron América del Sur durante la mayor parte del Cenozoico, con registros adicionales en la Antártida durante parte del Paleógeno (Gelfo *et al.*, 2015). Alcanzaron su máxima diversidad genérica durante el Mioceno temprano (Edad Mamífero Santacrucense; Villafañe *et al.*, 2006) y posteriormente experimentaron un declive gradual a lo largo del Plioceno, asociado a una creciente especialización morfológica, hasta su extinción entre fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno (ej.: Bond *et al.*, 1995; Bonaparte y Morales, 1997; Bond *et al.*, 2001, 2006; Soria, 2001; Cheme-Arriaga *et al.*, 2016; Schmidt *et al.*, 2019, 2022).

Las familias de litopternos más longevas, diversas y ampliamente reconocidas son Macrauchiidae y Protheroheriidae (Schmidt *et al.*, 2019; Croft *et al.*, 2020; McGrath *et al.*, 2020b). Además de la escasamente representada Adianthidae (Cifelli, 1983, 1991), fueron los únicos linajes que persistieron hasta el Cuaternario. Estas dos familias son también las únicas para las que se conocen esqueletos parciales o casi completos, mientras que en los litopternos basales los esqueletos completos permanecen desconocidos (Simpson, 1940, 1980; Cifelli, 1983, 1985; Soria, 2001).

Los macrauquénidos comprenden animales de talla grande a muy grande (más de 100 kg), caracterizados por cuellos y extremidades largas, autopodios tridáctilos y homópodos, serie dentaria continua y retracción de narinas que alcanzan una posición dorsal en el cráneo, particularmente notable en el género *Macrauchenia* del Pleistoceno (Lobo *et al.*, 2024). Estos animales presentaban hábitos alimenticios que oscilan entre folívoros-pastadores y predominantemente pastadores (Bond *et al.*, 1995; Bond, 1999; G. H. Cassini *et al.*, 2012; Schmidt *et al.*, 2019). Por su morfología robusta, largo cuello y extremidades elongadas, estos organismos pueden compararse con los camélidos modernos.

El biocrón de los macrauquénidos es objeto de debate en la literatura especializada debido a las distintas consideraciones relacionadas con la inclusión o exclusión de taxa por parte de los diferentes autores. Mientras algunos autores sitúan su origen en el Eoceno tardío, basándose en registros fósiles y análisis filogenéticos (Cifelli, 1983, 1993; Dozo y Vera, 2010; Schmidt y Ferrero, 2014; Püschel *et al.*, 2024), investigaciones recientes sugieren que su primera aparición podría corresponder al Oligoceno tardío, a partir de reinterpretaciones taxonómicas y reconsideraciones filogenéticas (Lobo *et al.*, 2024). Estos animales persistieron hasta el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, exhibiendo tendencias evolutivas notables como un marcado incremento en el tamaño corporal, con masas estimadas que varían entre 50 y más de 1000 kg (Fariña *et al.*, 1998; Vizcaíno *et al.*, 2012b; Forasiepi *et al.*, 2016; McGrath *et al.*, 2018; Schmidt *et al.*, 2019).

Por otra parte, los proterotéridos eran herbívoros cursoriales de tamaño mediano a grande (entre 15 y no más de 100 kg), predominantemente folívoros. Se caracterizaban principalmente por la ausencia de los dígitos externos (I y V) y una tendencia a la reducción de los dígitos II y IV, lo que los convertía a sus miembros funcionalmente

monodáctilos, presentando analogías morfológicas con los équidos modernos (Soria, 2001; Ubilla *et al.*, 2011; G. H. Cassini *et al.*, 2012; Schmidt, 2015).

Los proterotéridos constituyen el grupo más homogéneo y conservador dentro de los litopternos. Su registro fósil es discutido, ubicándose en el Eoceno temprano si se incluye la subfamilia Anisolambdinae (Bond *et al.*, 2001; McGrath *et al.*, 2020a), o en el Oligoceno tardío si se la excluye (Soria, 2001; Cheme-Arriaga *et al.*, 2016; Schmidt *et al.*, 2022; Püschel *et al.*, 2024). Estos mamíferos persistieron hasta el Pleistoceno tardío y posiblemente el Holoceno temprano (Tonni, 1990; Barnosky *et al.*, 2016; Schmidt *et al.*, 2019).

Toxodontidae (Notoungulata)

Entre los ungulados nativos sudamericanos también se encuentran otros grupos con miembros funcionalmente tridáctilos que pueden considerarse posibles productores de las huellas tridáctilas registradas en distintos yacimientos icnológicos. Estas huellas suelen asignarse a *Macrauchenichnus rector* de manera tradicional, aunque en la mayoría de los casos sin estudios exhaustivos que respalden dicha atribución.

Dentro de estos grupos, el orden Notoungulata alberga taxones con miembros funcionalmente tridáctilos que pueden ser considerados en este tipo de análisis, contando además con registros completos de sus extremidades y descripciones clásicas detalladas. Este orden representa la mayor riqueza taxonómica y diversidad dentro de los UNAS, con una notable variedad morfológica y ecológica (Patterson y Pascual, 1968; Cifelli, 1993). Comprende cerca de 140 géneros distribuidos en 13 familias, y su registro fósil en América del Sur se extiende a lo largo de todo el Cenozoico, desde el Paleoceno temprano hasta el Pleistoceno (Bondesio, 1986; Croft, 1999). El grupo alcanzó su máxima riqueza taxonómica (a nivel de género) durante el Paleógeno, gradualmente disminuyendo hacia el Neógeno con formas que se volvieron mayormente especializadas, hasta su extinción en el Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano (Bond *et al.*, 1995). El clado se compone por dos grupos monofiléticos principales, Toxodontia y Typotheria, junto a linajes más antiguos (Cifelli, 1993; Billet, 2011). Los toxodóntidos incluyen animales de tamaño grande (hasta 100 kg) a muy grandes (megamamíferos, de 1000 kg o más), y a menudo se los compara con hipopótamos o rinocerontes debido a su morfología general y al patrón de desgaste de sus coronas molares (Scott, 1912; Bond, 1999). Por su parte, los tipotéridos eran mamíferos de tamaño pequeño a mediano, descritos generalmente como semejantes a roedores en su forma general, aunque diferentes familias presentan semejanzas con carpinchos (Mesotheriidae), liebres (Hegetotheriidae), damanes (Interatheriidae) y pequeños ciervos (Sinclair, 1909; Bond *et al.*, 1995; Croft, 1999).

Dentro de los Toxodontia, un grupo que ha demostrado un notable éxito evolutivo, la familia Toxodontidae incluye formas de tamaños que varían desde medianos (10 a 100 kg) hasta grandes (100 a 1000 kg), incluyendo incluso megamamíferos (Elissamburu, 2012; Cassini *et al.*, 2012; Solórzano y Núñez-Flores, 2021). El registro fósil de esta familia abarca desde el Oligoceno tardío hasta el Holoceno Temprano (Tonni *et al.*,

1992; MacFadden, 2005), alcanzando su mayor diversidad durante el Mioceno (Madden, 1990, 1997; Nasif *et al.*, 2000; Bond *et al.*, 2006). Su distribución geográfica se extiende desde la Patagonia argentina hasta América del Norte, atribuida a la dispersión generada durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Woodburne, 2010).

Ejemplares como *Adinotherium* Owen, 1853 y *Nesodon* han sido comparados con rinocerontes debido a su morfología general y características dentarias y craneales (Scott, 1912; Cassini y Vizcaíno, 2012). Las extremidades de estos taxones, aunque considerablemente variables en tamaño, presentan una estructura ósea consistente, caracterizada por ser relativamente cortas y robustas. Los autopodios, sorprendentemente pequeños en proporción al tamaño corporal, son tridáctilos con simetría mesaxónica en todas las especies conocidas, conservando siempre un quinto metacarpal vestigial (Scott, 1912).

1.2.2. Icnología de los Litopterna

La primera descripción de huellas fósiles de ungulados de Argentina corresponde a impresiones tridáctilas preservadas en la Quebrada del Yeso (Formación Vinchina, La Rioja). Fueron descritas por Bonaparte (1965) como impresiones con tres dígitos funcionales, equivalentes en manos y pies, producidas por un mamífero de talla mediana, probablemente un litopterno macrauchenídeo. No obstante, el autor mantuvo su identificación taxonómica abierta.

Por otra parte, el primer registro icnológico formalmente atribuido a ungulados extintos en América del Sur fue publicado por Angulo y Casamiquela, 1982. Se trata de huellas tridáctilas de mayor tamaño que las mencionadas anteriormente, de contorno circular y dígitos lobulados, homópodos, preservadas en la Formación Río Negro (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) en el norte de la Patagonia. Este material fue designado como el icnogénero y la icnoespecie *Macrauchenichnus rector*, y constituye un referente clave para los estudios icnológicos de mamíferos sudamericanos.

Pocos años después, la descripción de la icnoasociación del Pleistoceno Tardío de Pehuen Co (provincia de Buenos Aires), considerada una de las más relevantes para el Cenozoico incluso a escala global, permitió proponer un nuevo icnogénero e icnoespecie denominado *Eumacrauchenichnus patachonicus* Aramayo y Manera de Bianco, 1987. Este icnotaxón está conformado por grandes huellas tridáctilas de contorno subcircular, con dígitos lobulados y una escotadura posterior opuesta al dígito III. Presenta una morfología muy similar a la observada en *M. rector*, aunque difiere por su mayor tamaño y por su edad más reciente, y fue atribuido específicamente a *Macrauchenia patachonica*, un litopterno macrauchenídeo pleistocénico de gran porte (Aramayo y Manera de Bianco, 1987).

Posteriormente, diversos estudios profundizaron en la caracterización de la icnofauna de Pehuen Co, ampliando el conocimiento sobre la diversidad de huellas atribuibles a mamíferos, aves y homínidos. En este contexto, se volvió a destacar la presencia de *E. patachonicus* y se registraron huellas tridáctilas de menor tamaño, interpretadas como

resultado de la locomoción de individuos juveniles de *M. patachonica* (Aramayo y Manera de Bianco, 2008, 2009; Bayón *et al.*, 2011; Aramayo *et al.*, 2015).

En el noroeste argentino, diversas investigaciones desarrolladas en las últimas décadas han puesto de relieve la relevancia de los yacimientos con pisadas fósiles de edad cenozoica (Krapovickas y Nasif, 2011; Krapovickas *et al.*, 2018, 2023a; Valencia *et al.*, 2024; De La Fuente *et al.*, 2025; Farina *et al.*, 2025). En la Quebrada de la Troya (Formación Toro Negro, Mioceno Tardío–Pleistoceno Temprano), provincia de La Rioja, se documentaron por primera vez icnoasociaciones que incluyen huellas asignadas a *M. rector*, junto con impresiones ovales atribuidas a proterotéridos (Krapovickas *et al.*, 2009). Asimismo, tanto en la Quebrada de la Troya como en la Quebrada del Yeso, pero en una unidad más antigua, la Formación Vinchina (Mioceno Medio–Tardío), se describieron por primera vez huellas tridáctilas de tamaño mediano y pequeño, asignadas a los icnotaxones *Macrauchenichnus troyana* Vera y Krapovickas, 2022 y *Llastaya yesera* Vera y Krapovickas, 2022, interpretadas como producto de la locomoción de litopternos macrauquénidos y notoungulados toxodóntidos tridáctilos, respectivamente (Vera y Krapovickas, 2022).

Gran parte de estos registros son analizados en el presente trabajo, con el fin de aportar nuevas perspectivas para su estudio e interpretación.

En la región del noroeste argentino, específicamente en la provincia de Catamarca, se han registrado recientemente dos sitios con niveles portadores de huellas fósiles preservadas, en ambos casos atribuidas a litopternos macrauquénidos. El primero se localiza en el Valle de Santa María, en afloramientos de la Formación Chiquimil (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano), donde se documentó una única y extensa rastrillada (Armella *et al.*, 2025). El segundo se ubica en las cercanías de las localidades de Villa Vil y Barranca Larga, en afloramientos asignados a la Formación Andalhuala (Mioceno Tardío), donde se registraron numerosas rastrilladas acompañadas por estructuras secundarias, interpretadas como el resultado de adaptaciones locomotoras a las características del sustrato y preliminarmente adjudicadas a macrauquénidos (Vera *et al.*, 2023b; Vera *et al.*, 2025). Este material es reestudiado detalladamente en esta contribución con un enfoque más amplio.

Por otra parte, en la provincia de Mendoza, en afloramientos de la Formación Huayquerías (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano), se registraron abundantes ejemplares de *Macrauchenichnus troyana* y *Llastaya yesera*, huellas asignadas a macrauquénidos y toxodóntidos, respectivamente. Estos registros se obtuvieron en el marco de un análisis integral de la fauna cuyo objetivo fue la caracterización paleoecológica y la reevaluación de la Edad Mamífero Huayqueriense (Romano *et al.*, 2023). Este hallazgo constituye el primer registro de huellas fósiles incorporado a un marco de análisis de una Edad Mamífero de América del Sur.

A su vez, de manera más reciente, el estudio de las pisadas de morfología oval atribuibles a proterotéridos ha avanzado, centrando el análisis en los dos únicos registros conocidos hasta el momento en las formaciones Toro Negro y Huayquerías,

donde las huellas se preservan en superficies de pisoteo con abundantes pisadas monodáctilas reconocidas bajo la icnoespecie *Okana andina* Vera *et al.*, 2025.

Por último, en el marco de esta tesis se documenta el hallazgo más reciente de huellas fósiles tridáctilas atribuibles a macrauquénidos, procedentes de afloramientos de la Formación Rodeo, en las proximidades del lago Cuesta del Viento, provincia de San Juan.

1.2.3. Contribuciones de las huellas fósiles y la anatomía funcional al estudio de los litopternos

Siendo el orden Litopterna un grupo completamente extinto y sin análogos actuales, su paleobiología presenta desafíos interpretativos. No obstante, en las últimas décadas se ha avanzado en su estudio mediante enfoques morfofuncionales, biomecánicos y ecomorfológicos aplicados a la anatomía craneomandibular y apendicular (ej.: Blanco *et al.*, 2003; Cassini y Vizcaíno, 2012; Lorente *et al.*, 2025). Entre estos avances destacan los estudios que emplearon técnicas de morfometría geométrica para estimar la masa corporal, utilizando regresiones basadas en el tamaño centroide de configuraciones tridimensionales de puntos de referencia craneomandibulares, con ungulados actuales como referentes de tamaño y ecología (Cassini y Vizcaíno, 2012). De manera complementaria, se realizaron análisis ecomorfológicos del aparato masticatorio mediante morfometría geométrica sobre *landmarks* craneanos y mandibulares tridimensionales. Según estos estudios, los proterotéridos pequeños (como *Anisolophus* Burmeister, 1885 y *Thoatherium* Ameghino, 1887) se alimentaban predominantemente de dicotiledóneas en ambientes abiertos, mientras que otros litopternos (como *Tetramerorhinus* Ameghino, 1894, *Diadiaphorus* Ameghino, 1887 y el macrauquénido *Theosodon* Ameghino, 1887) forrajearon en ambientes cerrados, consumiendo igualmente dicotiledóneas (Cassini y Vizcaíno, 2012; Cassini, 2013).

En relación con la locomoción, las adaptaciones cursoriales en macrauquénidos se reconocen desde el Oligoceno tardío (Cifelli y Villaroel, 1997; Shockey, 1999). Estas adaptaciones han sido corroboradas mediante índices biomecánicos derivados de mediciones de las extremidades, que sugieren capacidades para la carrera en *Theosodon* (Cassini *et al.*, 2012), *Macrauchenia* (Carrano, 1997; Fariña, 2005; Blanco *et al.*, 2021) y, más recientemente, *Micrauchenia* Püschel *et al.*, 2024. En particular, *Macrauchenia patachonica* presenta proporciones óseas inusuales, como longitudes atípicas en las extremidades y una conformación particular del radio (Carrano, 1997; Fariña, 2005), lo que ha dado lugar a interpretaciones discutidas sobre sus capacidades locomotoras y paleoecología. Se ha propuesto que su resistencia ósea frente a la flexión lateral reflejaría adaptaciones para maniobras de esquivar ante depredadores (Fariña *et al.*, 2003, 2005) y que, durante la locomoción rápida, probablemente adoptaba una postura con el cuello horizontal, desplazándose mediante andares de carrera en ambientes áridos, donde la retracción de los nasales y las estructuras asociadas habrían contribuido a reducir la inhalación de polvo (Blanco *et al.*, 2003, 2021).

Los estudios sobre estilos de marcha son limitados. El análisis más reciente indica que los litopternos tempranos y los proterotéridos presentaban adaptaciones como el alargamiento distal de las extremidades y modificaciones en las tres articulaciones principales del tarso, distintas de las observadas en perisodáctilos, pero similares a las de artiodáctilos y roedores cávidos. Estas características habrían favorecido tanto el incremento de la velocidad como la ejecución de saltos especializados durante la carrera, utilizando las cuatro extremidades (marcha tipo *stott*; Lorente *et al.*, 2025). Los macrauquénidos basales habrían estado morfológicamente más próximos a los proterotéridos, pero posteriormente se diferenciaron mediante el aumento de tamaño corporal y el desarrollo de adaptaciones para soportar mayor peso, lo que implicó la pérdida de rasgos tarsales asociados con la movilidad. Para estos macrauquénidos se ha propuesto una marcha tipo *walking pace*, presente en artiodáctilos y carnívoros actuales con miembros elongados adaptados a desplazarse en terrenos abiertos y planos (Lorente *et al.*, 2025).

Con la disponibilidad de numerosas rastrilladas fósiles completas atribuidas a macrauquénidos en las unidades geológicas mencionadas de Argentina, y a partir de comparaciones con los estilos de marcha de ungulados modernos análogos morfológicamente, en capítulos posteriores de esta tesis se pondrán a prueba hipótesis sobre los patrones locomotores empleados por estos litopternos. Asimismo, a partir de estas huellas se estimarán aspectos paleobiológicos, incluyendo la masa corporal y la distancia glenoacetabular como *proxy* del tamaño corporal, integrando esta información a la reconstrucción funcional y ecológica del grupo.

1.2.4. Contribuciones de las huellas fósiles en la paleoetología de los litopternos

La evidencia icnológica, especialmente huellas y rastrilladas fósiles, constituye un recurso clave para inferir comportamientos sociales en vertebrados fósiles, aunque sigue siendo un tema controversial.

Tradicionalmente, para interpretar aspectos relacionados con hábitos sociales a partir de un conjunto de rastrilladas fósiles, se considera que estas deben presentar una preservación uniforme, profundidad similar, ausencia de superposición y velocidades inferidas compatibles (Thulborn y Wade, 1984). Posteriormente, esta perspectiva se amplió al incorporar otros tipos de evidencias, como la disposición paralela de rastrilladas, la morfología esquelética, la presencia de *bonebeds*, las inferencias filogenéticas y la comparación con ecosistemas modernos (Currie y Eberth, 2010). En conjunto, estas líneas de evidencia pueden respaldar hipótesis sobre estrategias de comportamiento social, entre ellas el gregarismo (Currie y Eberth, 2010). No obstante, rastrilladas paralelas también pueden reflejar el paso independiente de individuos en distintos momentos, condicionados por barreras geográficas u otros factores ambientales (Lockley, 1986; Getty *et al.*, 2015, 2017). Por otra parte, las concentraciones densas de huellas con un alto grado de superposición ofrecen un valioso potencial para interpretar actividades grupales. En estos casos, la homogeneidad morfológica y la presencia de sobreimpresiones se han señalado como posibles indicadores de interacciones sociales (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014).

Numerosos estudios a nivel mundial han utilizado la evidencia icnológica para examinar y contrastar hipótesis sobre posibles comportamientos sociales de vertebrados fósiles, sobre todo en distintos grupos de dinosaurios (ej.: Ostrom, 1972; Lockley y Hunt, 1995; Matsukawa *et al.*, 2005; García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014; Piñuela *et al.*, 2016; Heredia *et al.*, 2020; Castanera *et al.*, 2024).

En mamíferos, en cambio, los estudios sobre indicios de comportamiento social basados en pisadas fósiles son notablemente escasos. La evidencia disponible se concentra principalmente en sitios paleontológicos del hemisferio norte que preservan rastrilladas paralelas de artiodáctilos fósiles, las cuales sugieren preliminarmente patrones de desplazamiento grupal o comportamiento gregario (Astibia *et al.*, 2007; Costeur *et al.*, 2009; Pérez-Lorente *et al.*, 2009). Algunos de estos sitios presentan rastrilladas con variaciones en el tamaño de las impresiones, interpretadas como la actividad de individuos de distintos estadios ontogenéticos (Lucas y Williamson, 1993; Díaz-Martínez *et al.*, 2020; Yuan *et al.*, 2024). De manera similar, se ha documentado evidencia de comportamiento social en perisodáctilos fósiles (Belvedere *et al.*, 2025). Aunque los casos reportados en el hemisferio sur son escasos, algunas rastrilladas atribuidas a perisodáctilos, en particular a équidos, presentan estilos de marcha homogéneos inferidos, direcciones de desplazamiento concordantes y disposición espacial cercana, en ocasiones acompañadas por huellas de menor tamaño presumiblemente producidas por individuos juveniles (Renders, 1984; Renders y Vincelette, 2023).

Las referencias al comportamiento social son sumamente limitadas no sólo para Litopterna, sino también para todos los grupos de ungulados nativos de América del Sur en la literatura científica. Sin embargo, en reconstrucciones paleoartísticas es habitual representarlos en agrupamientos, sugiriendo un comportamiento gregario comparable al observado en algunas especies modernas (ej.: Scott, 1913; Defler, 2019; Schmidt *et al.*, 2022; Püschel *et al.*, 2024). En el registro fósil de los litopternos, únicamente se ha documentado un caso excepcional que permite inferir ciertos patrones conductuales en *Macrauchenia patachonica*. La acumulación de abundantes restos correspondientes al menos a tres individuos sugiere su coexistencia e interacción potencial, proporcionando también información sobre la estructura social y etaria del grupo, comparable a la observada en camélidos modernos (Gelfo *et al.*, 2008; Gelfo, 2020).

A partir de la disponibilidad del registro de superficies de pisoteo con abundantes pisadas monodáctilas atribuibles a litopternos proterotéridos, los capítulos siguientes de esta tesis se enfocarán en un análisis que busca aportar evidencia directa sobre la vida en grupo de esta familia, contribuyendo a ampliar el conocimiento actualmente disponible sobre el comportamiento social de los ungulados fósiles sudamericanos.



CAPÍTULO 2: Materiales y métodos

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Materiales de estudio

El desarrollo de esta tesis doctoral implicó un esfuerzo sistemático de búsqueda y recopilación de información a partir de diversas fuentes (resúmenes de congresos, hojas geológicas, informes, trabajos científicos, libros, etc.), complementado con el intercambio con geólogos, paleontólogos, arqueólogos, exploradores y técnicos. Esta estrategia permitió rastrear de manera exhaustiva el registro de huellas fósiles tridáctilas y monodáctilas y conformar una base documental sólida para su análisis. Los materiales analizados han sido estudiados, en su mayoría, por primera vez en el marco de esta investigación; algunos de ellos habían sido mencionados previamente en la literatura, pero sin un análisis detallado hasta ahora.

La mayor parte de los especímenes utilizados en este estudio se encuentran *in situ*, por lo que, durante los trabajos de campo, se registraron todos los datos relevantes, se fotografiaron adecuadamente y se confeccionaron moldes de silicona y yeso. Estos moldes fueron posteriormente incorporados a la Colección de Paleovertebrados del Repositorio de Colecciones Paleontológicas de la FCEN-UBA (CPBA).

Además, se incluyó en los análisis un abundante registro fotográfico de material de la Formación Vinchina (Quebrada del Yeso, Vinchina, La Rioja) y Formación Rodeo (Lago Cuesta del Viento, Rodeo, San Juan), obtenido en campañas previas y recolectado por la Dra. Verónica Krapovickas. Asimismo, se incorporó material fotográfico proporcionado por el Dr. Pablo Ortiz y su equipo, correspondiente a huellas halladas en niveles asignados a la Formación Chiquimil (Cima del Castillo Rojo, Santa María, Catamarca). Y, por último, el material de la Formación Río Negro y del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co fue extraído de publicaciones.

Adicionalmente, otros materiales fueron estudiados bajo préstamo durante el desarrollo de los análisis y, una vez finalizados, fueron reintegrados a la colección paleontológica del Centro Regional de Investigaciones La Rioja (CRILAR).

La lista completa de los materiales incluidos en este estudio se detalla en el Apéndice 1.

2.2. Métodos

El desarrollo de la presente tesis doctoral integró de manera articulada el trabajo de campo y de gabinete, aplicando un conjunto diverso de metodologías orientadas al análisis de aspectos paleobiológicos de los Litopterna a partir del registro icnológico disponible. Con este propósito, se realizaron expediciones a distintas localidades neógenas de Argentina, donde se documentó la presencia de huellas fósiles atribuibles a este grupo, lo que permitió además la documentación de su contexto paleoambiental. De manera complementaria, el estudio icnológico se enriqueció mediante investigaciones neoicnológicas, que brindaron un marco comparativo

indispensable para inferir características vinculados con los estilos de marcha de estos ungulados extintos.

2.2.1. Trabajo de campo

Paleoicnología

Los estudios de campo se llevaron a cabo en diversas unidades litoestratigráficas pertenecientes a distintas áreas geográficas de Argentina. A continuación, se detallan las unidades portadoras de huellas que fueron incluidas en este trabajo:

- **Formación Vinchina (Mioceno Medio–Tardío), Cuenca de Vinchina**

Localidades: Quebrada de La Troya y Quebrada Pedregal Negro, San José de Vinchina, provincia de La Rioja.

En esta unidad se reconocieron y se estudiaron abundantes pisadas tridáctilas y rastrilladas atribuibles a macrauquénidos y toxodóntidos. Adicionalmente, se reconocieron diversas icnoasociaciones de tetrápodos compuestas por múltiples huellas producidas por aves y distintos mamíferos.

- **Formación Toro Negro (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano), Cuenca de Vinchina**

Localidades: Quebrada de La Troya, San José de Vinchina, provincia de La Rioja.

Para esta unidad se registraron huellas tridáctilas atribuibles a macrauquénidos y huellas monodáctilas relacionadas con la presencia de proterotéridos. Asimismo, se reconoció la icnoasociación presente, conformada por huellas producidas por distintas aves y mamíferos.

- **Formación Huayquerías (Mioceno–Plioceno Temprano), Cuenca de Cuyo**

Localidad: Río Seco Ojo de Agua, Huayquerías del Este, Tunuyán, provincia de Mendoza.

En este sitio, se documentaron abundantes pisadas tridáctilas atribuibles a macrauquénidos y toxodóntidos, así como numerosas pisadas monodáctilas adjudicadas a proterotéridos. Además, se analizó la icnoasociación de mamíferos presente.

- **Formación Andalhuala (Mioceno Tardío), Cuenca Villavil-Quillay**

Localidad: Laguna Cotagua, Barranca Larga, Belén, provincia de Catamarca.

En esta unidad, se registraron y analizaron rastrilladas atribuibles a macrauquénidos que se preservan en asociación con abundantes pisadas de otros grupos de mamíferos.

El trabajo de campo comprendió el desarrollo exhaustivo de diversas tareas orientadas a la caracterización integral del material de estudio y a su posterior tratamiento. Dichas actividades incluyeron las siguientes:

- Identificación y caracterización detallada de las unidades litoestratigráficas y niveles portadores de icnofósiles en las formaciones estudiadas, estableciendo su contexto depositacional y paleoambiental.
- Reconocimiento, catalogación y clasificación sistemática preliminar del material icnológico.
- Descripción, medición e interpretación de dicho material *in situ*. Medición de parámetros descriptivos de las huellas y rastrilladas fósiles, descripción detallada e interpretación paleobiológica del material *in situ*.
- Registro de la orientación de las huellas con respecto al norte magnético para los análisis de disposición espacial posteriores.
- Elaboración de moldes de silicona de las pisadas fósiles de interés y registro fotográfico de todos los materiales para su posterior análisis.
- Toma de fotografías con solapamiento suficiente para la generación de modelos tridimensionales a través de fotogrametría, tanto de para la realización de mapeos digitales de las superficies donde materiales se encuentran preservados, como de las huellas y rastrilladas.

Neoicnología

Para llevar a cabo un análisis sobre patrones de marcha interpretados a partir de rastrilladas fósiles de macrauquénidos, se realizaron experiencias neoicnológicas con ungulados actuales en cautiverio que fueron inducidos a desplazarse por superficies cubiertas de arena fina humedecida.

Los experimentos fueron realizados en distintas instituciones y los procedimientos se detallan a continuación:

- **Bioparque Temaikén-Fundación Temaikén, Buenos Aires**

La práctica se llevó a cabo entre agosto y noviembre de 2021, período durante el cual el Bioparque permanecía cerrado al público general. Las actividades se desarrollaron en jornadas completas, con una frecuencia semanal. Para esta práctica, se trabajó con un grupo de nueve guanacos hembras (*Lama guanicoe* Müller, 1776), los cuales mantenían contacto permanente con el equipo de la Fundación Temaikén (Fig. 2.1A-B). Tras el aislamiento ocasionado por la pandemia de COVID-19 durante 2020 y parte de 2021, y la consecuente interrupción de su rutina, que previamente los había habituado a las visitas del público, los ejemplares fueron nuevamente entrenados para familiarizarse con la presencia del equipo de investigación y para responder a estímulos, tales como el uso de un silbato y recompensas (Fig. 2.1C-D), con el fin de facilitar el desarrollo de las actividades planificadas. Asimismo, la Fundación proporcionó información biológica detallada de cada individuo, incluyendo nombre, edad, peso, fecha de nacimiento y fecha de adquisición.

Se llevaron a cabo nueve jornadas de trabajo exitosas, durante las cuales se realizaron 59 ensayos con todos los individuos del grupo de guanacos. Estos se desplazaron sobre una superficie de arena humedecida, de condiciones controladas, con una longitud aproximada de 4 m (Fig. 2.1E). De ellos, 44 ensayos fueron considerados viables, es decir, se completaron en su totalidad y pudieron incluirse en el análisis estadístico.

Durante las experiencias, se registraron filmicamente los comportamientos locomotores que emplearon los individuos (Fig. 2.1F). Para ello, se utilizó una cámara GoPro Hero 9 colocada en posición lateral, de modo que captara al animal desde un perfil, y una cámara Canon PowerShot G16 ubicada en posición superior, que permitiera una visión cenital del desplazamiento. Los videos fueron registrados en formato .mp4 (de las siglas *MPEG-4 Part 14*). Simultáneamente, se tomaron fotografías del procedimiento y de las rastrilladas generadas por los individuos en cada experimento, mediante una cámara Canon Powershot Sx500 Is. Las imágenes fueron almacenadas en formato .jpg (siglas de *Joint Photographic Experts Group*).

Los tipos de marcha empleados por los individuos del grupo de guanacos durante las experiencias neocnológicas fueron registrados mediante observación directa y clasificados preliminarmente en: a) caminata, b) carrera (con sus variantes de velocidad), y c) reposo. Posteriormente, en el análisis detallado, los tipos de marcha se redefinieron y clasificaron de manera más precisa con base en la bibliografía especializada disponible (ej.: Kienapfel et al., 2014; Renders y Vincelette, 2023).

Cabe destacar que el manejo de los animales estuvo a cargo del personal del Bioparque, mientras que la recolección de datos (toma de fotografías, grabación de videos, registro de observaciones), control de cámaras de video y el acondicionamiento del sustrato fueron realizados por el equipo de investigación (Fig. 2.1).

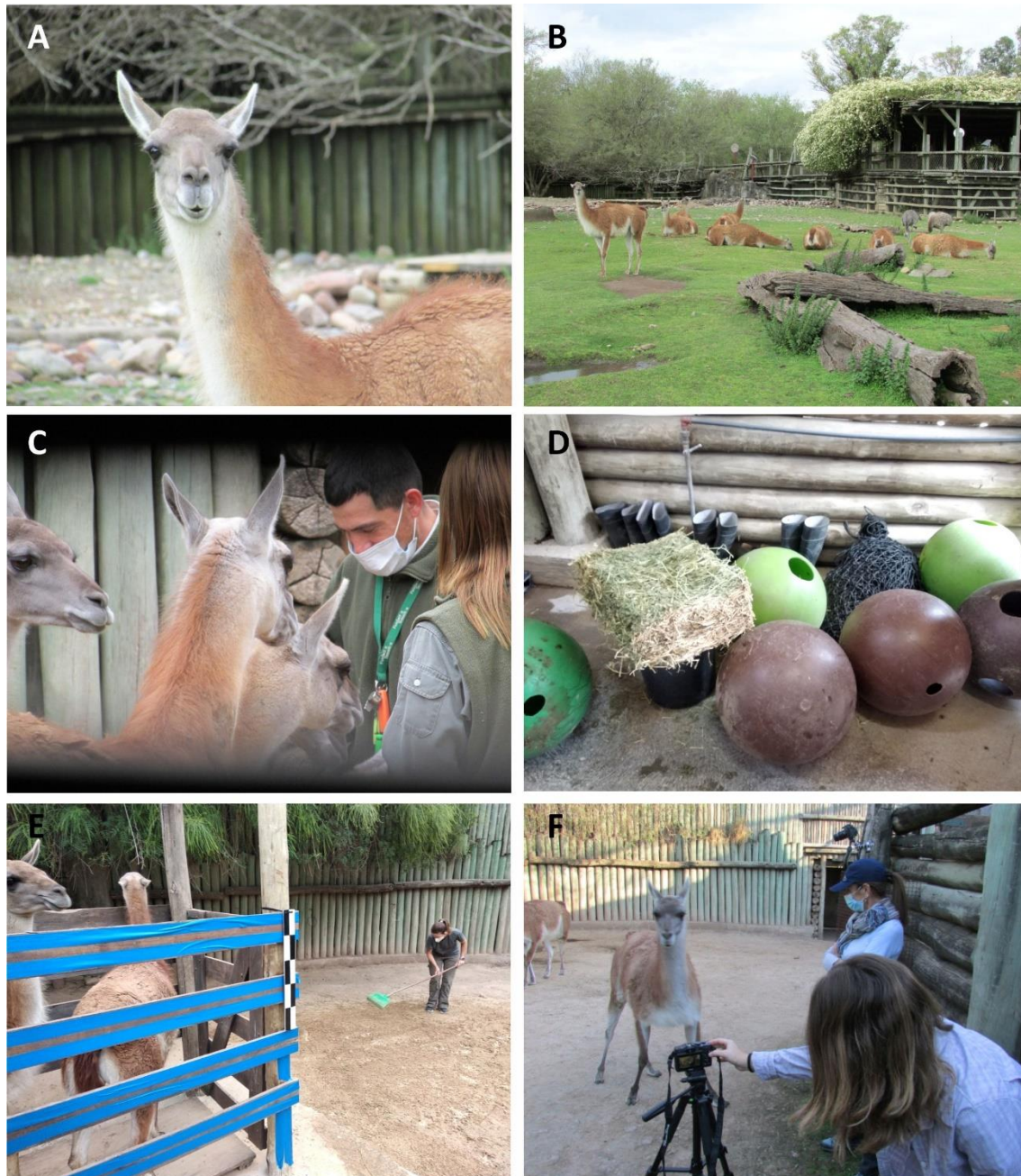


Figura 2.1. El trabajo neoincubológico con guanacos. **A.** Un integrante del grupo de *Lama guanicoe* residente del Bioparque Temaikén. **B.** Vista del grupo en su recinto expuesto al público general. **C.** Parte del equipo del manejo de animales durante el proceso de entrenamiento. **D.** Las recompensas y juegos que fueron parte del entrenamiento. **E.** Preparación del sustrato arenoso que conforma la superficie de pisoteo donde se efectuaron las experiencias y vista de la manga que retiene a los guanacos dentro del brete. Este proceso fue realizado fuera del recinto con vista al público. **F.** Preparación y colocación de cámaras de video en el área de experimentación.

A continuación, se detalla brevemente el procedimiento (Fig. 2.2):

- 1) Instalación de cámaras de video fijas en posiciones lateral y superior, y preparación de un sustrato de arena humedecida.
- 2) Ingreso y retención del grupo de guanacos en el brete (sector A) (Fig. 2.2A).

- 3) Acondicionamiento del sustrato mediante barrido y humedecimiento (Fig. 2.1E).
- 4) Traslado individual de cada guanaco al sector B (Fig. 2.2B).
- 5) Liberación del individuo y su paso por la superficie de pisoteo preparada en dirección al recinto (Fig. 2.2C).
- 6) Reingreso del individuo al recinto.
- 7) Registro fotográfico y reacondicionamiento de la superficie (Fig. 2.2D).

Este procedimiento se repitió para cada individuo del grupo, completando una sesión por jornada para cada animal.

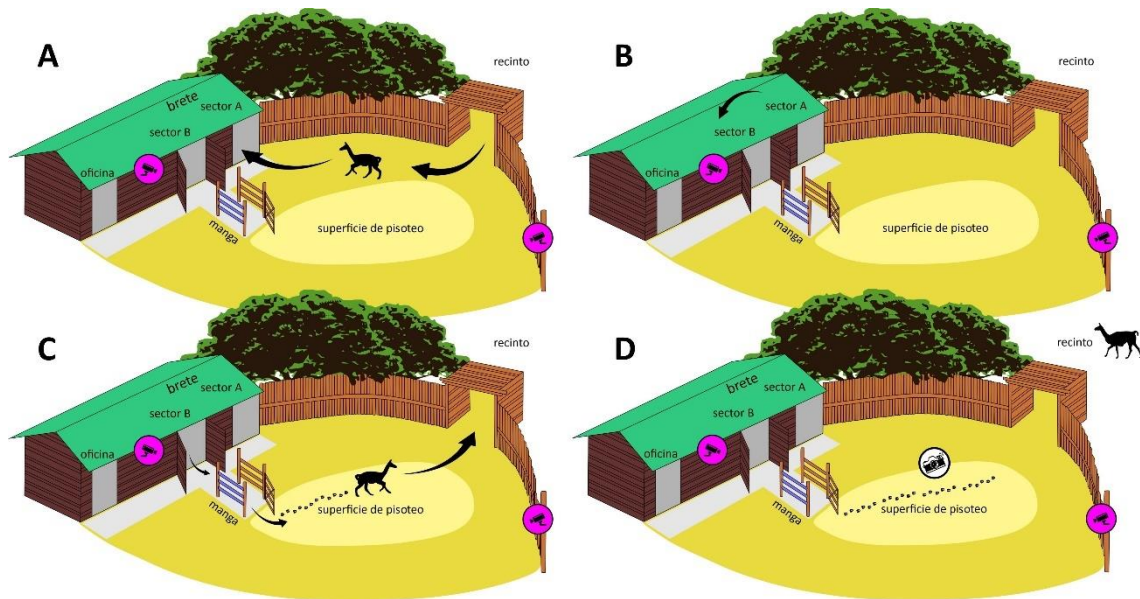


Figura 2.2. Esquematización del procedimiento. **A.** Ingreso y retención del grupo de guanacos desde el recinto exhibido al público hasta el brete, el cual está dividido en dos sectores, A y B. **B.** Una vez dentro del sector A del brete, fue trasladado un guanaco por vez hacia el sector B para su liberación. **C.** Pasaje del individuo sobre la superficie de pisoteo y reingreso al recinto. **D.** Registro de la rastrillada impresa por el animal y reacondicionamiento de la superficie.

- **Hípico de San Isidro, La Horqueta, Buenos Aires**

La práctica se llevó a cabo en junio de 2023, durante una única jornada de trabajo. Para su desarrollo, se trabajó con dos ejemplares de caballo (*Equus ferus caballus* Linnaeus, 1758), un macho y una hembra de diferentes tamaños; sin embargo, no fue posible obtener datos biológicos precisos de los individuos.

En total, se realizaron ocho experiencias, durante las cuales los individuos se desplazaron sobre una superficie de arena de 15 m de longitud. De estas, se registraron 16 rastrilladas completas para su posterior inclusión en el análisis estadístico. Durante las experiencias, se efectuaron registros fotográficos y videográficos utilizando una GoPro Hero 9 colocada en posición lateral para documentar el movimiento de los individuos. Los videos fueron almacenados en formato .mp4. Además, se tomaron fotografías del procedimiento y de las rastrilladas generadas mediante una cámara Canon PowerShot SX500 IS, almacenadas en formato .jpg.

Las observaciones en tiempo real se registraron en una base de datos, donde los tipos de marcha fueron clasificados preliminarmente mediante observación directa en: a) caminata, y b) carrera (incluyendo sus variantes de velocidad). Posteriormente, en el análisis detallado, los tipos de marcha se redefinieron y clasificaron de manera más precisa con base en la bibliografía disponible (ej.: Robilliard et al., 2007; Renders y Vincelette, 2023).

En este caso, el manejo de los animales también estuvo a cargo del personal del Hípico, mientras que el relevamiento de datos y la preparación del área de trabajo fueron responsabilidad del equipo de investigación.

El procedimiento (Fig. 2.3) resultó más sencillo en comparación con el realizado con los guanacos, debido a la mayor facilidad de manejo de los caballos. A continuación, se describen brevemente las etapas:

1. Instalación de la cámara de video fija y preparación del sustrato de arena.
2. Paso del individuo sobre el sustrato, acompañado por un miembro del personal (Fig. 2.3D).
3. Registro fotográfico de los las rastrilladas producidas durante el movimiento.
4. Reacondicionamiento del sustrato mediante barrido y rastrillado (Fig. 2.3E).
5. Traslado del individuo a su recinto.



Figura 2.3. Actividades de investigación neocnológica en el Hípico San Isidro. **A.** Uno de los individuos de *Equus ferus caballus* utilizado en los experimentos. **B.** Segundo individuo siendo sometido a mediciones durante la práctica. **C.** Vista general del corral empleado como área experimental y superficie de pisoteo. **D.** Manejo y cuidado de los animales por parte del personal del Hípico. **E.** Proceso de reacondicionamiento del sustrato experimental.

Durante este proceso, cada animal fue inducido a caminar y correr sobre la superficie reacondicionada un mínimo de cuatro veces. Al finalizar este paso con un individuo, se procedió de manera similar con el siguiente.

2.2.2. Obtención y tratamiento de imágenes

Durante el trabajo de campo, tanto paleoicnológico como neoicnológico, todo el material fue documentado mediante fotografías. Estas se tomaron con una cámara Canon PowerShot SX500 IS y se almacenaron en formato .jpg.

Las imágenes resultaron fundamentales no sólo para realizar mediciones y cálculos en gabinete, sino también para la generación de modelos tridimensionales, que complementaron los análisis morfológicos al ofrecer una representación más precisa y detallada de los elementos observados. A partir de las fotografías tomadas *in situ*, se elaboraron modelos tridimensionales mediante la técnica de fotogrametría (ver abajo).

Asimismo, el material de laboratorio, así como los fósiles en préstamo y los moldes de silicona confeccionados en el campo, fueron digitalizados mediante escaneos manuales, lo que permitió su conservación y análisis detallado.

Para el estudio en la Formación Andaluza, se empleó un dron Mavic Air 2 con el objetivo de realizar un reconocimiento aéreo detallado, mapear las áreas de pisoteo, capturar fotografías de alta resolución y procesarlas posteriormente mediante fotogrametría.

Fotogrametría

La fotogrametría permite generar modelos tridimensionales a partir de imágenes bidimensionales con solapamiento continuo, obteniendo información geométrica precisa del objeto. Según el enfoque metodológico seguido y la fuente de las imágenes, esta técnica puede clasificarse en distintas categorías; sin embargo, se establece una distinción primaria en función del tipo de modelo a construir, diferenciando entre fotogrametría de objeto cercano y terrestre, siendo esta última la empleada en el presente estudio. La técnica se basa en la captura del mismo objeto desde múltiples ángulos, lo que facilita la reconstrucción de su estructura en 3D (Falkingham, 2012; Bourke, 2014; Cunningham *et al.*, 2014). Cuanto mayor es el número de fotografías utilizadas, mayor es la fidelidad del modelo resultante (Bourke, 2014).

Para este estudio se utilizó el *software* Agisoft Metashape Professional (versión 1.5.2), una herramienta eficiente y precisa que automatiza la reconstrucción tridimensional sin requerir la definición manual de puntos de referencia. El programa identifica y correlaciona las imágenes, ubicando sus píxeles en un espacio tridimensional y generando modelos detallados compuestos por miles de polígonos. La calidad del modelo final depende tanto del número y resolución de las imágenes como de la capacidad de procesamiento del equipo utilizado. Además, el software ofrece múltiples formatos de exportación y herramientas de edición durante la construcción del modelo (Manual Agisoft PhotoScan Professional, versión 1.4, 2018).

La generación de modelos tridimensionales permite una representación más precisa y detallada de las huellas fósiles, proporcionando un formato de datos más adecuado para su análisis que la fotografía convencional. Además de documentar y conservar las huellas, los modelos 3D facilitan su estudio y difusión científica, preservando información clave sobre su tamaño, forma y disposición en el sustrato.

La generación de un modelo tridimensional con Agisoft Metashape Professional sigue una serie de etapas generales (Otero *et al.*, 2020): 1) se cargan y alinean las fotografías, lo que permite calcular las posiciones relativas de la cámara y generar una nube de puntos inicial (o nube dispersa). 2) se construye una nube de puntos densa que define con mayor precisión la geometría del objeto. 3) se genera una superficie de polígonos, la cual puede tener los vértices coloreados y/o se le aplica una textura sobre la superficie, incorporando las fotos sobre la misma que le otorga mayores detalles visuales y de color. Finalmente, el modelo tridimensional resultante se almacena incluyendo los datos geométricos 3D, vértices (con o sin color), caras, normales y texturas quedando listo para su análisis y visualización en el formato seleccionado (Fig. 2.4A-B). En esta tesis, se trabajó con el formato .obj (de código abierto de Wavefront) el cual es acompañado de un archivo MTL (de su sigla *Material Template Library* format) que guarda las texturas (composición con calidad fotográfica que se aplica a los modelos 3D).

Escaneo manual

En la segunda técnica empleada en este trabajo para obtener imágenes tridimensionales se incluyó el escaneo 3D, utilizando un escáner manual HandySCAN 300 (Creaform Inc.). El proceso comenzó con la calibración del dispositivo y la colocación de marcadores sobre el material a escanear. Mediante un sistema de triangulación, el escáner proyecta un láser sobre la superficie, recorre su contorno y una cámara registra la luz reflejada, determinando la distancia de cada punto. A partir de estos datos, se obtiene una nube de puntos que permite reconstruir la geometría del objeto (Bourke, 2014). Al ser un escáner manual, fue necesario recorrer el fósil en estudio desde distintos ángulos y posiciones para capturar su geometría completa. A pesar de esto, el proceso es muy rápido, ya que el escáner registra miles de puntos en cuestión de minutos (Fig.2.4C-E).

Simultáneamente, el procedimiento se monitoreó a través del *software* VXElements 6.0, que permite identificar y corregir errores en tiempo real (Fig. 2.4E). Finalmente, el programa genera un archivo con el modelo tridimensional terminado. Al igual que el método anterior, se trabajó con formato .obj.

Mapas de color y curvas

El software de código abierto ParaView (versión 5.5.2) se utilizó para generar mapas de profundidad a color e imágenes de líneas de contorno a partir de los modelos tridimensionales obtenidos mediante fotogrametría y escaneo manual (Fig. 2.4F-G).

El proceso comienza con la carga de datos, donde se importa un modelo 3D o una nube de puntos que contiene información sobre la geometría de la superficie. Luego, se lleva a cabo la generación del mapa de profundidad, en la que ParaView asigna valores de altura o profundidad a cada punto del modelo. Posteriormente, se selecciona la aplicación de una escala de color, en la que los valores de elevación se representan mediante una gradiente cromática: las zonas más deprimidas aparecen en tonos azules, mientras que las áreas más elevadas se visualizan en rojo. Finalmente, el programa ejecuta el renderizado y exportación del mapa, permitiendo la visualización, análisis y comparación de las estructuras. Los archivos fueron exportados en formato .jpg y .tiff (abreviatura de *Tagged Image File Format*).

Edición

La edición de las fotografías, incluyendo la optimización de la calidad visual, el ajuste de contraste y color, se realizó con Adobe Photoshop 2020 (versión 21.2.0). Por otro lado, la elaboración de figuras y esquemas explicativos se llevó a cabo utilizando CorelDraw 2017 (versión 19). Estas herramientas permitieron mejorar la representación gráfica de los datos y facilitar su interpretación.

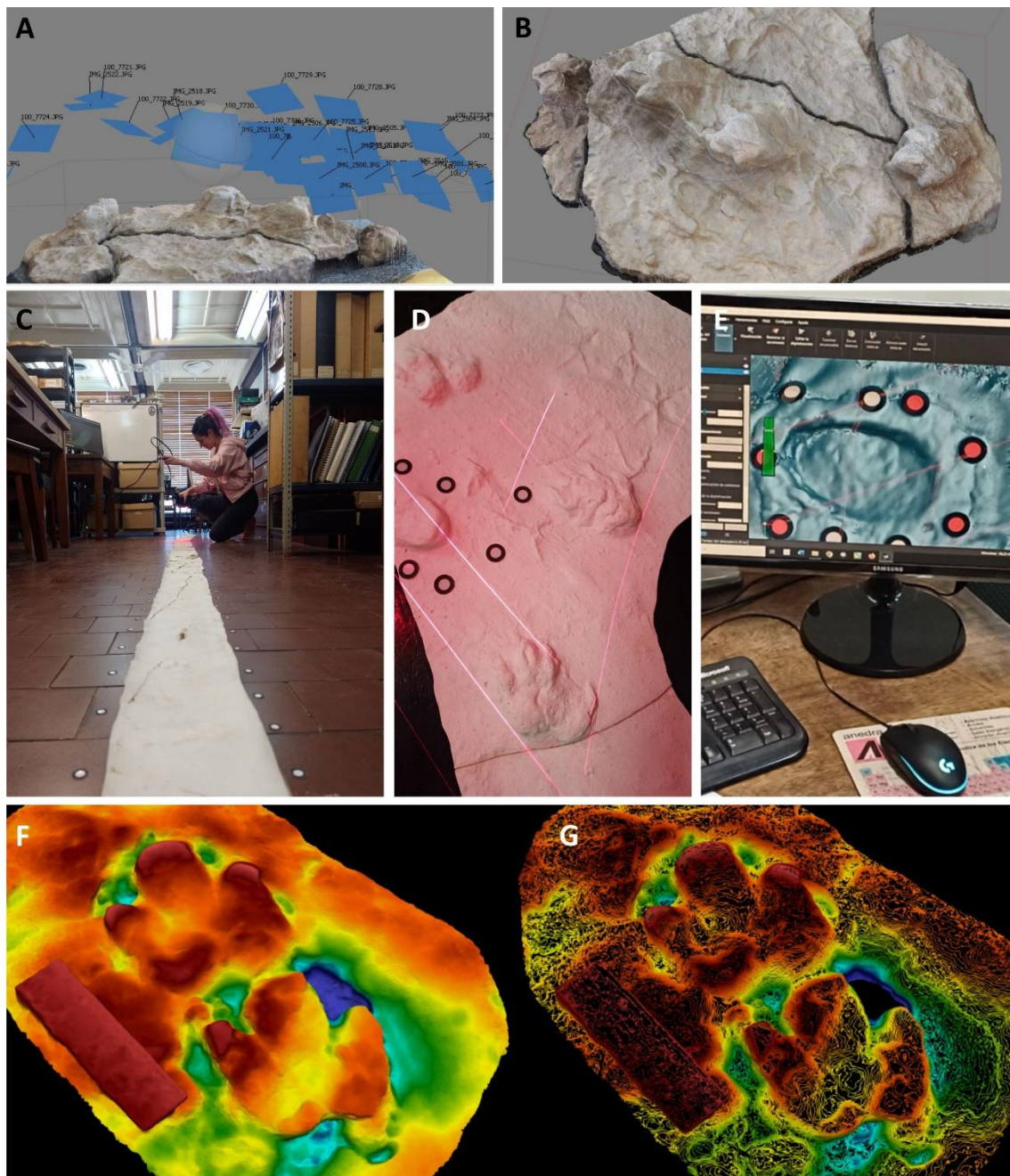


Figura 2.4. Métodos utilizados para el tratamiento de imágenes. **A.** Fotogrametría aplicada mediante el programa Agisoft Metashape Professional. **B.** Modelo tridimensional generado a partir de la fotogrametría. **C.** Digitalización de un molde de silicona utilizando un escáner manual. **D.** Detalle de un escaneo de un molde de yeso con huellas de proterotéridos, asociadas con otras pisadas. **E.** Proceso de digitalización mediante el programa VXEelements. **F.** Ejemplo de un mapa de profundidad a color obtenido con el programa ParaView. **G.** Ejemplo de un mapeo de curvas, también generado con ParaView.

2.2.3. Parámetros descriptivos y mediciones en las huellas fósiles

Tras el relevamiento y la edición de imágenes del material registrado en el campo, del material en préstamo y moldes en laboratorio, se procedió a la medición de los parámetros morfométricos y descriptivos en huellas aisladas y rastrilladas.

Las mediciones se realizaron sobre las imágenes utilizando el software de dominio público ImageJ (versión 1.46r, 2012). Este programa permite calcular el valor de píxel en áreas seleccionadas y convertirlo en una distancia real, estableciendo así una escala de referencia. El programa cuenta con herramientas para la edición, procesamiento y análisis de imágenes en diversos formatos, facilitando la medición de distancias, ángulos, áreas y la contabilización de puntos, entre otros parámetros (ImageJ User Guide IJ, version 1.46r, 2012).

Para estandarizar los datos, en esta tesis todas las mediciones se expresan en centímetros y centímetros cuadrados, salvo que se indique lo contrario. Con los valores obtenidos, se elaboró una base de datos que reúne los parámetros seleccionados para la descripción de huellas atribuibles a macrauquénidos, proterotéridos y toxodóntidos.

Los parámetros descriptivos empleados para caracterizar las huellas se basan en el trabajo de Leonardi (1987), adaptados y ajustados específicamente a las huellas tridáctilas analizadas en esta tesis doctoral (Figs. 2.5 y 2.6).

Parámetros utilizados para la descripción y medición de huellas fósiles:

- Eje longitudinal (EL): Se refiere al eje longitudinal de la huella, el cual coincide con el eje del dedo III. Este eje no necesariamente coincide con el verdadero eje de simetría de la huella. Su función principal es servir como referencia para realizar las mediciones de longitud de la huella y para evaluar la divergencia de la misma en relación con la línea media.
- Eje transversal (ET): Es un eje perpendicular al eje longitudinal. Paralelamente a este, se realizan las medidas de ancho de la huella.
- Longitud total (LT): Se define como la distancia entre el punto más anterior y el punto más posterior de la huella, medida paralelamente al eje longitudinal.
- Ancho total (AT): Es la distancia entre el punto más medial y el más lateral de la huella, medida paralelamente al eje transversal.
- Área (A): Parámetro incluido en esta tesis que equivale a la medida de la extensión superficial de la huella, medida en un plano.
- Número de dígitos (N°D): Los dígitos están numerados del II al IV, con el II como el más medial y el IV como el más lateral. En el caso de las huellas tridáctilas aisladas, esta nomenclatura resulta incierta debido a la similitud en la longitud de los dígitos. Por ello, aquí se hace referencia a ellos como dígitos laterales o externos (L1 y L2) y dígito III. En el caso de las huellas monodáctilas, esta nomenclatura no es empleada.
- Eje de cada dígito (ED): Línea imaginaria que atraviesa cada dígito o el punto medio de la sección más distal del dígito, utilizada para medir su longitud.
- Longitud de cada dígito (L-N°D): Distancia entre el punto más anterior del dígito (correspondiente a la pezuña en este estudio) y su margen más posterior, medida en paralelo al eje de cada dígito.

- Ancho de cada dígito (A-N°D): Distancia entre el punto más medial y el más lateral del dígito, medida paralelamente al eje transversal de la huella.
- Divergencia total (Div Tot): Ángulo formado entre el dígito más medial y el más lateral, calculado a partir de sus ejes. En los casos donde es posible identificar los dígitos, la medida se toma entre los dígitos II y IV; de lo contrario, se considera entre los dígitos externos L1 y L2.
- Ángulo interdigital (Ang D-D): Ángulo formado entre los ejes longitudinales de dos dígitos específicos. La medición se realiza en el punto de intersección de los ejes, ubicado en el margen posterior.

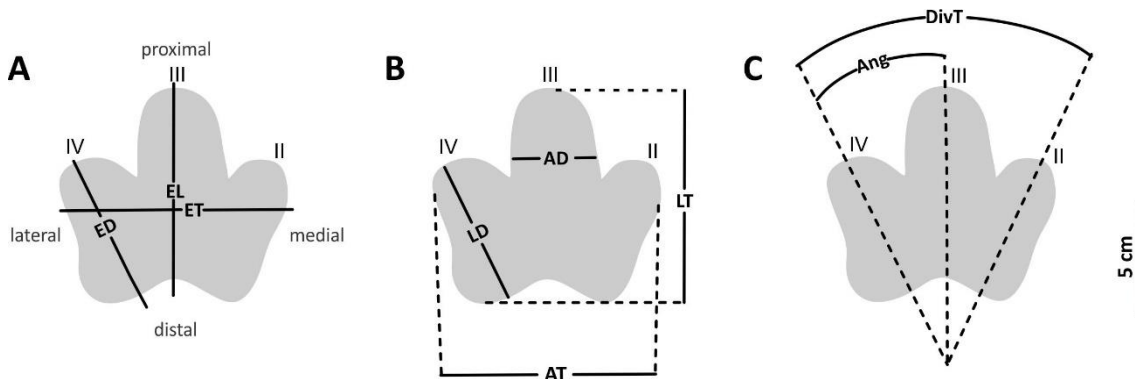


Figura 2.5. Parámetros descriptivos de huellas. **A.** Orientación e interpretación de una huella tridáctila generalizada. **B.** Medidas tomadas. **C.** Medidas de los ángulos tomadas.

Parámetros utilizados para la medición y descripción de rastrilladas

- Línea media: Es una línea imaginaria equidistante entre las huellas en una rastrillada rectilínea. Corresponde con el plano sagital del animal sobre el sustrato.
- Paso doble = *Stride* (Smano, Smano): Distancia entre dos puntos de referencia correspondientes en huellas consecutivas del mismo miembro. En este caso, se utilizó como punto de referencia el ápice de la impresión del dígito III. Suele mantenerse constante a lo largo de la rastrillada, aunque varía según el tipo de marcha y la velocidad de desplazamiento.
- Set: Conjunto de huellas más próximas entre sí que entre otras huellas, correspondientes a las impresiones de la mano y el pie.
- Paso = *Pace* (m-m, p-p): Distancia entre dos puntos de referencia correspondientes a huellas consecutivas de manos/pies opuestos, ya sean delanteros o traseros. Es decir, se mide entre una huella izquierda y su correspondiente derecha (o entre derecha e izquierda). Esta distancia es medida de forma oblicua a la línea media de la rastrillada (también llamado paso oblicuo).
- Ángulo de paso (αP_m , αP_p): Ángulo formado por la intersección de los segmentos que conectan puntos correspondientes (en este caso, la punta del dígito III) de tres huellas consecutivas del mismo tipo (mano o pie), siguiendo el patrón derecha-izquierda-derecha o izquierda-derecha-izquierda. Su valor tiende a mantenerse constante dentro de un mismo tipo de marcha y es directamente proporcional a la

velocidad de desplazamiento del animal. Además, depende de factores biológicos del productor, como edad, sexo, estado de salud o presencia de fracturas óseas (Leonardi, 1987). El ángulo de paso es menor en rastrilladas anchas con zancadas cortas y mayor en rastrilladas estrechas con zancadas largas. Por lo general, el ángulo de paso de la mano es mayor que el del pie, ya que los miembros anteriores suelen estar más próximos a la línea media que los posteriores.

- Distancia mano-pie (m-p): Distancia entre dos huellas de un mismo set, medida desde el extremo más anterior del dígito III de una huella hasta el extremo anterior de la otra.
- Divergencia de la mano/pie de la línea media (α_m , α_p): Ángulo formado entre el eje longitudinal de una huella y la línea media de la rastrillada. Dependiendo de la rotación del miembro con respecto al plano sagital, este ángulo puede ser positivo, negativo o cero.
- Longitud de la rastrillada (LR): Distancia entre dos puntos de referencia de la primera huella visible de la rastrillada y de la última.
- Ancho externo de la rastrillada (AR ext): Distancia entre las tangentes externas a las huellas, medidas de forma transversal a la línea media de la rastrillada.

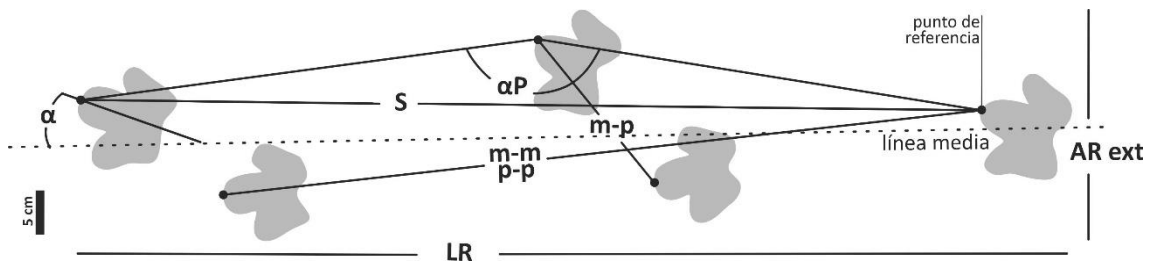


Figura 2.6. Parámetros descriptivos de rastrilladas, incluyendo medidas y ángulos tomados.

2.2.4. Estimaciones basadas en huellas y rastrilladas

Masa corporal

Para estimar la masa corporal de los productores de cada icnotaxón, se aplicó el método utilizado por Vera y Krapovickas (2022), basado en el trabajo de Michilsens et al. (2009). Este enfoque se basa en datos métricos obtenidos a partir de la presión plantar de 28 géneros de mamíferos cuadrúpedos modernos, registrados durante su locomoción sobre una placa de presión con software especializado.

Los autores clasificaron a los animales en plantígrados, digitígrados y ungulígrados, según la zona del pie que soporta la mayor parte del peso al caminar, lo que influye en la distribución de la presión. A partir de múltiples modelos de regresión (SMA “*standardized major axis*” y PGLS “*Phylogenetic Generalized Least Squares*”; Warton et al., 2006; Revell et al., 2012), analizaron la relación alométrica entre la masa corporal y diversas variables, como la superficie de contacto (área plantar), la fuerza y la presión máximas.

Los resultados indicaron que la superficie de contacto del pie (S) se relaciona con la masa corporal (M) según la ecuación A, donde S representa el área de la huella (en este caso, de manos y pies) en cm² y M la masa corporal en kg. Despejando dicha relación, se obtiene la ecuación B:

$$A \quad \text{Log } S = 0,666 \cdot \text{Log } M + 0,318$$

$$B \quad M = \left(\frac{A}{2,0797} \right)^{3/2}$$

A partir de esta relación, se calculó la masa estimada para cada ejemplar y, posteriormente, se obtuvo el promedio correspondiente a cada icnotaxón y cada rastrillada (ver Sección 5.1).

En el caso de las pisadas monodáctilas atribuidas a proterotéridos, para garantizar mediciones precisas del área se incluyeron únicamente huellas con contornos completamente preservados. Esto resultó en un total de 175 huellas reconocidas en la Formación Toro Negro y, por otro lado, 101 huellas en la Formación Huayquerías.

Distancia glenoacetabular o largo aparente del tronco

La distancia glenoacetabular (DGA) es un indicador clave de la longitud corporal en animales cuadrúpedos. Esta distancia se define como la medida entre el centro de la cavidad glenoidea y el centro de la cavidad acetabular (Leonardi, 1987). La DGA puede estimarse a partir de las rastrilladas fósiles, idealmente cuando los cuatro miembros están en contacto simultáneo con el sustrato y producen una trayectoria rectilínea. Leonardi (1987) propuso fórmulas teóricas para calcular esta distancia en función de la longitud del paso doble (*stride* en inglés) y la distancia entre las impresiones de la mano y el pie. Sin embargo, la determinación precisa de la longitud corporal es compleja y sólo proporciona resultados aproximados. Esta medida depende exclusivamente del tipo de marcha interpretado y consecuentemente de la disposición de pisadas en las rastrilladas. Un esquema explicativo detallado puede encontrarse en Lallensack *et al.* (2018).

Leonardi (1987) propuso tres fórmulas para estimar la DGA en función del tipo de marcha interpretada para las especies de animales, donde S es la longitud de la zancada y *m-p* la distancia entre la huella de la mano y la del pie. Así, para la caminata (*walking trot*) la fórmula planteada es la C, y es utilizado con mayor frecuencia por anfibios y reptiles:

$$C \quad DGA_1 = \frac{S}{2} + m-p$$

Para el estilo de marcha llamado caminata de secuencia lateral con apoyo de una sola extremidad (*lateral sequence single-foot walk gait*), en el que los pasos están espaciados uniformemente y se alternan entre los lados del cuerpo (Leonardi, 1987), la fórmula es la D, frecuentemente usada entre especies de mamíferos:

$$D \quad DGA_2 = \frac{3}{2}S + m-p$$

Y, por último, para animales que emplean el estilo de marcha del tipo paso o ambladura (*pace gait*), en el que los miembros del mismo lado del cuerpo (delanteras y traseras) se mueven al mismo tiempo o en secuencia, la fórmula E:

$$E \quad DGA_3 = S + m-p$$

Para el trabajo de esta tesis, se calculó la DGA para cada rastrillada fósil utilizando las tres funciones para compararlas posteriormente, debido a que el estilo de marcha es desconocido.

2.2.5. Protocolo de análisis de productores de las huellas fósiles

Determinar la identidad de los productores de huellas y trazas fósiles es un desafío, ya que sólo en casos excepcionales se han encontrado restos de productor asociados directamente a icnofósiles (ej.: Lomax y Racay, 2012). En el campo de las huellas fósiles de vertebrados, estas asociaciones no han sido registradas hasta el momento, por lo que la asignación de productores se basa en métodos indirectos. Uno de los enfoques más comunes es la comparación morfológica entre las huellas y la anatomía de especies conocidas, considerando la estructura ósea del pie, el tejido blando y la distribución espacial de las pisadas (Carrano y Wilson, 2001).

Para la identificación de los posibles productores de las huellas fósiles, se implementó un enfoque metodológico integral que combina tres aproximaciones complementarias. En primer lugar, se aplicó el método filogenético propuesto por Carrano y Wilson (2001), reconociendo sus limitaciones de resolución taxonómica (nivel familia: ej., Macrauchiidae vs. Protheriidae) para los grupos estudiados, utilizándolo como marco referencial inicial. Este enfoque fue refinado mediante un análisis anatómico comparativo detallado, incorporando variables morfométricas específicas y características de los autopodios no necesariamente consideradas sinapomorfías en estudios filogenéticos previos, pero con alto valor diagnóstico para discriminar entre grupos (ej., Macrauchiidae vs. Toxodontidae) (ej.: De La Fuente *et al.*, 2025). Las variables morfológicas reconstruidas constituyeron parámetros fundamentales para la toma de decisiones taxonómicas. Finalmente, se consideró el método de coincidencia geográfica (Carrano y Wilson, 2001) como contexto general para correlacionar las huellas fósiles con los hallazgos de restos esqueléticos conocidos de los grupos en cuestión, aunque sin restringir las interpretaciones exclusivamente a la fauna registrada en cada localidad, permitiendo así identificaciones basadas primordialmente en la evidencia icnológica.

En esta tesis, la identificación de los posibles productores de las huellas fósiles se abordó mediante un estudio integral que incluyó las siguientes etapas específicas:

1. Obtención de medidas de parámetros descriptivos de huellas y rastrilladas.
2. Descripción detallada de la morfología del material.

3. Estimación de parámetros morfométricos del productor a partir de las huellas (masa corporal estimada y DGA).
4. Revisión del contenido fósil registrado en la misma unidad estratigráfica donde se hallaron las huellas.
5. Consulta bibliográfica de restos óseos fósiles, tanto de unidades coetáneas como de otras de diferente cronología, pero con afinidades morfológicas con las huellas analizadas.
6. Revisión de antecedentes bibliográficos sobre estimaciones de masa corporal correspondientes a los taxones con mayor afinidad morfológica.
7. Integración y comparación de la información obtenida en las etapas anteriores.

2.2.6. Análisis estadísticos

Análisis de morfometría geométrica

La morfometría geométrica aplicada a huellas fósiles permite cuantificar de manera objetiva e independiente del tamaño la forma y la variabilidad, superando las limitaciones de las descripciones cualitativas tradicionales. Con este objetivo, se realizó un análisis sobre huellas tridáctilas procedentes de las distintas unidades estudiadas en esta tesis, mediante la digitalización de *landmarks* anatómicos homologables, cada uno de los cuales captura aspectos específicos de la geometría de la impresión y se representa mediante coordenadas de puntos.

Para el estudio se seleccionaron doce huellas representativas, procedentes de todas las formaciones analizadas (Vinchina, Toro Negro, Huayquerías, Chiquimil, Andalhuala, Rodeo, Río Negro y el Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co). La elección de los ejemplares respondió a criterios de representatividad, priorizando aquellas huellas que mejor ejemplifican las morfologías predominantes en cada formación.

Los *landmarks* definidos describen distintos rasgos de la huella: la extensión en largo y ancho y la forma del ápice de los dígitos; la morfología de los márgenes laterales; y la conformación del margen posterior, incluyendo la profundidad de la escotadura (ver Fig. 4.33, Capítulo 4).

Para la digitalización, se utilizó inicialmente el *software* tpsUtil (v. 1.78) para especificar un directorio de imágenes digitales y establecer el orden de trabajo sobre cada fotografía. A partir de fotografías de alta calidad, tomadas perpendicularmente a las huellas seleccionadas, se identificaron y digitalizaron 18 *landmarks* mediante TpsDig2 (v. 2.31). Este procedimiento se realizó sin aplicar la escala, con el fin de analizar exclusivamente la forma de las huellas, generando un archivo .tps (*Thin Plate Spline*).

Los datos obtenidos se exportaron luego al *software* PAST (v. 4.01) (Hammer *et al.*, 2001), donde se aplicó una transformación de ajuste Procrustes (rotada al eje mayor) para estandarizar la alineación de cada *landmark*, eliminando las diferencias de tamaño y orientación entre las huellas. De este modo, la comparación se basó únicamente en la forma definida por los *landmarks*, sin que el tamaño influyera en los resultados.

Finalmente, se ejecutó un análisis multivariado mediante componentes principales (PCA), en el que cada punto representa un espécimen en el morfoespacio. Se analizaron los agrupamientos obtenidos para identificar las variables más relevantes que permiten diferenciar las huellas morfológicamente.

Análisis de distribución de pisadas

Para poner a prueba las hipótesis sobre comportamiento social a partir de numerosas huellas fósiles preservadas en una misma superficie, y considerando el uso de estas como una herramienta para su estudio, se analizaron dos concentraciones de huellas fósiles monodáctilas en dos superficies de pisoteo pertenecientes a las formaciones Toro Negro y Huayquerías.

Con el objetivo de examinar en detalle las tendencias de movimiento en ambas superficies, se construyeron diagramas de rosa a partir de los valores obtenidos para cada huella fósil. Dada la alta agrupación de huellas monodáctilas, lo que dificulta la identificación de rastrilladas, esta metodología resulta clave para mejorar la interpretación de la orientación y distribución de las pisadas.

Para representar la dirección de las huellas, se identificó el eje anteroposterior de cada una y se graficó como un vector (flecha) utilizando CorelDraw 2017 (versión 19). La orientación se determinó midiendo el ángulo entre el vector y el norte magnético, empleando ImageJ (versión 1.52a). Posteriormente, los diagramas de rosa fueron generados con el software de código abierto Rozeta (versión 3.0), utilizando vectores en un rango de 0 a 360° y clases de 10°.

Para este análisis de orientación y dirección, se incluyeron todas las huellas identificadas en las formaciones Toro Negro y Huayquerías, ya que la alineación de los vectores no requiere contornos completos.

Análisis de estilo de marcha

Con el objetivo de investigar los patrones de desplazamiento de los litopternos macrauquénidos, para los cuales se cuenta con rastrilladas completas que posibilitan dicho estudio, se realizaron ensayos neoicnológicos utilizando ungulados actuales con un plan corporal comparable. Dado que los macrauquénidos carecen de representantes vivientes, se emplearon como modelos análogos ejemplares de *Lama guanicoe*, que presenta un patrón de marcha ipsilateral, y *Equus ferus caballus*, que exhibe un patrón contralateral.

El análisis se desarrolló en dos etapas principales:

Primera etapa: Clasificación cualitativa y medición de parámetros icnológicos

En los ensayos neoicnológicos se efectuó una clasificación preliminar de los tipos de marcha utilizados por guanacos y caballos en dos categorías generales: “caminata” y “carrera”. Posteriormente, en el trabajo de gabinete y a partir de la bibliografía especializada (ver Capítulo 6), se determinaron los tipos de marcha definitivos: paso o

ambladura (*pace*), paso a 4 tiempos (*stepping pace*) y medio galope (*canter*), para guanacos; caminata y trote, para caballos.

Para ello, se editaron los videos obtenidos en campo, extrayendo los fragmentos relevantes y generando secuencias animadas en las que se colocaron puntos coloreados correspondientes a cada pisada, utilizando el *software* de edición y animación de videos Adobe After Effects 2020 (versión 17.0.0). Los videos resultantes fueron clasificados según fecha de registro, especie y número de ensayo.

De manera complementaria, se elaboraron modelos tridimensionales mediante fotogrametría a partir de las fotografías tomadas de las rastrilladas impresas en arena fina húmeda durante los desplazamientos por los animales utilizados en los ensayos neocnológicos. Se exportaron tanto los modelos 3D en formato .obj como los ortomosaicos en formato .tif.

En muchos taxones actuales y fósiles con autopodios altamente homópodos, distinguir qué extremidad produjo cada pisada dentro de una rastrillada puede resultar particularmente complejo, salvo en aquellos casos en que se registra un solapamiento evidente entre huellas dentro de un *set*, lo que sugiere que la impresión del pie se superpone a la de la mano. Esta dificultad limita la posibilidad de estimar con precisión ciertos parámetros morfométricos de las rastrilladas que requieren la asignación de cada huella a una extremidad específica, así como la identificación de patrones de pisadas vinculados a distintos tipos de marcha.

Para superar esta limitación, en este trabajo se definió un parámetro alternativo y de aplicación sencilla para el análisis de la marcha: la distancia entre huellas consecutivas dentro de una rastrillada, denominada aquí distancia huella-huella (h-h). Este nuevo parámetro corresponde a la longitud del segmento lineal que une los puntos de referencia establecidos en huellas consecutivas, siguiendo el orden de progresión a lo largo de una misma rastrillada (Fig. 2.7). Para su medición, se definió previamente un punto de referencia fijo en cada impresión, a partir del cual se determinó la separación lineal entre cada huella consecutiva (por ejemplo, H1–H2, H2–H3, H3–H4). Esta metodología evita la necesidad de discriminar qué extremidad produjo cada impresión o su agrupamiento en *sets*.

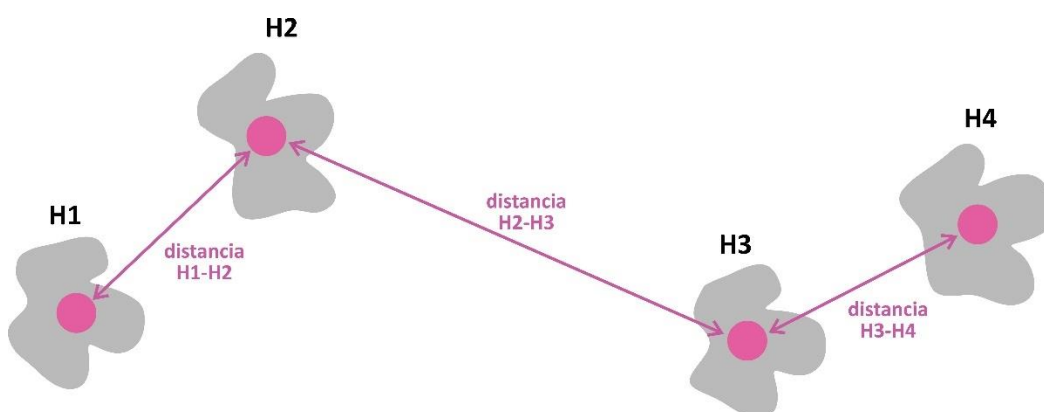


Figura 2.7. Esquema explicativo de la medida denominada distancia huella-huella (h-h).

De este modo, la distancia h-h permitiría caracterizar cuantitativamente las rastrilladas tanto fósiles como actuales, ofreciendo un indicador potencial que se testeará en el desarrollo de este trabajo (ver Sección 6.5 del Capítulo 6). Las mediciones fueron realizadas sobre los ortomosaicos obtenidos a partir de la fotogrametría, empleando el *software* ImageJ.

Segunda etapa: Comparación cuantitativa de las rastrilladas

Para realizar el análisis comparativo, se efectuó una evaluación cuantitativa entre las rastrilladas fósiles y aquellas obtenidas a partir de los unguados modernos. Se incluyeron todas las rastrilladas completas de macraquénidos registradas en esta tesis, correspondientes a las formaciones Vinchina, Andalhuala, Chiquimil, Rodeo y a la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co.

Sobre cada rastrillada se calcularon los valores de la media y el desvío estándar de la distancia huella-huella (h-h), tanto en el registro fósil como en el moderno, con el objetivo de evaluar la variabilidad interna asociada a los distintos tipos de marcha.

A partir de estos resultados, se elaboró un gráfico de dispersión de Promedio vs. Desvío Estándar que permite visualizar y contrastar la magnitud y consistencia de las distancias relativas entre huellas. Esta representación gráfica facilitará la identificación de tendencias y posibles patrones vinculados a diferencias en el estilo de marcha (ver Sección 6.5 del Capítulo 6).

2.2.7. Nomenclatura utilizada

La nomenclatura utilizada en esta tesis se detalla a continuación, con el propósito de precisar el significado de las abreviaturas y siglas mencionadas en las descripciones:

V: Formación Vinchina

TN: Formación Toro Negro

H: Formación Huayquerías

C: Formación Chiquimil

A: Formación Andalhuala

R: Formación Rodeo

RN: Formación Río Negro

PC: Secuencia Agua Blanca de Pehuen Co

S: designa los sitios o áreas geográficas donde se preservan las huellas analizadas en el presente estudio.

HT: huella tridáctila

RT: rastrillada compuesta por huellas tridáctilas

HO: huella monodáctila

RO: rastrillada compuesta por huellas monodáctilas

MB: morfotipo B, según Krapovickas et al. (2023)

La combinación de estas abreviaturas constituye el código de identificación del material icnológico analizado. Por ejemplo, en el código TN-S1-HO1, “TN” corresponde a la Formación Toro Negro, “S1” al sitio 1 dentro de dicha formación, y “HO1” a la huella monodáctila N°1 registrada en ese sitio. De manera análoga, TN-S1-RO1 indica una rastrillada de huellas monodáctilas registrada en el mismo sitio. Asimismo, cuando se indica un rango, como en HO1–HO247, este hace referencia a un conjunto de huellas morfológicamente similares, agrupadas para su descripción y análisis conjunto.

CRILAR: Centro Regional de Investigaciones La Rioja

CPBA-V: Colección de Paleovertebrados del Repositorio de Colecciones Paleontológicas de la FCEN-UBA



CAPÍTULO 3:

Distribución geográfica y estratigráfica de huellas de Litopterna en Argentina

CAPÍTULO 3: DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE HUELLAS DE LITOPTERNA EN ARGENTINA

Este capítulo de la presente tesis doctoral tiene como objetivo documentar las localidades argentinas que presentan registros de huellas atribuibles a macrauquénidos y proterotéridos (Litopterna) en unidades sedimentarias del Neógeno. Si bien la mayoría de estos registros han sido mencionados en la literatura ya sea como resúmenes de congresos (ej.: Vera y Krapovickas, 2019; Vera *et al.*, 2021, 2023b, 2023a; Krapovickas *et al.*, 2023b) o publicaciones en revistas científicas (Krapovickas *et al.*, 2009, 2023a; Vera y Krapovickas, 2022; Romano *et al.*, 2023; Vera *et al.*, 2025), en la mayoría de los casos las huellas fósiles no han sido objeto de estudios detallados.

El análisis comparativo entre los casos de estudio abordados en esta tesis y aquellos previamente estudiados por otros autores permitirá obtener una visión más amplia sobre la distribución estratigráfica y geográfica, así como las características paleoecológicas de los litopternos en Argentina.

A continuación, se enlistan las unidades geológicas incluidas en este estudio (Fig. 3.1.), cuya síntesis se desarrolla a lo largo del capítulo:

- Formación Vinchina (Mioceno Temprano–Mioceno Tardío), situada en las cercanías de la localidad de San José de Vinchina, en el noroeste de la provincia de La Rioja.
- Formación Toro Negro (Mioceno Tardío–Pleistoceno Temprano), situada en las cercanías de la localidad de San José de Vinchina, en el noroeste de la provincia de La Rioja.
- Formación Huayquerías (Mioceno Tardío–Pleistoceno Temprano), en la localidad de las Huayquerías del Este, en las proximidades de la ciudad de Tunuyán, centro-este de la provincia de Mendoza.
- Formación Chiquimil (Mioceno Tardío), en la localidad de Santa María, en el noreste de la provincia de Catamarca.
- Formación Andalhuala (Mioceno Tardío), en el sitio arqueológico de Laguna Cotagua, en las proximidades de Villa Vil y Barranca Larga, en la región central de Catamarca.
- Formación Rodeo (Mioceno Tardío), en los márgenes del lago Cuesta del Viento, en el norte de la provincia de San Juan.
- Formación Río Negro (Mioceno Tardío), en la costa atlántica de la provincia de Río Negro.
- Secuencia Agua Blanca (Pleistoceno Tardío), del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co, ubicado en el sur de la provincia de Buenos Aires.

En el Apéndice 2 se incluyen los perfiles estratigráficos de cada unidad geológica incluida en este estudio, donde se detalla la posición de las huellas fósiles analizadas aquí.



Figura 3.1. Mapa de Argentina con la ubicación de las unidades portadoras de huellas atribuidas a litopternos incluidas en esta tesis.

3.1. Formación Vinchina

Breve descripción de la Cuenca de Vinchina

La Cuenca de Vinchina se ubica en las proximidades de la localidad de San José de Vinchina, en el noroeste de la provincia de La Rioja, dentro de las Sierras Pampeanas Noroccidentales, en los Andes Centrales de Argentina (Turner, 1964). Constituye la mayor parte de la unidad orográfica Sierra de Los Colorados y está compuesta por secuencias sedimentarias cenozoicas de gran espesor (más de 10 km) (Turner, 1964; Ramos, 1970). De base a techo, estas unidades corresponden a la Formación Puesto La Flecha (Paleoceno–Eoceno temprano), Formación Vallecito (Eoceno), Formación

Vinchina (Mioceno Medio–Tardío) y Formación Toro Negro (Mioceno Tardío–Pleistoceno Temprano) (Turner, 1964; Ramos, 1970; Ciccioli, 2008). La cuenca se extiende en dirección noreste-sudoeste, limitando al norte y al sur con bloques de basamento cristalino precámbricos que forman las sierras de Toro Negro y Umango-Espinal, respectivamente. Al este, el valle del río Grande de Valle Hermoso la separa de la sierra de Famatina, mientras que, al oeste, el Bolsón de Jagüé la separa de la Precordillera (Krapovickas *et al.*, 2009).

El registro fósil de la cuenca es variado e incluye tanto restos óseos como trazas fósiles. Tradicionalmente, el registro osteológico de vertebrados se ha considerado fragmentario y poco abundante (Ramos, 1970; de la Fuente *et al.*, 2003; De Iuliis *et al.*, 2004; Rodríguez-Brizuela y Tauber, 2006). Sin embargo, en los últimos años se han recuperado nuevos restos y se han publicado estudios más detallados, lo que ha permitido ampliar el conocimiento sobre la diversidad y distribución de los taxones presentes en la cuenca (ej.: Tambussi *et al.*, 2021; Brandoni *et al.*, 2023). Por su parte, el registro icnológico incluye trazas de invertebrados y tetrápodos documentadas en distintos niveles. Si bien algunos estudios previos se centraron en la presencia de icnofósiles sin análisis detallados (Turner, 1964; Ramos, 1970; Tripaldi *et al.*, 2001), investigaciones recientes han abordado de manera más integrada la icnología de la región (Krapovickas *et al.*, 2009, 2023a; Melchor *et al.*, 2010, 2012a; Krapovickas y Nasif, 2011; Vera y Krapovickas, 2022; Valencia *et al.*, 2024; De La Fuente *et al.*, 2025; Farina *et al.*, 2025).

En los niveles más antiguos de la cuenca, en la Formación Puesto La Flecha, se han registrado restos fragmentarios de tortugas acuáticas (cf. *Podocnemis argentinensis*) y restos óseos no identificados en concentraciones del tipo *bone bed* (de la Fuente *et al.*, 2003; Tripaldi, 2013). Más hacia el sur, en niveles de la Formación Vallecito se han documentado trazas fósiles en depósitos eólicos, incluyendo estructuras de habitación (*Skolithos*, *Palaeophycus*), trazas de alimentación (*Planolites*) y rastrilladas de artrópodos (Alonso-Muruaga y Buatois, 2012).

La Formación Vinchina

Las localidades que se incluyen en el estudio de esta tesis se encuentran en las proximidades de la localidad de San José de Vinchina, en el noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. Los ejemplares analizados en este trabajo fueron examinados y colectados a lo largo de tres quebradas adyacentes en la Sierra de Los Colorados, perteneciente a las Sierras Pampeanas del sector central de los Andes. La Formación Vinchina aflora de manera excepcional en la Quebrada de La Troya (Turner, 1964), la cual es de fácil acceso mediante la Ruta Provincial 76 desde la localidad de San José de Vinchina. Otra área de excelente exposición y exploración es la Quebrada del Yeso, y por último la Quebrada Pedregal Negro, recientemente explorada (Fig. 3.2).

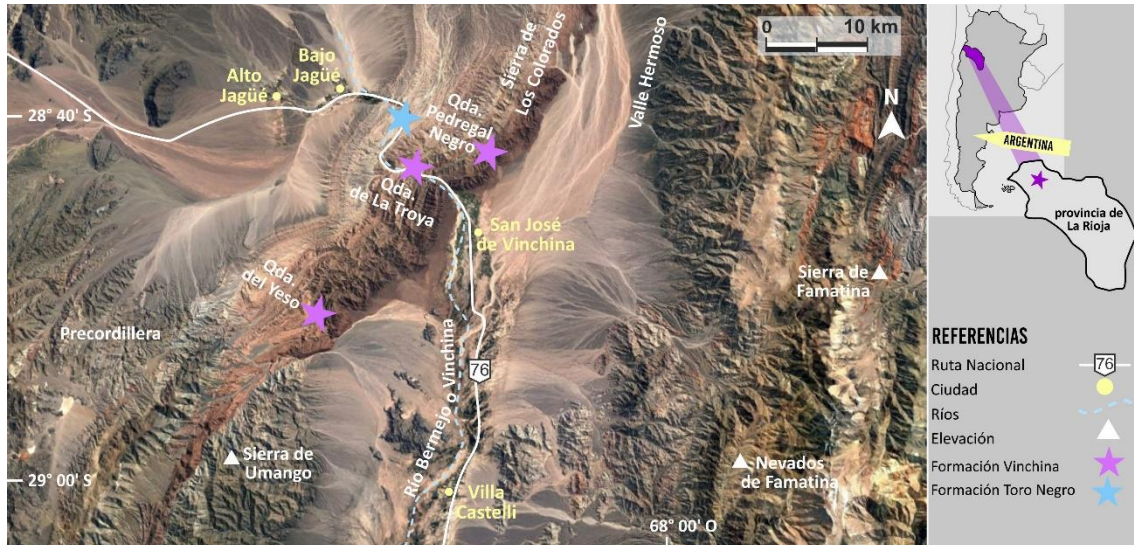


Figura 3.2. Mapa de los sitios de estudio en las proximidades de San José de Vinchina, que muestra las áreas geográficas de la Formación Vinchina y la Formación Toro Negro de donde provienen los materiales fósiles analizados en este estudio. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

Junto con la Formación Toro Negro, la Formación Vinchina forma el núcleo de la Sierra de Los Colorados y alcanza más de 5100 metros de espesor, con variaciones según la localidad (Limarino *et al.*, 2001; Tripaldi *et al.*, 2001). La Formación Vinchina está compuesta principalmente por areniscas y pelitas rojizas, con conglomerados subordinados y un nivel tobáceo conspicuo. Sus depósitos corresponden a ambientes fluviales y lacustres con intercalaciones eólicas, bajo condiciones áridas y semiáridas (Tripaldi *et al.*, 2001; Ciccioli *et al.*, 2013; Marensi *et al.*, 2015). Se divide en dos miembros: el Miembro inferior, de 2156 metros de espesor, donde predominan areniscas gruesas y niveles tobáceos; y el Miembro superior, de 4428 metros, que presenta una mayor variabilidad litológica, reflejando cambios en los sistemas fluviales y la presencia de secuencias lacustres efímeras (Ramos, 1970; Ciccioli *et al.*, 2010).

Los análisis paleoambientales que se han desarrollado en el área identificaron varias asociaciones de facies, indicando una evolución desde sistemas efímeros eólicos-fluviales en el Miembro Inferior hasta sistemas fluviales más desarrollados, meandriformes y lacustres en el Miembro Superior (Schencman *et al.*, 2018).

Las dataciones más recientes se han llevado a cabo mediante U-Pb en circones, estableciendo una edad de depositación principalmente de entre 15,6 y 9,24 Ma, durante el Mioceno Medio-Tardío (Langhiano-Tortoniano) (Ciccioli *et al.*, 2014).

Contenido fósil

La Formación Vinchina alberga asociaciones de huellas y rastrilladas de tetrápodos caracterizadas por una notable diversidad y abundancia, en su mayoría sin análogos en las faunas actuales y con un excepcional grado de preservación, de acuerdo con la escala propuesta por Marchetti *et al.* (2019). Hasta el momento, estos registros han

sido documentados en al menos tres localidades de la región: Quebrada de la Troya, Quebrada del Yeso y Quebrada Pedregal Negro.

- Quebrada de la Troya:

La Formación Vinchina aflora a lo largo de la Quebrada de la Troya, con acceso directo desde la Ruta Provincial 76, próxima al pueblo de San José de Vinchina. Los niveles portadores de icnofósiles se encuentran en ambos miembros de la unidad y diferentes subambientes. Específicamente las huellas de Litopterna se reconocen en al menos dos asociaciones de facies distintas: (Facies A) un sistema fluvial anastomosado con desarrollo limitado de llanuras de inundación; y (Facies B) un sistema fluvial meandriforme con un desarrollo moderado de llanuras de inundación (Vera y Krapovickas, 2022).

El contenido fósil de las icnoasociaciones de mamíferos registradas en la unidad se conforman por huellas de perezosos terrestres de diversos tamaños, cingulados dasipódidos de pequeña talla, rastrilladas de roedores caviomorfos y dinómidos, notoungulados tipotéridos y toxodóntidos, así como litopternos macraucheníidos (Fig. 3.3B-M). En cuanto a la avifauna, se destacan huellas tridáctilas atribuibles a Rheiformes de gran tamaño, junto con registros de Charadriiformes, Anseriformes y Phoenicopteriformes (Fig. 3.3Ñ-S) (Krapovickas y Nasif, 2011; Melchor *et al.*, 2012a; Vera y Krapovickas, 2022; De La Fuente *et al.*, 2025). Además, recientemente se han registrado pisadas correspondientes a un reptil lepidosauriomorfo de pequeño tamaño (Vera y Krapovickas, 2024). Las trazas de invertebrados son igualmente abundantes en estos niveles. Entre las más frecuentes se encuentran excavaciones verticales en forma de "L" con textura de crestas paralelas, atribuidas a cangrejos de agua dulce, indicadoras de canales abandonados o depósitos de *crevasse splay*. También se han identificado trazas asociadas a artrópodos; excavaciones rectas con relleno meniscado; y trazas posiblemente generadas por bivalvos en ambientes lacustres y de llanura aluvial (Melchor *et al.*, 2010, 2012a). La información se resume en la Tabla 3.1.

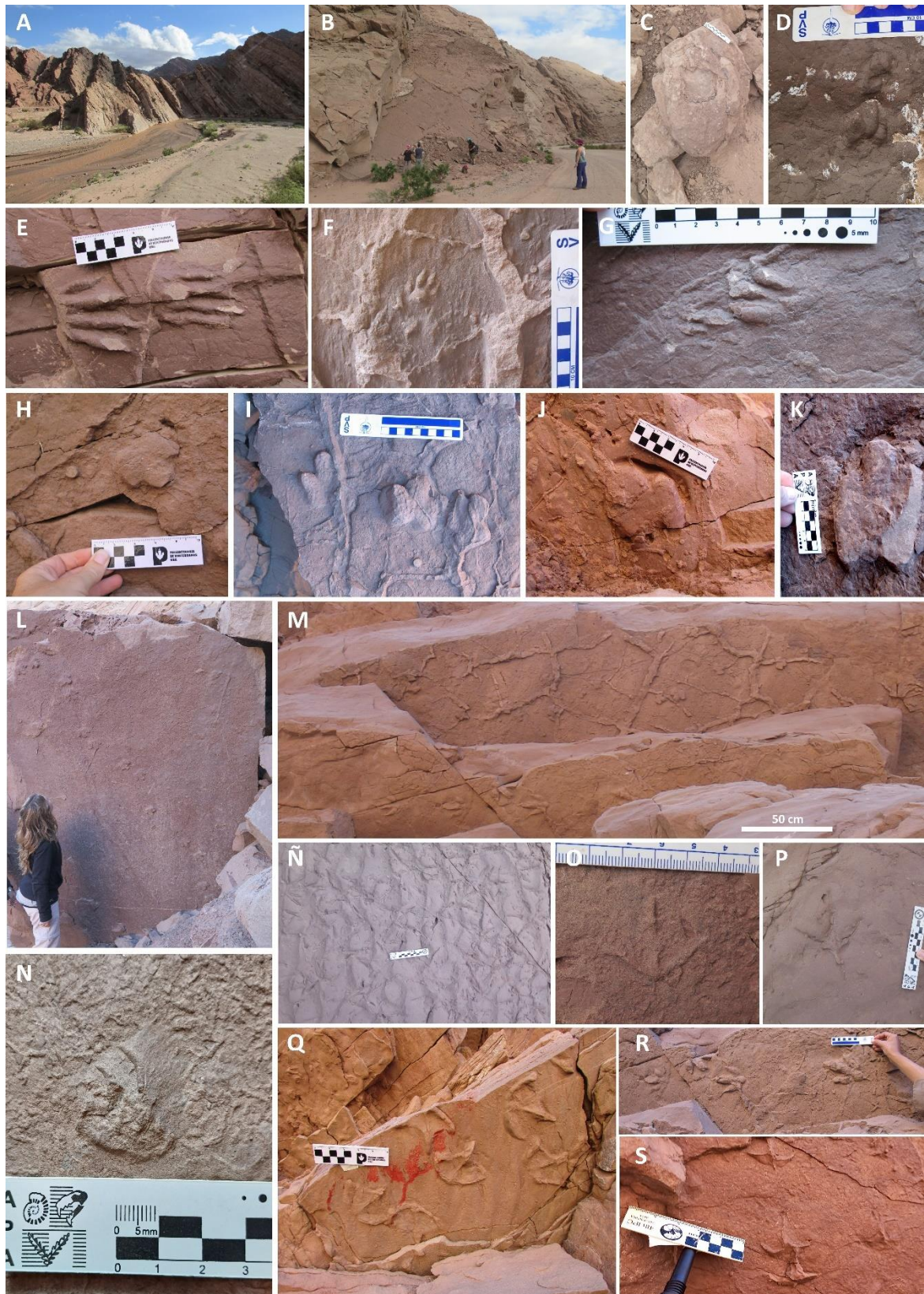


Figura 3.3. Icnodiversidad de tetrápodos de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya. **A.** Fotografía con vista de los afloramientos atravesados por el Río Vinchina en la Quebrada de la Troya. **B.** Ingreso a las superficies que portan huellas fósiles desde la Ruta Nacional 76. **C.** *Venatoripes riojanus*, molde natural de una huella aislada. **D.** *Pichipoda vizcainoi*, un set mano-pie preservado en epirrelieve cóncavo (De La Fuente *et al.*, 2025). **E.** *Tacheria troyana*, set

mano-pie preservado como hiporrelieve convexo (Krapovickas y Nasif, 2011). **F.** *Dolichotichnus marae*, huella aislada (mano) preservada como hiporrelieve convexo (De La Fuente *et al.*, 2025). **G.** *Tridactylonicha marsicanae*, set mano-pie preservado como hiporrelieve convexo (De La Fuente *et al.*, 2025). **H.** *Llastaya yesera*, pisada aislada conservada en hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2022). **I.** *Macrauchenichnus troyana*, pisadas aisladas preservadas en hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2022). **J.** *Macrauchenichnus rector* preservada en hiporrelieve convexo. **K.** *Macrauchenichnus* isp. preservada como hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2022). **L.** *Macrauchenichnus troyana*, rastrillada completa conservada en un bloque caído (Vera y Krapovickas, 2022). **M.** Vista en planta de una superficie de pisoteo donde se observan huellas producidas por macrauquénidos, toxodóntidos, dinómidos y aves cursoriales de gran tamaño. **N.** Huella aislada de un pequeño reptil lepidosauriforme preservada como como hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2024). **Ñ.** Vista en planta de una porción de una extensa superficie de pisoteo con múltiples huellas tetradáctilas de aves sobre ondulitas. **O.** *Aquatilavipes* isp., huella aislada preservada en hiporrelieve convexo. **P.** *Ardeipeda* isp., huella aislada preservada como epirelieve cóncavo. **Q.** *Phoenicopterichnum rector*, huellas preservadas como hiporrelieve convexo (Melchor *et al.*, 2012a). **R.** *Aramayoichnus* isp., rastrillada conservada como hiporrelieve convexo. **S.** cf. *Jindongornipes* isp., preservadas como hiporrelieve convexo.

- Quebrada del Yeso:

Otra importante localidad donde se expone la Formación Vinchina se ubica hacia el sur de San José de Vinchina, sobre la Quebrada del Yeso. Donde los niveles que hospedan huellas fósiles se agrupan en al menos una asociación de facies (Facies C) interpretada como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Las icnoasociaciones de mamíferos incluyen rastrilladas completas de perezosos terrestres de gran tamaño, abundantes huellas de notoungulados toxodóntidos y litopternos macrauquénidos (Fig. 3.4C-G). Por otra parte, la avifauna en asociación está representada por huellas de Ralliformes, Charadriiformes, Anseriformes y Phoenicopteriformes (Fig. 3.4H-M) (Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Farina *et al.*, 2019, 2025; Vera y Krapovickas, 2022). La composición de estas icnofaunas se resume en la Tabla 3.1.

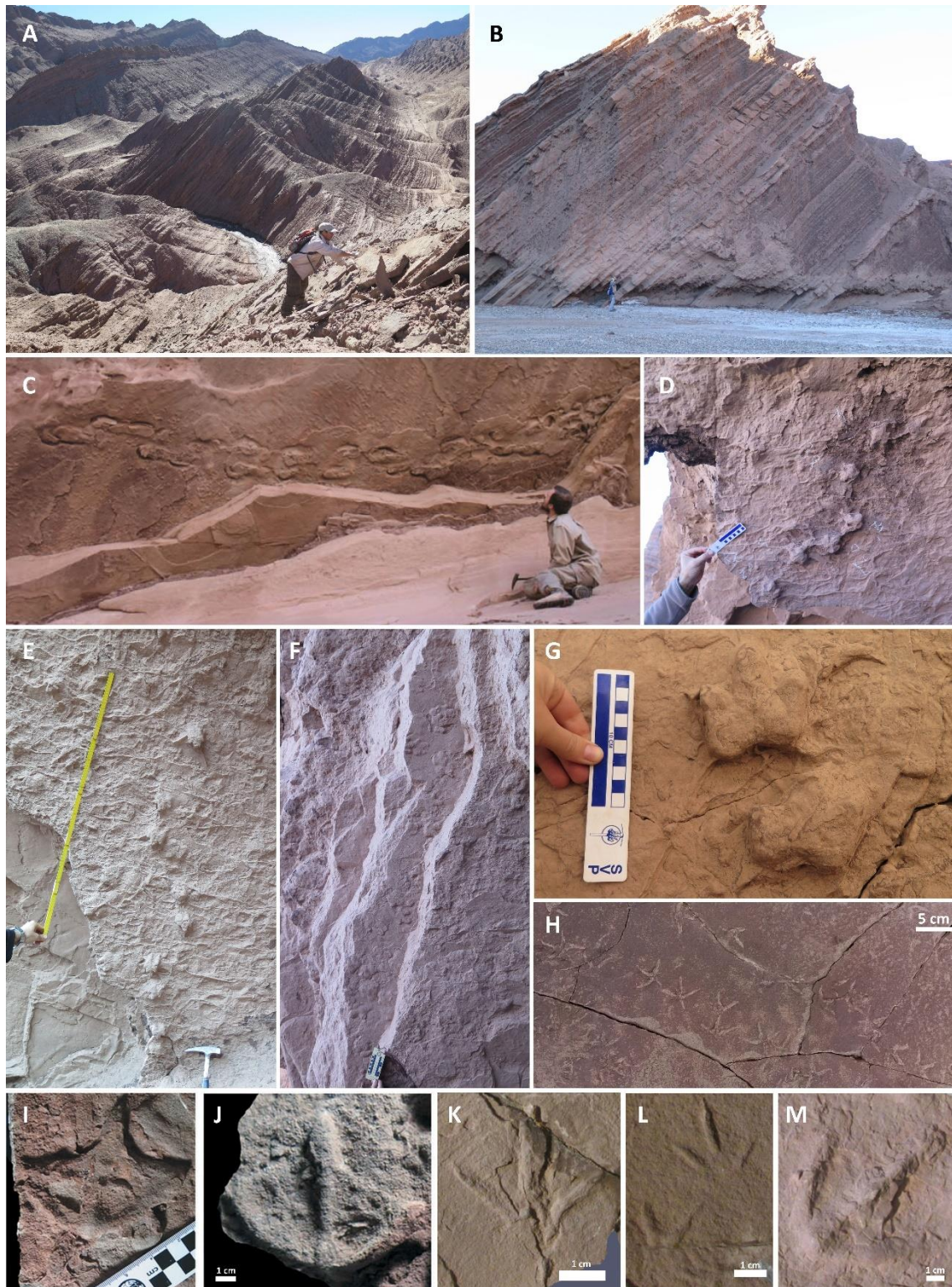


Figura 3.4. Icnodiversidad de tetrápodos, hasta ahora conocida, de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso. **A.** Fotografía con vista panorámica de los afloramientos lacustres en la Quebrada del Yeso. **B.** Vista general de los niveles que portan huellas. **C.** cf. *Venatoripes riojanus*, extensa rastrillada preservada como hiporrelieve convexo en la base de un estrato. **D.**, **E.** *Llastaya yesera*, rastrilladas preservadas como hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2022). **F.**, **G.** *Macrauchenichnus troyana*, múltiples huellas preservadas como hiporrelieve convexo (Vera y Krapovickas, 2022). **H.** *Gragliavipes gavenskii*, rastrilladas conservadas como hiporrelieve convexo (Farina et al., 2025). **I.** *Anatipeda* isp., pisada conservada como

hiporrelieve convexo (Farina *et al.*, 2019). **J.** *Phoenicopterichnum lucioi*, pisada conservada como hiporrelieve convexo (Farina *et al.*, 2019). **K.** Huella atribuida a Ralliformes conservada como hiporrelieve convexo (Farina *et al.*, en preparación). **L.** *Avipeda* isp., huellas preservadas en epirrelieve cóncavo (Farina *et al.*, 2019). **M.** Huella atribuida a Rehiformes huellas preservadas en epirrelieve cóncavo (Farina *et al.*, 2025).

- Quebrada Pedregal Negro:

Por último, más hacia el norte de la Quebrada de la Troya, se encuentra la Quebrada Pedregal Negro donde aflora la Formación Vinchina. Los estratos que portan icnofósiles corresponden al Miembro Inferior de la unidad y están interpretados como un sistema fluvial multicanal con un buen desarrollo de áreas intercanal (Schencman *et al.*, 2018). Este sistema, interpretado como anastomosado, está compuesto principalmente por canales de baja sinuosidad con migración lateral limitada y depósitos de planicie de inundación con abundantes *crevasse splays* (Schencman *et al.*, 2018; Krapovickas *et al.*, 2023a).

La icnoasociación de mamíferos en esta localidad está compuesta por pequeñas huellas asociadas a metaterios carnívoros, abundantes rastrilladas asignadas a grandes caviomorfos, pequeñas huellas correspondientes a marsupiales bípedos con una locomoción saltadora altamente especializada, e impresiones redondeadas asociadas a mamíferos de gran tamaño, posiblemente macrauquénidos (Krapovickas *et al.*, 2023a). Por otra parte, también se registraron huellas producidas por pequeñas tortugas de agua dulce, y pequeñas huellas tridáctilas de aves playeras. Las trazas de invertebrados en estos niveles están preservadas en niveles de pelitas con grietas de desecación de diversos tamaños, y están relacionadas con hábitos de alimentación y habitación, como *Palaeophycus tubularis* y *Taenidium barretti* (Krapovickas *et al.*, 2023a). La información completa se encuentra en la Tabla 3.1.

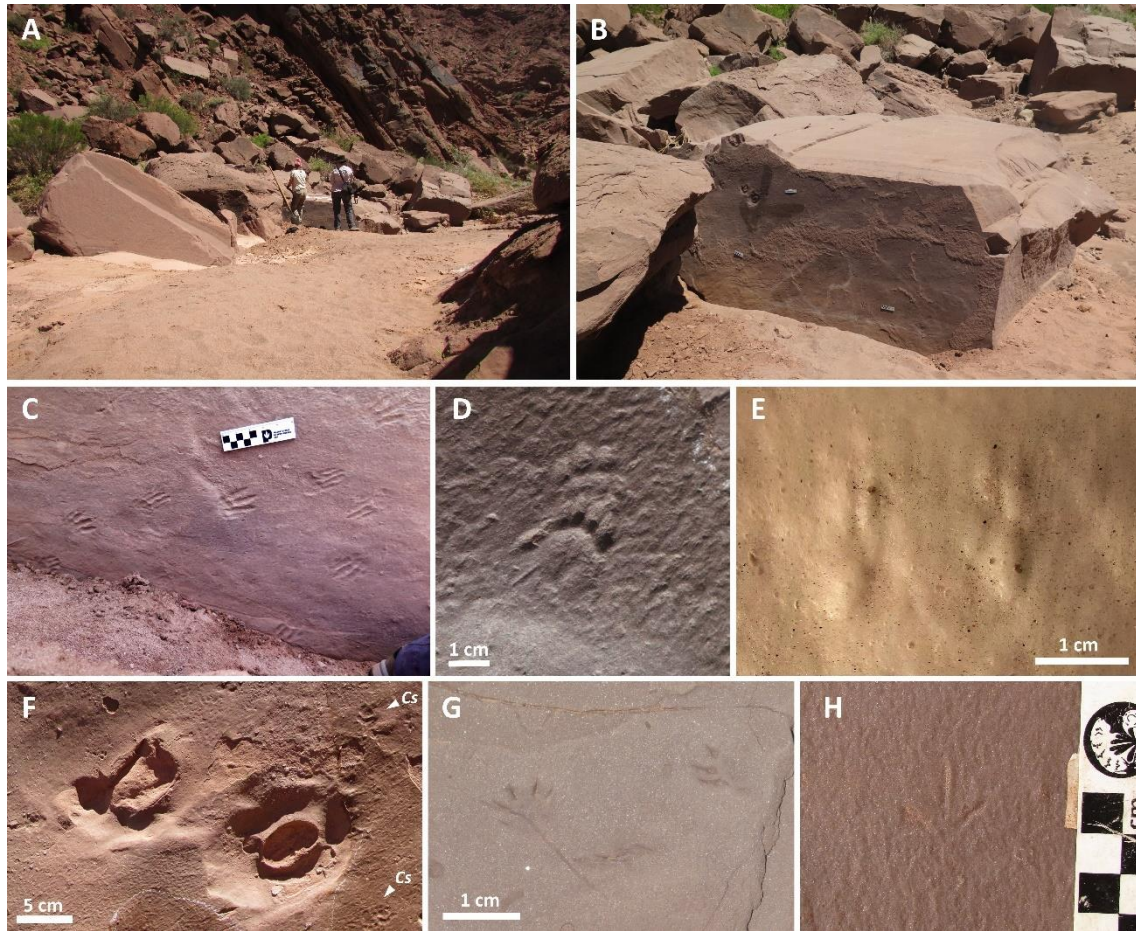


Figura 3.5. Icnodiversidad de huellas de tetrápodos conocida hasta el presente de la Formación Vinchina en la Quebrada Pedregal Negro. **A.** Vista general de la Formación Vinchina que aflora en los flancos de un río actual seco. **B.** Grandes bloques caídos donde se exponen superficies con pisadas fósiles. **C.** *Tacheria troyana*, porción de dos rastrilladas preservadas como epirrelieve cóncavo (Krapovickas *et al.*, 2023a). **D.** *Carnivoripeda sudamericana*, set mano-pie preservado como epirrelieve cóncavo (Krapovickas *et al.*, 2023a). **E.** Par de pies producidos por un argyrolágido (“Morfotipo A”) replicado en un molde de silicona (Krapovickas *et al.*, 2023a). **F.** “Estructuras ovales” probablemente producidas por un ungulado de mediano tamaño (Krapovickas *et al.*, 2023). **G.** cf. *Chelonipus torquatus*, huellas preservadas como epirrelieve cóncavo (Krapovickas *et al.*, 2023a). **H.** *Aviadactyla vialovi*, huella preservada como epirrelieve cóncavo (Krapovickas *et al.*, 2023a). Cs = *Carnivoripeda sudamericana*.

Diversidad icnotaxonómica de la Formación Vinchina			
Iconotaxón	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
“Morfotipo A”	Argyrolagidae (Metatheria)	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
<i>Carnivoripeda sudamericana</i>	Sparassodonta (Metatheria)	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
<i>Tacheria troyana</i>	Dinomyidae (Rodentia)	Qda. de la Troya Qda. Pedregal Negro	Krapovickas y Nasif, 2011; Krapovickas <i>et al.</i> , 2018, 2023a
<i>Dolichotichnus marae</i>	Caviidae (Rodentia)	Qda. de la Troya	De La Fuente <i>et al.</i> , 2025
<i>Pichipoda vizcainoi</i>	Dasypodidae (Xenarthra)	Qda. de la Troya	De La Fuente <i>et al.</i> , 2025
<i>Venatoripes riojanus</i> (actualmente <i>nomen</i>)	Pilosa (Xenarthra)	Qda. de la Troya Qda. del Yeso	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009

<i>dubium</i> según Abbassi et al., 2024)			
<i>Tridactylonicha marsicanae</i>	Typotheria (Meridiungulata)	Qda. de la Troya	De La Fuente <i>et al.</i> , 2025
<i>Macrauchenichnus troyana</i>	Macraucheniiidae (Meridiungulata)	Qda. de la Troya	Vera y Krapovickas, 2022
<i>Macrauchenichnus</i> isp.	Macraucheniiidae (Meridiungulata)	Qda. de la Troya	Vera y Krapovickas, 2022
<i>Llastaya yesera</i>	Toxodontidae (Meridiungulata)	Qda. de la Troya Qda. del Yeso	Vera y Krapovickas, 2022
“Morfotipo B”	cf. Meridiungulata	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
Huellas de Reptiles			
cf. <i>Chelonipus torquatus</i>	Chelidae o Podocnemididae (Testudinata)	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
“pequeño lepidosaurio”	Lepidosauria	Qda. de la Troya	Vera y Krapovickas, 2024
Huellas de Aves			
Cf. <i>Aquatilavipes</i>	Indeterminado	Qda. de la Troya	Farina <i>et al.</i> , 2025
<i>Ardeipeda</i> isp.	Ciconiiformes	Qda. de la troya	Valencia <i>et al.</i> , 2024
<i>Avipeda</i> isp.	Charadriiformes, quizás Familia Scolopacidae o Charadriidae	Qda. del Yeso	Bonaparte, 1965
Cf. <i>Jindonornipes</i> isp.	Indeterminado	Qda. de la troya	Farina <i>et al.</i> , 2025
Morfotipo Ralliformes	Rallidae	Qda. del Yeso	Bonaparte, 1965; Farina <i>et al.</i> , 2025
<i>Gragliavipes gavenski</i>	Pelicaniformes	Qda. del Yeso	Farina <i>et al.</i> , 2025
<i>Anatipeda</i> isp.	Anatidae	Qda. del Yeso	Farina <i>et al.</i> , 2019
<i>Aviadactyla vialovi</i>	Charadriiformes	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
<i>Gruipeda</i> isp.	Charadriiformes	Qda. de la Troya	Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Farina <i>et al.</i> , 2019
<i>Phoenicopterichnum rector</i>	Phoenicopteriformes	Qda. del Yeso	Melchor <i>et al.</i> , 2012; Farina <i>et al.</i> , 2019
<i>Phoenicopterichnum lucioi</i>	Phoenicopteriformes	Qda. del Yeso	Farina <i>et al.</i> , 2019
<i>Phoenicopterichnum vinchinaensis</i>	Phoenicopteriformes	Qda. del Yeso	Farina <i>et al.</i> , 2019
Grandes huellas tridáctilas	Rheiformes	Qda. de la Troya Qda. del Yeso	Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Farina <i>et al.</i> , 2019; Vera y Krapovickas, 2022
Trazas de Invertebrados			
<i>Palaeophycus tubularis</i>	Arthropoda	Qda. Pedregal Negro	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
<i>Taenidium barretti</i>	Diversos invertebrados	Qda. Pedregal Negro Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2023a
<i>Rusophycus</i> isp.	Arthropoda	Qda. de la Troya	Melchor <i>et al.</i> , 2012
<i>Lockeia siliquaria</i>	Bivalvia (Mollusca)	Qda. de la Troya	Melchor <i>et al.</i> , 2012
<i>Capayanichnus vinchinensis</i>	Decapoda (Arthropoda)	Qda. de la Troya	Melchor <i>et al.</i> , 2010

Tabla 3.1. Diversidad icnofaunística de la Formación Vinchina.

3.2. Formación Toro Negro

La Formación Toro Negro es una unidad, también depositada en la Cuenca de Vinchina (ver Sección 3.1.), que se encuentra suprayacente a la Formación Vinchina mediante una discordancia erosiva (Turner, 1964). Además, cuenta con un espesor de aproximadamente 2500 m y está dividida en dos miembros: Inferior y Superior (Turner, 1964; Ramos, 1970; Amidon *et al.*, 2016).

El Miembro inferior está compuesto principalmente por areniscas, pelitas y brechas intraformacionales pelíticas, con niveles tobáceos característicos y escasos

conglomerados extraformacionales. Estos depósitos reflejan una sedimentación en sistemas fluviales anastomosados y entrelazados, lagos someros evaporíticos y ambientes de interacción fluvio-eólica, desarrollados bajo condiciones áridas a semiáridas (Limarino *et al.*, 2001; Tripaldi *et al.*, 2001; Ciccioli, 2008). La presencia de grietas de desecación, óndulas de adhesión y láminas de yeso indican fluctuaciones hídricas, mientras que las estructuras sedimentarias sugieren episodios de alta descarga en flujos efímeros no confinados (Limarino *et al.*, 2001; Tripaldi *et al.*, 2001). Por otro lado, en el Miembro superior predominan los conglomerados, con intercalaciones de areniscas, limolitas y niveles tobáceos finos, depositados en sistemas fluviales entrelazados y pedemontanos con predominio de corrientes (Ciccioli, 2008). La sedimentación culmina con los depósitos de abanicos aluviales de la Formación El Corral (Limarino *et al.*, 2001; Tripaldi *et al.*, 2001; Ciccioli, 2008).

Las edades obtenidas por medio de dataciones por U-Pb en circones detríticos y volcánicos de la Formación Toro Negro sugieren una edad de depositación de entre 6,9 y 2,3 Ma (Amidon *et al.*, 2016). Es decir, indicando una edad del Mioceno Tardío a Pleistoceno Temprano (Mesiniense-Gelasiense).

Contenido fósil

El Miembro inferior de la Formación Toro Negro, en la Quebrada de La Troya, contiene relativamente un abundante registro de fósiles corpóreos, el cual ha incrementado exponencialmente en los últimos años. Este incluye restos asignados a cingulados dasipódidos y gliptodóntidos, perezosos terrestres (megaterios y milodóntidos), roedores abrocómidos y dolicotiinos, litopternos proterotéridos y notoungulados hegetotéridos (Ramos, 1970; De Iuliis *et al.*, 2004; Rodríguez-Brizuela y Tauber, 2006; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2025). Entre los restos fósiles de aves, se han identificado grandes especies de aves voladoras carnívoras, carroñeras y especies cursoriales herbívoras de gran tamaño (Tambussi *et al.*, 2021). Recientemente, en el sitio de Quebrada de Las Torrecillas, se describieron nuevos materiales asignados a dasipódidos (Brandoni *et al.*, 2023).

En esta unidad, también se ha identificado una diversa icnofauna preservada en un único plano expuesto de un bloque caído y fracturado, correspondiente a la base de un depósito que se formó justo por encima de la superficie de pisoteo original (Fig. 3.6A) (Krapovickas *et al.*, 2009). Esta icnofauna, registrada en la parte superior de barras arenosas dentro de un sistema fluvial anastomosado, está compuesta principalmente por huellas fósiles de tetrápodos de diversa afinidad taxonómica, con escasas trazas de invertebrados (Krapovickas *et al.*, 2009). Dentro de esta icnoasociación, se han identificado huellas fósiles con preservaciones de alta calidad que han permitido discernir distintas afinidades biológicas. Entre ellos, se reconocen rastrilladas de perezosos terrestres de mediano y pequeño tamaño, así como de cingulados dasipódidos y roedores cávidos (Fig. 3.6D-E) (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025). También se registran huellas de grandes litopternos macrauquénidos (Fig. 3.6F) y una abundante concentración de huellas monodáctilas producidas por proterotéridos (Fig. 3.6D) (Krapovickas *et al.*, 2009; Vera *et al.*, 2025). Además, se han

identificado huellas de aves paseriformes, aves costeras y grandes aves cursoriales (Fig. 3.6G). En cuanto a las trazas de invertebrados, se documenta la presencia de *Helminthopsis hieroglyphica* (Krapovickas *et al.*, 2009). Toda la información se resume en la Tabla 3.2.



Figura 3.6. Icnodiversidad de tetrápodos de la Formación Toro Negro en la Quebrada Pedregal Negro **A.** Fotografía con vista general de la Formación Toro Negro, en donde se halló un gran bloque caído con una superficie expuesta portadora de huellas fósiles preservadas en hiporrelieve convexo. **B.** Vista en planta del bloque con rastrilladas reconocidas como *Venatoripes riojanus* y *Macrauchenichnus rector* sobreimpuestas por múltiples pisadas ovales (Krapovickas *et al.*, 2009; Vera *et al.*, 2025). **C.** Rastrillada compuesta por huellas arriñonadas de tamaño medio (Krapovickas *et al.*, 2009). **D.** Porción de la superficie con rastrilladas de *Dolichotichnus marae* y huellas ovales, en asociación con huellas de aves pequeñas (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025). **E.** *Pichipoda manganae*, preservada junto con grandes grietas de desecación (De La Fuente *et al.*, 2025). **F.** *Macrauchenichnus rector* (Krapovickas *et al.*, 2009). **G.** Huellas gráciles anisodáctilas producidas por aves (Krapovickas *et al.*, 2009). Vr = *Venatoripes riojanus*, Mr = *Macrauchenichnus rector*, Fs = *Fuscinapeda sirin*, Dm = *Dolichotichnus marae*, Oa = *Okana andina*, Pm = *Pichipoda manganae*.

Diversidad icnotaxonómica de la Formación Toro Negro			
Ícnotáxon	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
<i>Dolichotichnus marae</i>	Caviidae (Rodentia)	Qda. de la Troya	De La Fuente <i>et al.</i> , 2025
<i>Pichipoda manganae</i>	Dasypodidae (Xenarthra)	Qda. de la Troya	De La Fuente <i>et al.</i> , 2025

<i>Venatoripes riojanus</i> (actualmente <i>nomen dubium</i> según Abbassi et al., 2024)	Pilosa (Xenarthra)	Qda. de la Troya Qda. Del Yeso	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
“huellas arriñonadas”	Pilosa (Xenarthra)	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<i>Macrauchenichnus rector</i>	Macraucheniidae (Meridiungulata)	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
“huellas ovales” <i>Okana andina</i>	Proteroteriidae (Meridiungulata)	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009; Vera <i>et al.</i> , 2025
Huellas de Aves			
“huellas gráciles anisodáctilas”	Passeriformes	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<i>Fuscinapeda sirin</i>	Charadriiformes	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
Grandes huellas tridáctilas	Rheiformes	Qda. de la Troya	Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Farina <i>et al.</i> , 2019; De La Fuente <i>et al.</i> , 2025
Trazas de Invertebrados			
<i>Helminthopsis hieroglyphica</i>	Invertebrados depositívoros	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<i>Palaeophycus tubularis</i>	Vermiformes	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<i>Scoyenia gracilis</i>	Arthropoda	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009
<i>Taenidium barretti</i>	Arthropoda	Qda. de la Troya	Krapovickas <i>et al.</i> , 2009

Tabla 3.2. Diversidad icnofaunística de la Formación Toro Negro.

3.3. Formación Huayquerías

El sitio Huayquerías del Este es un reconocido yacimiento paleontológico del centro-oeste de Argentina, ubicado al sureste de la ciudad de Tunuyán (Fig. 3.7), en la provincia de Mendoza. Estos afloramientos, que abarcan desde el Neógeno hasta el Cuaternario, se caracterizan por su abundante y destacado contenido fosilífero (Kraglievich, 1934; Yrigoyen, 1993), lo que convierte al sitio en un área clave para el estudio de los cambios faunísticos en América del Sur y su relación con el Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1986). Su sucesión estratigráfica está compuesta por depósitos predominantemente monótonos epiclásticos sinorogénicos que se desarrollaron bajo condiciones climáticas áridas a semiáridas (Forasiepi, 2015; Garrido *et al.*, 2017).



Figura 3.7. Ubicación geográfica del sitio Huayquerías del Este, en las proximidades de la ciudad de Tunuyán, donde aflora la Formación Huayquerías que porta las pisadas fósiles analizados en esta tesis. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

Los afloramientos de la Formación Huayquerías tienen un espesor aproximado de 200 m y están compuestos predominantemente por areniscas masivas de color gris parduzco, con intercalaciones de lutitas rojizas y horizontes tobáceos ocasionales (Dessanti, 1946; Marshall *et al.*, 1986). La Formación Huayquerías se depositó en un ambiente aluvial con aporte sedimentario predominantemente occidental, caracterizado por sistemas fluviales entrelazados y extensas llanuras de inundación fangosas, con intercalaciones de depósitos eólicos que se tornan más frecuentes hacia la parte superior de la unidad (Forasiepi, 2015; Garrido *et al.*, 2017; Romano *et al.*, 2023).

En las Huayquerías del Este aflora la Formación Huayquerías, que registra la asociación faunística de mamíferos que define la Edad Mamífero Huayqueriense (Simpson, 1940). Por encima de esta unidad se encuentra la Formación Tunuyán, la cual incluye una asociación faunística de mamíferos que ha sido interpretada previamente como transicional entre las faunas de las Edades Mamífero Huayqueriense y Montehermosense (Kraglievich, 1934; Rusconi, 1939). Y suprayacente a ambas unidades se encuentra la Formación Bajada Grande, que ha proporcionado un número reducido de vertebrados fósiles, en su mayoría correspondientes al Cuaternario (Yrigoyen, 1993).

Según los datos geocronológicos, la unidad ha sido dividida en dos secciones: una inferior ($> \sim 6,2$ Ma) y otra superior ($< \sim 6,2$ Ma) (Romano *et al.*, 2023). Basándose en tasas de sedimentación, se ha estimado una edad de aproximadamente 8 Ma para los niveles inferiores de la unidad. Asimismo, el contacto entre la Formación Huayquerías y la suprayacente Formación Tunuyán se ha determinado a partir del análisis de las tasas de sedimentación y dataciones radiométricas que varían entre 5,7 y $< 5,2$ Ma (Romano *et al.*, 2023).

Contenido fósil de vertebrados

La mayor concentración de restos fósiles dentro de la unidad se localiza en su sección superior. La asociación faunística incluye gliptodóntidos y dasipódidos (Cingulata); y megatéridos (Folivora); octodóntidos, dolicotiinos y chinchilloídidos (Rodentia). Entre los ungulados nativos documentados se han identificado hegetotéridos, paquirruquinos, mesotéridos y toxodóntidos (Notoungulata), así como macrauquénidos y proterotéridos indeterminados (Litopterna). Otros componentes de la fauna fósil del sitio comprenden representantes de Procyonidae (Carnivora), restos de serpientes del grupo Boidae (Serpentes), quelonios (Testudinidae) y aves (Forasiepi *et al.*, 2016; Vera y Ercoli, 2018; Cerdeño *et al.*, 2023; Romano *et al.*, 2023).

En la sección superior de la Formación Huayquerías, particularmente en la localidad de Río Seco Ojo de Agua, también se han identificado niveles portadores de huellas de

mamíferos (Romano *et al.*, 2023). En este sitio, se reconoce una icnoasociación preservada sobre una superficie de, al menos, 35 metros de extensión, actualmente expuesta en el lecho de un cauce seco de un río moderno (Vera *et al.*, 2025). Dichas pisadas fósiles se encuentran en la parte superior de un depósito compuesto por limolitas laminadas. La asociación icnológica registrada incluye una extensa rastrillada atribuida a perezosos terrestres de gran tamaño (Fig. 3.8A), pisadas de litopternos macrauquénidos y proterotéridos. A pocos metros y por encima en la sucesión estratigráfica, se identificaron dos niveles portadores de icnofósiles, casi continuos, en la base de depósitos arenosos de grano fino. En estos niveles se preservan huellas asignadas a notoungulados toxodóntidos y litopternos macrauquénidos (Fig. 3.8A-E), en asociación a pequeñas impresiones producidas probablemente por un pequeño mamífero (Fig. 3.8E) aún no identificado en este trabajo. En la tabla 3.3. se ilustra la información completa.

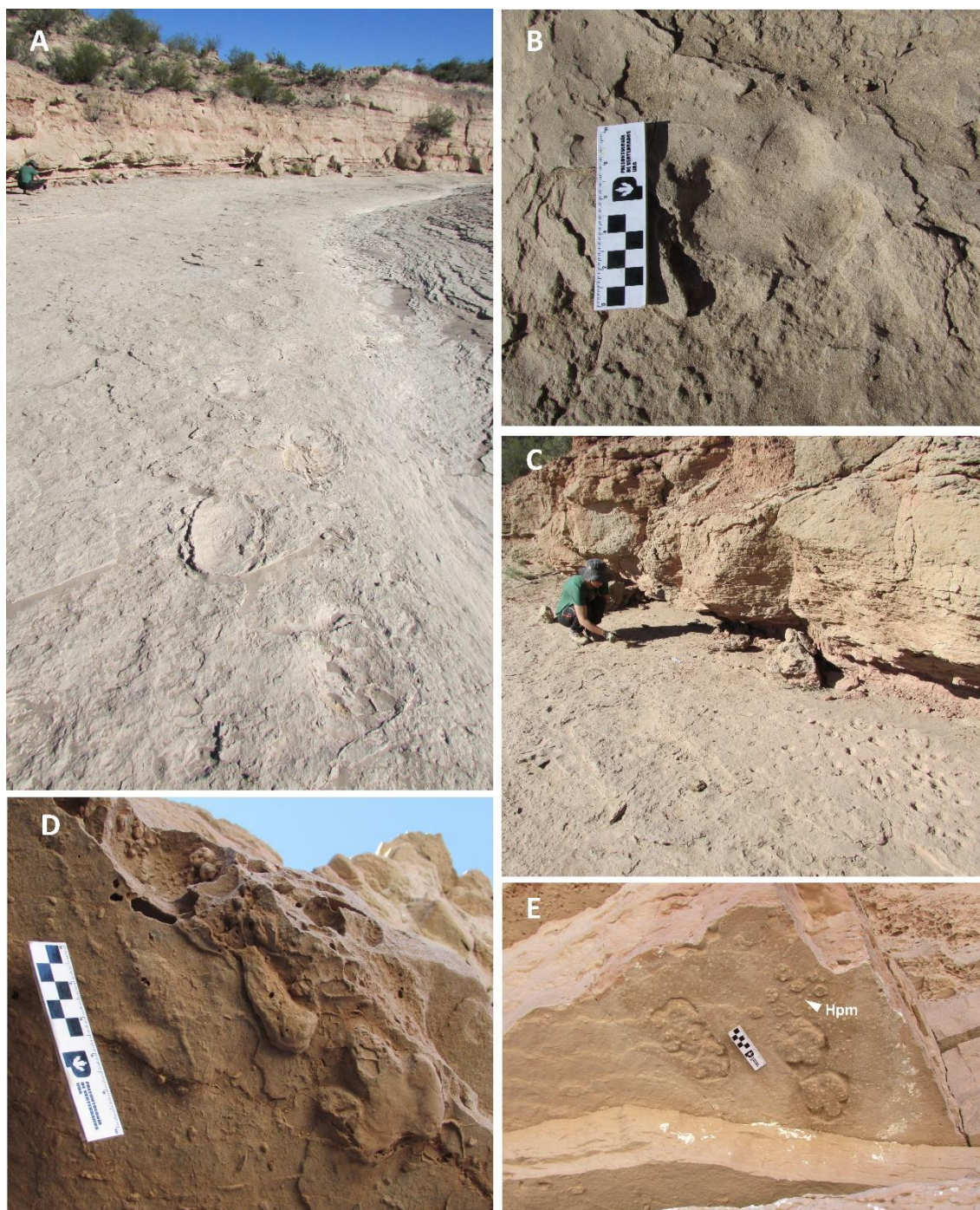


Figura 3.8. Icnodiversidad de tetrápodos en la Formación Huayquerías, en el sitio Río Seco Ojo de Agua. **A.** cf. *Venatoripes riojanus*, extensa rastrillada conservada sobre el lecho de un río moderno como un epirrelieve cóncavo (Romano *et al.*, 2023). **B.** *Macrauchenichnus troyana*, también preservada como epirrelieve cóncavo en el mismo nivel (Romano *et al.*, 2023). **C.** A unos pocos metros, una concentración de abundantes huellas ovales, llamadas *Okana andina* (Romano *et al.*, 2023; Vera *et al.*, 2025). **D.** cf. *Macrauchenichnus troyana*, preservada como hiporrelieve convexo en la base de un nivel superior (Romano *et al.*, 2023). **E.** *Macrauchenichnus troyana*, en asociación con pequeñas huellas circulares conservadas como hiporrelieve convexo en la base de otro nivel ubicado por encima del anterior (Romano *et al.*, 2023). Hpm = Huellas de pequeños mamíferos.

Iconotaxón	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
<i>cf. Venatoripes riojanus</i> (actualmente <i>nomen dubium</i> según Abbassi et al., 2024)	Pilosa (Xenarthra)	Río Seco Ojo de Agua	Romano <i>et al.</i> , 2023
<i>Macrauchenichnus troyana</i>	Macraucheniidae (Meridiungulata)	Río Seco Ojo de Agua	Romano <i>et al.</i> , 2023
“huellas ovales” <i>Okana andina</i>	Proteroteriidae (Meridiungulata)	Río Seco Ojo de Agua	Romano <i>et al.</i> , 2023; Vera <i>et al.</i> , 2025
<i>Llastaya yesera</i>	Toxodontidae (Meridiungulata)	Río Seco Ojo de Agua	Romano <i>et al.</i> , 2023
“pequeñas huellas tetradáctilas”	Indeterminado	Río Seco Ojo de Agua	Romano <i>et al.</i> , 2023

Tabla 3.3. Diversidad icnofaunística de la Formación Huayquerías.

3.4. Formación Chiquimil

En la provincia de Catamarca, dentro de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas Noroccidentales, se desarrolla una secuencia sedimentaria neógena que alcanza más de 3000 m de espesor (Marshall y Patterson, 1981). Esta unidad es ampliamente reconocida por contener una abundante y diversa fauna fósil de vertebrados (Marshall y Patterson, 1981). En el sector norte, el Valle de Santa María se extiende a lo largo de las provincias de Salta, Tucumán y Catamarca. Esta depresión tectónica, presenta una extensión superior a los 100 km de largo y un ancho que varía entre 20 y 30 km. Sus límites geográficos están definidos por las Cumbres Calchaquíes y el sistema del Aconquija al este, mientras que al oeste se encuentran la Sierra de El Cajón o Quilmes (Bossi *et al.*, 2001). La mayor parte de los fósiles de vertebrados hallados en la región proviene de unidades asignadas al Grupo Santa María (GSM) (Mioceno-Plioceno), una sucesión de rocas continentales clásticas depositadas entre aproximadamente 10 y 3 Ma (Bossi y Palma, 1982; Bossi *et al.*, 1987; Latorre *et al.*, 1997; Bossi y Muruaga, 2009; Spagnuolo *et al.*, 2015). Los afloramientos del GSM se distribuyen en diversas localidades de las provincias de Tucumán y Catamarca, y constituyen uno de los registros más relevantes del Neógeno en el noroeste argentino. Esta unidad ha sido ampliamente muestreada en términos geocronológicos y ha proporcionado una notable abundancia y diversidad de restos fósiles, convirtiéndose en un referente para los estudios bioestratigráficos y paleoambientales de la región (Latorre *et al.*, 1997).

Además de los afloramientos dentro del valle de Santa María en Catamarca, algunas unidades del GSM han sido documentadas en zonas aledañas, como el valle de Villa Vil (cuenca Hualfín-Belén), al sur y suroeste de la sierra de Hualfín-Las Cuevas (cuenca Villavil-Quillay) (Bossi *et al.*, 1987, 2001; Bossi y Muruaga, 2009; Bonini *et al.*, 2017; Armella y Bonini, 2020, entre otros). No obstante, la evolución sedimentaria de estas unidades no habría ocurrido de manera simultánea ni con el mismo ritmo de acumulación en todas las áreas (Georgieff *et al.*, 2017; Herrera y Esteban, 2017). Las investigaciones más recientes plantean que distintos procesos deformacionales dieron lugar a la formación de cuencas tectosedimentarias diferenciadas en regiones próximas, lo que sugiere que la correlación de unidades litoestratigráficas y la

interpretación de procesos deben abordarse con un control cronoestratigráfico más preciso (Georgieff *et al.*, 2017).

Actualmente, se han identificado seis unidades dentro del GSM en el valle de Santa María, ordenadas desde la base hasta el techo de la columna estratigráfica: formaciones San José (Mioceno Medio), Las Arcas (Mioceno Medio), Chiquimil (Mioceno Tardío), Andalhuala (Mioceno Tardío) y Corral Quemado (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) (Bossi y Palma, 1982; Bossi *et al.*, 1987, 2001). La base de esta sucesión sedimentaria reposa sobre una superficie de penillanura formada sobre rocas del basamento cristalino, compuestas por unidades ígneas y metamórficas de edad precámbrica (Bossi *et al.*, 2001; Georgieff *et al.*, 2017).

Formación Chiquimil

En el valle de Santa María, la Formación Chiquimil presenta un espesor que disminuye progresivamente de sur a norte y exhibe una composición diferenciada a lo largo de su columna estratigráfica (Bossi y Muruaga, 2009). La secuencia consiste en una sucesión de areniscas medias a finas, limolitas y arcilitas, con conglomerados y evaporitas (principalmente yeso) subordinados, de colores amarillentos, verdosos y pardos claros (Franco *et al.*, 2014). En la sección basal predominan depósitos lacustres de tonalidades verde-amarillentas, mientras que la parte superior se caracteriza por la presencia de depósitos fluviales arenosos y conglomeráticos, con desarrollo de depósitos de *sabkha* (Ibañez, 2001).

Los depósitos de la Formación Chiquimil han sido interpretados como producto de sistemas fluviales entrelazados donde predominaba la carga arenosa, de baja a moderada sinuosidad, los cuales evolucionaron hacia un sistema lacustre predominantemente clástico (Ibañez, 2001). Sin embargo, en el sector norte del valle se ha registrado el desarrollo de ambientes lacustres marginales, evidenciado por la presencia de playas con oolitos en transición hacia depósitos de *sabkha* continental, donde se observan acumulaciones de yeso y halita, típicas de condiciones áridas y de elevada salinidad (Georgieff *et al.*, 2017). En contraposición, el sector sur del valle muestra la intercalación de facies conglomeráticas atribuibles a sistemas de abanicos aluviales (Georgieff *et al.*, 2017).

Los afloramientos que contienen huellas fósiles corresponden a los niveles inferiores de la Formación Chiquimil, ubicados a 132 m sobre la base de la unidad (Armella *et al.*, 2025). Estos afloramientos se encuentran expuestos a lo largo de un sendero turístico que conduce al sitio conocido como Cima del Castillo, situado a 4,4 km al este de la localidad de Santa María, Catamarca, con un acceso sencillo desde la ciudad (Fig. 3.9) (Dr. Pablo Ortiz, comunicación personal, abril de 2023). Las pisadas fósiles se encuentran en estratos de areniscas finas interpretados como facies de llanura de inundación de un sistema fluvial areno-gravoso con desarrollo de barras gravosas moderadamente sinuoso y corresponden a impresiones tridáctilas asignadas a cf. *Macrauchenichnus troyana*, atribuibles a macrauquénidos (Armella *et al.*, 2025).

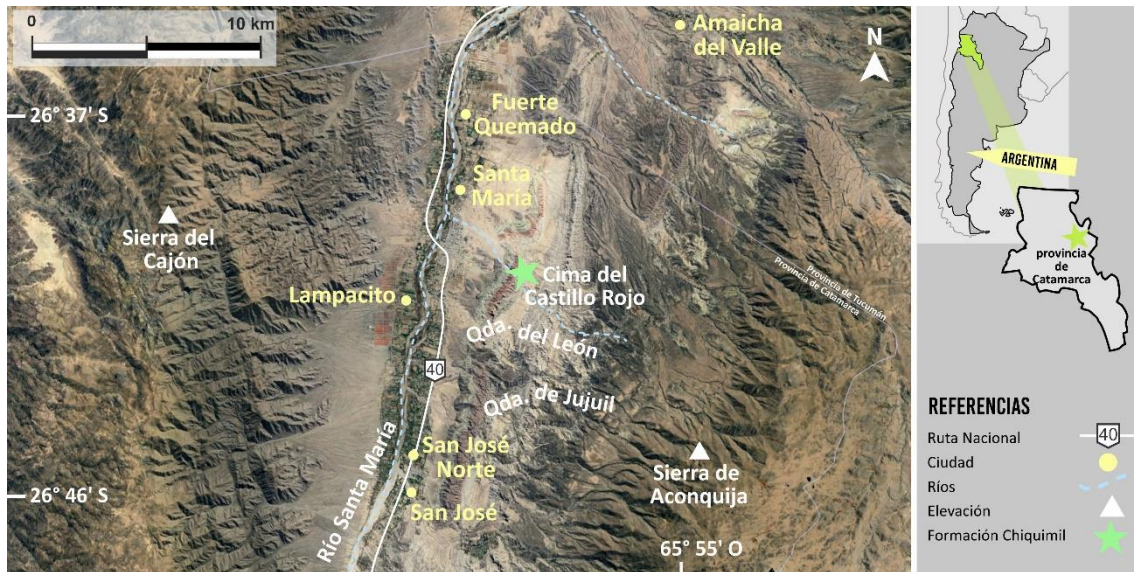


Figura 3.9. Ubicación geográfica del sitio donde fue hallada la rastrillada correspondiente a niveles de la Formación Chiquimil, en las proximidades de la ciudad de Santa María, en Catamarca. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

En cuanto a la edad de los niveles que contienen pisadas fósiles, esta ha sido estimada a partir de dataciones obtenidas en niveles equivalentes de la Formación Chiquimil en las proximidades de la Quebrada de Jujuil, con un valor de $6,88 \pm 0,06$ Ma (Georgieff *et al.*, 2017; Armella *et al.*, 2025).

Contenido fósil

Esta secuencia sedimentaria contiene un registro fósil significativo, con una notable diversidad de invertebrados, incluyendo moluscos, gastrópodos, y palinomorfos (Ibañez, 2001). Destaca, asimismo, la abundancia y diversidad de vertebrados fósiles en la Quebrada de Jujuil, documentada en múltiples estudios (ej.: Marshall y Patterson, 1981; Madozzo-Jaén, 2017; Nasif *et al.*, 2019).

El registro de vertebrados de la Formación Chiquimil en el Valle de Santa María es particularmente diverso, con una elevada riqueza taxonómica. Se han identificado representantes de Xenarthra (Marshall y Patterson, 1981; Nasif *et al.*, 2019), notoungulados mesotéridos, constituyendo los únicos representantes conocidos de ungulados nativos sudamericanos en esta región (Armella y Bonini, 2020), caviomorfos dinómidos (Marshall y Patterson, 1981; Madozzo-Jaén, 2017) y testudines (Marshall y Patterson, 1981).

En contraste con la riqueza del registro osteológico, la evidencia icnológica en la Formación Chiquimil es escasa, y hasta el momento se ha documentado una única y extensa rastrillada, hallada por turistas en el sendero que conduce a Cima del Castillo Rojo (Fig. 3.10). Las pisadas fósiles, asignadas a cf. *Macrauchenichnus troyana*, se registran en niveles inferiores a aquellos portadores de restos óseos (Armella *et al.*, 2025).

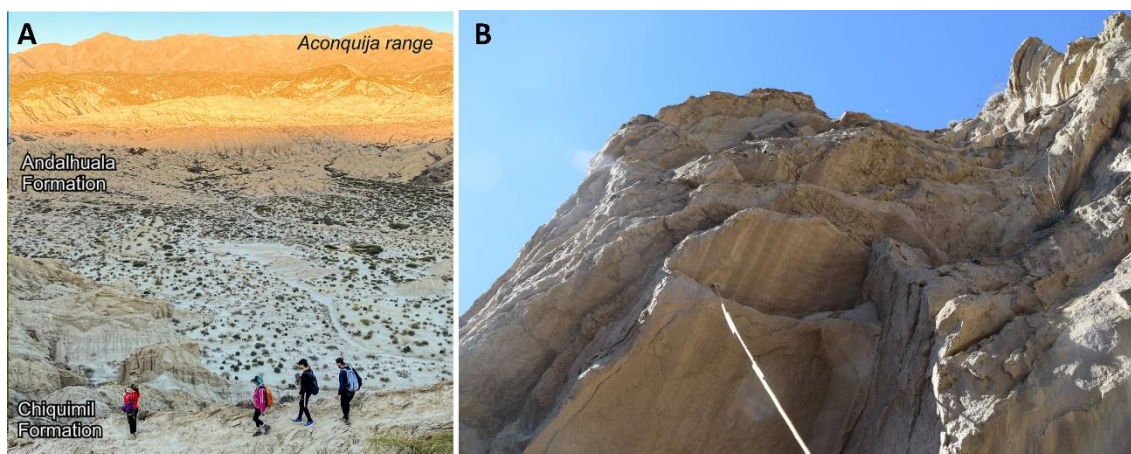


Figura 3.10. Afloramientos de la Formación Chiquimil en la provincia de Catamarca. **A.** Vista general del sector oriental del Valle de Santa María, tomada desde un punto cercano al sitio donde se registraron las huellas fósiles (tomado de Armella *et al.*, 2025). **B.** Rastrillada extensa preservada en la base de un estrato, observada desde el sendero turístico (Foto gentileza de Dr. Pablo Ortiz).

3.5. Formación Andalhuala

Breve descripción de la Cuenca Villavil-Quillay

La cuenca Villavil-Quillay se localiza en la provincia de Catamarca, dentro de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas Noroccidentales (Bonini *et al.*, 2017). Está delimitada al norte por la Sierra de Hualfín y la Sierra de las Cuevas, al este por el Complejo Volcánico Farallón Negro y el Cerro Pampa, Sierras de Belén al sur, y Cerro El Durazno al este (Bonini *et al.*, 2017). En esta región aflora una espesa sucesión sedimentaria neógena de más de 3000 m, compuesta por depósitos clásticos, volcanoclásticos y piroclásticos, que registran una compleja historia tectosedimentaria. Inicialmente, esta secuencia fue interpretada como parte de una única unidad mayor, la cuenca Santa María-Hualfín, que abarcaba los depósitos del Valle de Santa María (VSM) y del área de Puerta de Corral Quemado (PCQ) incluyendo localidades como Corral Quemado, Villa Vil, San Fernando Norte y las laderas occidentales del cerro Pampa (Bossi y Palma, 1982; Bossi *et al.*, 1987).

Los depósitos sedimentarios neógenos en esta región son litoestratigráficamente equivalentes a los del VSM, originalmente descritos y agrupados bajo el nombre de Grupo Santa María (Galván y Ruiz Huidobro, 1965; Bossi *et al.*, 1987). No obstante, dataciones radioisotópicas de alta resolución han revelado discrepancias en la ubicación estratigráfica de los niveles datados entre el VSM y el área de PCQ (Butler *et al.*, 1984; Bossi *et al.*, 1987; Sasso, 1997; Strecker *et al.*, 2007; Spagnuolo *et al.*, 2015; Bonini *et al.*, 2017; Georgieff *et al.*, 2017), indicando que los depósitos de VSM son más jóvenes que los de PCQ. Esta diferencia cronoestratigráfica, junto con evidencias estructurales y sedimentológicas, permitió reinterpretar ambas regiones como cuencas independientes, designándose a la región occidental como cuenca Villavil-Quillay (Georgieff *et al.*, 2012, 2017; Spagnuolo *et al.*, 2013, 2015; Bonini *et al.*, 2017).

Formación Andalhuala

La Formación Andalhuala, originalmente descrita en el Valle de Santa María, fue luego reconocida en la región de Puerta de Corral Quemado (Bossi *et al.*, 1987) y más tarde correlacionada con otras localidades de la Cuenca Villavil-Quillay (Bossi y Muruaga, 2009). En esta cuenca, aflora de forma extensa, constituyendo una de las unidades más representativas tanto en espesor como en extensión areal dentro de las cuencas sedimentarias neógenas del norte de Catamarca (Bonini *et al.*, 2017).

El área más estudiada hasta ahora se ubica en la localidad San Fernando Norte, en el centro de la cuenca, donde la unidad está compuesta predominantemente por facies arenosas con estratificación cruzada en artesa, estructuras lenticulares y estructuras ondulíticas, intercaladas con limolitas masivas o laminadas y capas de toba (Bonini *et al.*, 2017). Estas características han sido interpretadas como representativas de un sistema fluvial entrelazado con cauces arenosos permanentes, que evoluciona hacia canales menores y finalmente hacia un campo de dunas eólicas, lo que sugiere un cambio progresivo hacia condiciones climáticas más áridas (Bonini *et al.*, 2017). Estructuras secundarias como rizoconcreciones, calcretes y grietas de desecación se identificaron en estos afloramientos, reforzando la interpretación de un entorno con fases recurrentes de exposición subaérea (Bonini *et al.*, 2017).

La Formación Andalhuala ha sido interpretada como una sucesión originada en un sistema sedimentario condicionado por una progresiva aridificación. Con base en estudios sedimentológicos y el análisis de asociaciones de facies, se propone que esta unidad se desarrolló inicialmente en el marco de un sistema fluvial entrelazado permanente con aporte arenoso, el cual evolucionó hacia un sistema con canales más restringidos y, finalmente, hacia ambientes dominados por dunas eólicas. Esta transición refleja un cambio gradual hacia condiciones climáticas más secas (Bonini *et al.*, 2017). En los niveles superiores, se observan depósitos canalizados de baja energía y bajo relieve, acompañados por calcretes, depósitos de loess y arenas eólicas que sobreyacen a sedimentos fluviales conglomerádicos y arenas gruesas. Estas últimas indican procesos de flujo hiperconcentrado o de tipo mantiforme, propios de ambientes con baja disponibilidad de agua superficial (Bossi y Muruaga, 2009; Bonini *et al.*, 2017).

Los niveles tobáceos son frecuentes dentro de la Formación Andalhuala, los cuales mayormente han sido muestreados para dataciones radioisotópicas. Uno de los más destacados es la denominada “Tefra del Puerto”, que aflora en las cercanías de Puerta de Corral Quemado. Este nivel ha sido atribuido por algunos autores a la sección inferior de la formación (Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981; Bossi y Palma, 1982; Bossi *et al.*, 1987), mientras que otras interpretaciones lo consideran como el límite entre las formaciones Chiquimil y Andalhuala (Bossi y Muruaga, 2009; Esteban *et al.*, 2014). Las dataciones obtenidas para esta toba en Puerta de Corral Quemado indican una edad de $7,14 \pm 0,02$ Ma para el límite entre ambas formaciones (Latorre *et al.*, 1997).

Contenido fósil

La presencia de restos de árboles *in situ* asociados a paleosuelos bien desarrollados (vertisoles) con rizoconcreciones y calcretas, junto con fósiles de grandes herbívoros y mirmecófagos, así como una arquitectura fluvial consistente con ríos permanentes, sugiere que el clima en el momento de depositación era más húmedo que el actual (Latorre *et al.*, 1997; Bossi y Muruaga, 2009). Estos indicadores permiten inferir la existencia de un paisaje dominado por sabanas de gramíneas (probablemente vegetación C₃; Latorre *et al.*, 1997), con árboles dispersos y bosques en galería a lo largo de los cursos de agua (Bossi y Muruaga, 2009).

En cuanto al contenido fósil, esta unidad constituye uno de los registros más ricos en vertebrados fósiles del Grupo Santa María. Se han hallado restos de aves, reptiles y una gran diversidad de mamíferos, incluyendo dasipódidos, pampatéridos, gliptodóntidos, megatéridos, macrauquénidos, proterotéridos, toxodóntidos, hegetotéridos, abrocómidos y cávidos, entre otros (Esteban y Nasif, 2003; Bonini *et al.*, 2021).

A diferencia del abundante y diverso registro de restos óseos, el registro icnológico de tetrápodos en la Formación Andalhuala ha permanecido prácticamente inexplorado. Hasta el momento, la única evidencia conocida proviene de un hallazgo reciente realizado por un equipo de arqueólogos durante tareas de prospección en un sitio arqueológico ubicado entre las localidades de Barranca Larga y Villa Vil, en las proximidades de la laguna efímera Cotagua (Vera *et al.*, 2023a; Vera *et al.*, 2025), en el sector más septentrional de la Cuenca Villavil-Quillay (Fig. 3.11).

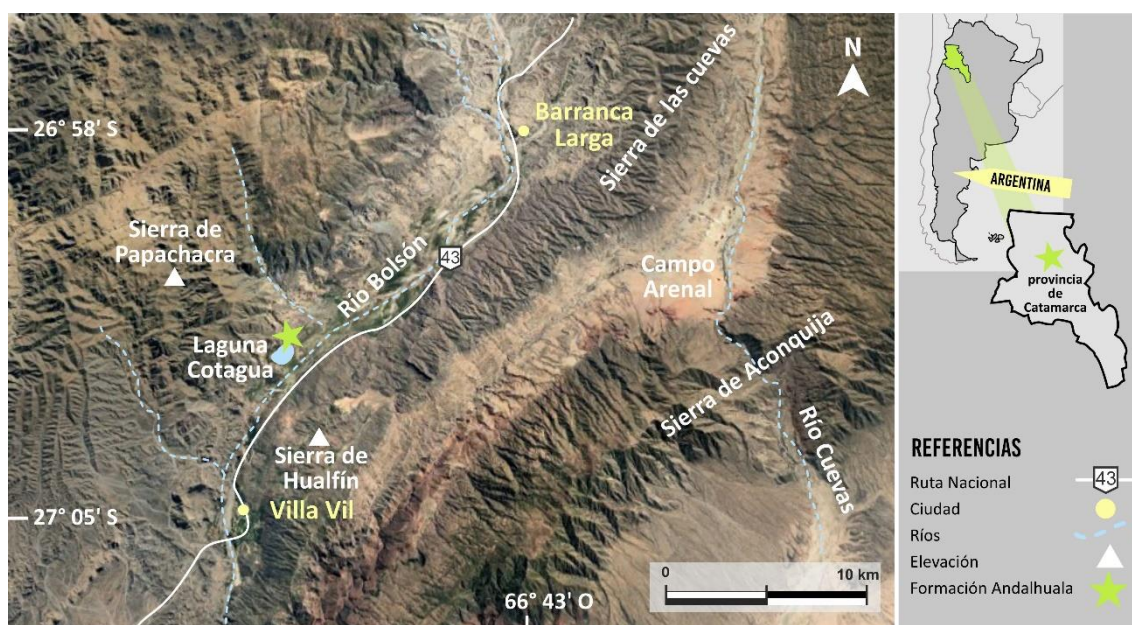


Figura 3.11. Ubicación geográfica del sitio donde se hallaron bloques caídos con huellas fósiles preservadas, a orillas de la laguna Cotagua, donde afloran depósitos de la Formación Andalhuala, en las proximidades de las localidades de Villa Vil y Barranca Larga (provincia de Catamarca). Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

En una visita posterior al área, se identificaron varios bloques desprendidos que conservan superficies originales de pisoteo (Fig. 3.12). A partir de las observaciones directas en el campo, se determinó que estos bloques provienen de niveles de la sección inferior de la unidad, ubicados inmediatamente por encima del nivel tobáceo identificado como la “Tefra del Puerto”. Las impresiones preservadas en los distintos bloques incluyen rastrilladas atribuibles a macrauquénidos (Fig. 3.12C-D), asociadas a múltiples huellas elongadas de morfología pentadáctila a tetradáctila, las cuales corresponderían a un registro hasta ahora no documentado de prociónidos de gran tamaño (Fig. 3.12E). Asimismo, se identificaron largas rastrilladas de morfología rodentiforme aún no determinadas (Fig. 3.12F), pequeñas huellas subcirculares sin asignación taxonómica precisa, y trazas correspondientes a invertebrados (Fig.3.12G).



Figura 3.12. Icnodiversidad de tetrápodos registrada en la Formación Andahuayla, en el sitio de Laguna Cotagua, cercano a las localidades de Villa Vil y Barranca Larga, provincia de Catamarca. **A.** Fotografía con vista panorámica de los afloramientos desde la Ruta Provincial 43. **B.** Detalle de la unidad de procedencia de los bloques que contienen icnofósiles, donde se destaca un conspicuo nivel tobáceo prominente, interpretado posiblemente como la “Tefra del Puerto”. **C.**

Vista general de un gran bloque desprendido que presenta una superficie portadora de huellas fósiles, preservadas en forma de epirrelieve cóncavo, situado inmediatamente sobre el mencionado nivel tobáceo. **D.** *Macrauchenichnus* isp. (Vera *et al.*, 2023b; Vera *et al.*, 2025). **E.** Set de huellas pentadáctilas. **F.** Rastrillada extensa de huellas rodentiformes asociadas a trazas de invertebrados, preservadas en otro bloque caído. **G.** Pequeñas huellas redondeadas indeterminadas. *Tb* = *Taenidium barretti*, *Pt* = *Palaeophycus tubularis*.

Diversidad icnotaxonómica de la Formación Andalhuala			
Iconotaxón	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
<i>Macrauchenichnus</i> isp.	Macraucheniiidae (Meridiungulata)	Laguna Cotagua	Vera <i>et al.</i> , 2023b; Vera <i>et al.</i> , 2025
“huellas tetra a pentadáctilas”	Procyonidae? (Carnivora)	Laguna Cotagua	-
“huellas rodentiformes”	Rodentia	Laguna Cotagua	-
“pequeñas huellas redondeadas”	Indeterminado	Laguna Cotagua	-
Trazas de Invertebrados			
<i>Taenidium barretti</i>	Arthropoda	Laguna Cotagua	-
<i>Palaeophycus tubularis</i>	Arthropoda	Laguna Cotagua	-

Tabla 3.4. Diversidad icnofaunística de la Formación Andalhuala.

3.6. Formación Rodeo

Breve descripción de la Cuenca Rodeo-Iglesia

La Cuenca Rodeo-Iglesia constituye un importante depocentro sedimentario neógeno, desarrollado en el contexto de una evolución tectónica que combina etapas de extensión inicial con posteriores fases de compresión asociadas al régimen andino (Furque, 1979; Jordan *et al.*, 1993, 1997). Esta cuenca se ubica en el noroeste de la provincia de San Juan, limitada al este por el flanco occidental de la Precordillera y al oeste por la Cordillera Frontal. Los afloramientos del valle intermontano que la componen configuran un depocentro continental de morfología elipsoidal, con un espesor sedimentario de aproximadamente 3500 metros y una extensión estimada de 70 km de longitud por 35 km de ancho (Beer *et al.*, 1990).

El relleno sedimentario neógeno de la Cuenca Rodeo-Iglesia se apoya sobre metasedimentitas ordovícicas correspondientes a la Formación Yerba Loca y ha sido subdividido en diversas unidades litoestratigráficas (Gagliardo *et al.*, 2001; Alonso, 2011). La más antigua es la Formación Valle del Cura, constituida por paquetes de conglomerados, areniscas tobáceas y tobas de edad eocena, que afloran principalmente en el valle homónimo (Malizia *et al.*, 1997; Limarino *et al.*, 1999). Le sigue la Formación Cuesta del Viento, integrada por brechas monomícticas masivas y depósitos fango-arenosos con participación piroclástica, asignada al Mioceno temprano (Suriano *et al.*, 2011). Por encima se desarrolla la Formación Rodeo, caracterizada por una potente sucesión continental con importante participación volcanoclástica (Furque, 1979). Finalmente, la columna sedimentaria se completa con depósitos de edad cuaternaria (Alonso, 2011).

Formación Rodeo

La Formación Rodeo está constituida por una espesa sucesión de ignimbritas, areniscas volcánicas, pelitas de tonalidades blanquecinas a anaranjadas y conglomerados polimícticos. Esta unidad ha sido subdividida en dos miembros equivalentes: Lomas del Campanario y Las Flores (Furque, 1979; Alonso, 2011; Suriano *et al.*, 2015).

El Miembro Lomas del Campanario, de posición inferior, está compuesto por depósitos estrechamente vinculados al volcanismo, representados en la zona de Cuesta del Viento por espesos niveles con abundante material piroclástico y evidencias de retrabajo fluvial. El Miembro Las Flores, que ocupa la parte superior de la unidad, está conformado por una alternancia de conglomerados, areniscas y pelitas depositadas en ambientes fluviales, lacustres y evaporíticos, que se suceden hasta el tope de la formación (Alonso, 2011; Suriano *et al.*, 2011).

La historia paleoambiental de la Formación Rodeo está marcada por la interacción de procesos fluviales y volcánicos (Alonso, 2011). En particular, en la parte inferior del Miembro Las Flores, afloran depósitos interpretados como correspondientes a un ambiente de *playa lake*. En uno de los sectores mejor expuestos dentro del área de Cuesta del Viento, se desarrolla la sucesión más espesa de fangolitas, areniscas finas y niveles ocasionales de margas identificada en toda el área de estudio. Estos depósitos se acumularon en un ambiente de barreal, caracterizado por la alternancia de planicies fangosas y barras de desembocadura en retroceso (Alonso, 2011).

Diversas dataciones realizadas en la Formación Rodeo indican una edad comprendida entre el Mioceno medio y el Plioceno (Beer *et al.*, 1990; Jordan *et al.*, 1993; Re *et al.*, 2003; Alonso, 2011). En particular, dataciones por trazas de fisión en circones obtenidas en la base de la unidad arrojaron edades entre 9,6 y 6,6 Ma (Johnson *et al.*, 1987).

Contenido fósil

En cuanto al registro fósil preservado en los afloramientos de la Cuenca Rodeo-Iglesia, este es sumamente escaso y poco explorado. En el área de Cuesta del Viento se han identificado pocos restos de troncos silicificados de hasta 0,25 m de diámetro, asociados a niveles edáficos con delgadas acumulaciones carbonosas (Alonso, 2011). Estas características sugieren que la fosilización se habría producido bajo condiciones reductoras en un medio anóxico, lo que favoreció la preservación del material vegetal (Ruskin y Jordan, 2007).

Respecto al registro de vertebrados, hasta el presente sólo se ha recuperado un fragmento rostral con restos de incisivos centrales reconocido como un tipotérido, específicamente *Pseudotypotherium* (Alonso, 2011). Este hallazgo representa no sólo el único registro de este grupo en la cuenca, sino también el primer indicio documentado de vertebrados fósiles en general para esta región (Alonso, 2011).

Las huellas fósiles analizadas en esta tesis fueron halladas a escasa distancia del Lago Cuesta del Viento, a lo largo de la Ruta Nacional 150 que conecta las localidades de Rodeo y San José de Jáchal (Fig. 3.13). En este sector, la Formación Rodeo aflora con

notable potencia, lo que permite una buena accesibilidad y exposición de los niveles portadores de huellas, ubicados en la parte inferior del Miembro Las Flores. Este hallazgo, atribuible a litopternos macrauquénidos (Fig. 3.14), constituye hasta el momento el único registro conocido de pisadas de tetrápodos para la Cuenca Rodeo-Iglesia.



Figura 3.13. Ubicación geográfica del sitio donde se halló una superficie expuesta con huellas fósiles preservadas perteneciente a depósitos de la Formación Rodeo, en las proximidades de la localidad de Rodeo, en el sector norte de provincia de San Juan. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).



Figura 3.14. La Formación Rodeo en la provincia de San Juan. **A.** Vista general de la Formación Rodeo desde la Ruta Nacional 150. **B.** Nivel portador de las huellas fósiles. **C.** Dos rastrilladas (indicadas con flechas blancas) preservadas en la base expuesta de un estrato. **D.** Vista de una huella individual.

3.7. Formación Río Negro

Breve descripción de la Cuenca del Colorado

La Cuenca del Colorado, desarrollada en la parte sur de la Llanura Chacopampeana y extendida tierra adentro por las provincias de Buenos Aires, Río Negro y La Pampa, es una cuenca aulacogénica que abarca aproximadamente 120.000 km², de los cuales el 90% corresponde a la plataforma y el talud continental del Mar Argentino (Fryklund *et al.*, 1996; Juan *et al.*, 1996; Gerster *et al.*, 2011). Limita al norte con los altos de Ventana y Tandil, y al sur con el alto de Rawson, prolongación del macizo Norpatagónico que la separa de la Cuenca de Rawson. La cuenca presenta una disposición perpendicular a la costa y se halla segmentada en tres depocentros principales, separados por fallas de transferencia (Gerster *et al.*, 2011).

Su evolución tectónica se relaciona con distintos episodios de extensión y subsidencia vinculados a la ruptura de Gondwana y la apertura del océano Atlántico sur, durante el Jurásico Medio y el Cretácico Temprano. El basamento está conformado por rocas paleozoicas del Devónico, del Carbonífero Superior–Pérmico inferior, equivalentes al

Grupo Ventana, reconocidas en sondeos offshore y aflorantes en las Sierras Australes (Faulkner, 2000).

Estratigráficamente, se reconocen tres grandes secuencias: una secuencia de rift continental del Jurásico Medio en depocentros limitados por fallas; una etapa de subsidencia postrift marina y regional durante el Cretácico; y una secuencia de margen pasivo marino abierto durante el Mioceno (Gerster *et al.*, 2011).

Dentro de su relleno cenozoico, desde el Paleoceno tardío se acumularon las sucesiones pelíticas y piroclásticas correspondientes a las formaciones Ombucta y Elvira. Posteriormente, una ingesión marina ocurrida durante el Mioceno medio dio origen a la Formación Barranca Final, que constituye el sustrato inmediato de la Formación Río Negro (Andreis, 1965). Finalmente, el registro más moderno incluye gravas fluviales plioceno-holocenas, los “Rodados Patagónicos”, depósitos eólicos de loess y arenas, y sedimentos marino-marginales (Fryklund *et al.*, 1996; Gerster *et al.*, 2011).

Formación Río Negro

La Formación Río Negro forma parte del relleno sedimentario de la Cuenca del Colorado y aflora ampliamente en el sector norte de la Patagonia septentrional, entre los valles de los ríos Colorado y Negro, extendiéndose desde los piedemontes andinos hasta la costa del océano Atlántico (Andreis, 1965; Folguera y Zárate, 2009).

Con un espesor máximo de aproximadamente 65 m, la Formación Río Negro ha sido dividida informalmente en tres miembros: el inferior de origen continental, un miembro medio de carácter marino y un miembro superior nuevamente continental (Angulo y Casamiquela, 1982; Zavala y Freije, 2000). Esta división estratigráfica puede observarse claramente en los acantilados costeros del Golfo San Matías, en la provincia de Río Negro, y en la costa del sur de Buenos Aires.

El miembro inferior, cuya base no está expuesta, alcanza un espesor máximo cercano a los 4 m, y está conformado por areniscas con estratificación cruzada de origen eólico (Zavala y Freije, 2000). Por encima, el miembro medio, con un espesor de hasta 10 m, registra una ingesión marina procedente del océano Atlántico, responsable de la acumulación de arenas finas y pelitas con abundante contenido fósil (Zavala y Freije, 2000). Finalmente, el miembro superior, de más de 50 m de espesor, se compone de depósitos arenosos de origen eólico y fluvial, con intercalaciones pelíticas, tobáceas y horizontes de paleosuelos (Zavala y Freije, 2000; Umazano *et al.*, 2010).

La Formación Río Negro registra una sucesión de paleoambientes continentales y marinos someros, reflejando un ciclo transgresivo-regresivo que tuvo lugar durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano. A partir de numerosos estudios sedimentológicos, estratigráficos e icnológicos (Zavala y Freije, 2000; Umazano *et al.*, 2010; Carmona *et al.*, 2012), se reconocen tres grandes asociaciones paleoambientales correspondientes a los tres miembros informalmente definidos para esta unidad.

El miembro inferior está compuesto por depósitos de origen continental, donde predominan areniscas con estratificación cruzada de gran escala originados por acción eólica. Estas facies representan antiguos campos de dunas desarrollados bajo condiciones áridas o semiáridas, con evidencia de áreas de interduna temporalmente húmedas, evidenciadas por la presencia de niveles pelíticos localizados. Estos rasgos sugieren la existencia de un sistema de dunas activo intercalado con zonas más estables, eventualmente afectadas por la presencia de agua subterránea o escorrentía episódica (Zavala y Freije, 2000, 2001).

El miembro medio es interpretado como un ambiente marino somero, asociado a la transgresión marina conocida como "Entrerriense", ocurrida durante el Tortoniano (Zavala y Freije, 2001). Está compuesto principalmente por arenas finas y pelitas que contienen abundantes restos fósiles de invertebrados marinos. Estas facies han sido interpretadas como depósitos de plataforma somera y marismas, con fuerte influencia de procesos mareales (Carmona *et al.*, 2012). En este contexto, se ha reconocido la presencia de estructuras sedimentarias inducidas por matas microbianas (MISS), las cuales indican el desarrollo de planicies intermareales con condiciones de baja energía, donde estas pudieron estabilizar el sustrato y favorecer la preservación de huellas fósiles (Carmona *et al.*, 2012).

Finalmente, el miembro superior sugiere un retorno a condiciones continentales, caracterizadas por una alternancia de depósitos eólicos y fluviales. Este intervalo está compuesto por areniscas con estructuras de corriente, niveles pelíticos, paleosuelos desarrollados y niveles tobáceos (Zavala y Freije, 2000, 2001; Melchor *et al.*, 2015; Rojas-Manríquez *et al.*, 2024). Las facies indican la interacción de sistemas fluviales entrelazados, con actividad eólica secundaria y episodios de estabilidad subaérea que permitieron la formación de paleosuelos (Umazano *et al.*, 2010). La transición entre el miembro marino medio y el continental superior es variable: en algunas localidades se presenta como un contacto netamente erosivo, mientras que en otras aparece una sucesión heterolítica con facies intermareales bien preservadas. Estos rasgos sugieren que la paleocosta no fue uniforme durante la regresión, sino que presentaba una morfología compleja, compuesta por sectores expuestos a la erosión (como espigas o barras litorales) y áreas más protegidas, posiblemente ensenadas, donde las condiciones permitieron la preservación de depósitos intermareales (Zavala y Freije, 2000, 2001).

La Formación Río Negro se ha asignado al intervalo Mioceno tardío–Plioceno temprano, en base a dataciones radiométricas y al registro de mamíferos fósiles (Zinsmeister *et al.*, 1981; Alberdi *et al.*, 1997). La edad del miembro marino medio ha sido inferida a partir de su correlación con la Formación Puerto Madryn, que aflora en la provincia de Chubut, la cual presenta edades K–Ar entre $9,56 \pm 0,3$ Ma y $9,11 \pm 0,1$ Ma obtenidas de una capa tobácea ubicada en su parte superior (Zinsmeister *et al.*, 1981), y una edad de $10,0 \pm 0,03$ Ma basada en dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sobre bivalvos fósiles (Scasso *et al.*, 2001). Por su parte, el intervalo superior del miembro superior de

la Formación Río Negro ha sido datado en $4,41 \pm 0,5$ Ma mediante trazas de fisión en vidrio riolítico (Alberdi *et al.*, 1997).

Contenido fósil

El registro icnológico de la Formación Río Negro se caracteriza por una notable diversidad y abundancia de icnofósiles de tetrápodos e invertebrados, excepcionalmente preservados, que han sido identificados en todos los miembros de la unidad en distintos afloramientos distribuidos a lo largo de los acantilados costeros del noreste de la Patagonia y en la desembocadura del Río Negro (Casamiquela, 1974; Aramayo, 2007; Carmona *et al.*, 2012; Melchor *et al.*, 2013). Los estudios más detallados se han centrado en los niveles superiores del miembro medio, asociados a subambientes de transición (Carmona *et al.*, 2012), y en el miembro superior, se ha identificado una diversa icnofauna en depósitos correspondientes a diversos sistemas fluviales y lacustres con subambientes de interduna (Rojas-Manriquez *et al.*, 2024).

La icnofauna de vertebrados está representada principalmente por huellas de mamíferos y aves, así como por madrigueras construidas probablemente por vertebrados excavadores. Las icnoasociaciones identificadas en estos depósitos incluyen extensas rastrilladas de grandes mamíferos como megaterios (Casamiquela, 1974; Aramayo, 2007; Melchor *et al.*, 2015), excavaciones meniscadas atribuidas a pichiciegos (Melchor *et al.*, 2013, 2015), huellas de litopternos macraquénidos, ungulados indeterminados y cávidos hidrocoéridos (Aramayo, 2007; Citton *et al.*, 2022; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024); así como pisadas asignadas tentativamente a tilacoscípidos (Aramayo, 2007). Las huellas de aves presentan una alta diversidad morfológica, e incluyen extensas rastrilladas asignadas a fororrácidos (Melchor *et al.*, 2023), huellas producidas flamencos y pisadas similares a las de las garzas (Aramayo, 2007; Citton *et al.*, 2022; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). A su vez, se han identificado diversos tipos de trazas de invertebrados, como estructuras de reposo y escape de bivalvos, galerías simples horizontales y verticales, galerías meniscadas, y, por otro lado, rizolitos calcáreos subverticales (Zavala y Freije, 2000; Carmona *et al.*, 2012; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). La composición de estas icnofaunas se resume de forma generalizada en la Tabla 3.5.

En el marco del presente trabajo, se estudiaron huellas fósiles tridáctilas y subcirculares preservadas en bloques caídos provenientes probablemente del miembro superior, ubicados en las inmediaciones de los afloramientos que se disponen a lo largo de los acantilados costeros marinos, próximos a los balnearios El Cóndor y La Lobería, en la costa atlántica de la provincia de Río Negro. Este material fue tomado de las publicaciones disponibles (Angulo y Casamiquela, 1982; Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024).

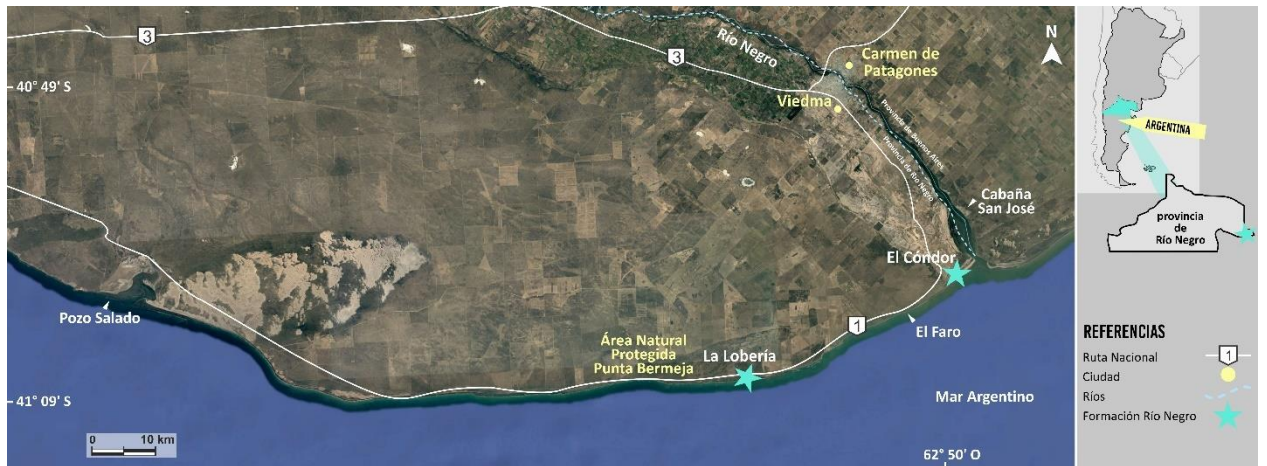


Figura 3.15. Ubicación geográfica de las localidades donde se han registrado pisadas fósiles preservadas en los afloramientos de la Formación Río Negro, distribuidos a lo largo de los acantilados costeros. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

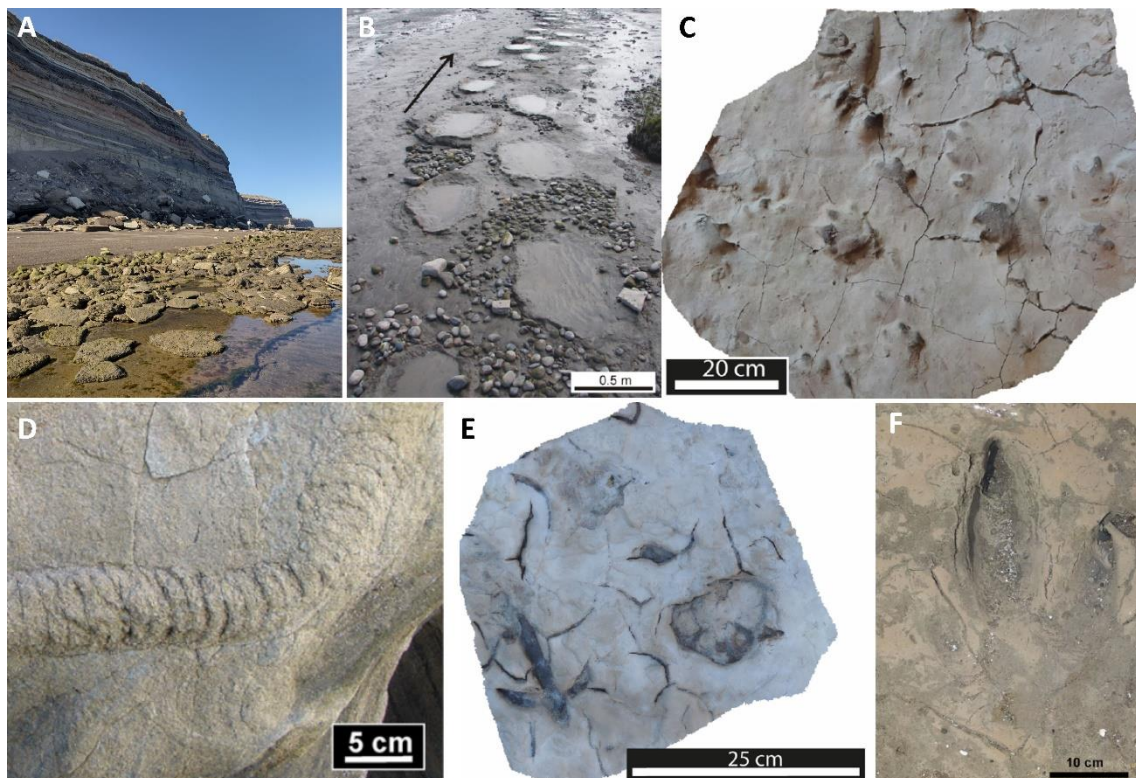


Figura 3.16. Algunos representantes de la icnodiversidad de tetrápodos registrada en la Formación Río Negro, en la provincia de Río Negro. **A.** Fotografía con vista de los afloramientos desde la costa atlántica. **B.** *Megatherichnum oportoi*, extensa rastrillada preservada en los afloramientos de la Formación Río Negro que se ubican en el sitio Cabaña San José (tomado de Melchor *et al.*, 2015). **C.** *Porcellusignum conculcator*, numerosas huellas en un bloque caído (tomado de Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). **D.** *Nagtuichnus meuleni*, galerías con estricciones meniscadas producidas por pichiciegos. **E.** *Aramayoichnus rhae*, en asociación con una pisada interpretada como *Macrauchenichnus rector* (tomado de Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). **F.**

Rionegrina pozosaladensis, una huella individual preservada en el sitio Pozo Salado (tomado de Melchor *et al.*, 2023).

Diversidad icnotaxonómica de la Formación Río Negro			
Iconotaxón	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
<i>Megatherichnum oportoi</i>	Megatheriinae (Xenarthra)	El Cóndor Cabaña San José	Angulo y Casamiquela 1982; Melchor <i>et al.</i> , 2015
<i>Mylodontidichnum</i> isp.	Mylodontidae (Xenarthra)	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Nagtuichnus meuleni</i>	Chlamyphorinae (Xenarthra)	Cabaña San José Punta Bermeja El Faro	Melchor <i>et al.</i> , 2012b, 2015; Citton <i>et al.</i> , 2022; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2024
<i>Macrauchenichnus</i> isp.	Macrauchiidae (Meridiungulata)	El Cóndor Punta Bermeja Pozo Salado El Faro	Angulo y Casamiquela 1982; Melchor <i>et al.</i> , 2015; Citton <i>et al.</i> , 2022; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Caballichnus impersonalis</i> (actualmente <i>nomen dubium</i> según Abbassi <i>et al.</i> , 2024)	Equidae (Perissodactyla)	El Cóndor	Angulo y Casamiquela, 1982
<i>Porcellusignum conculcator</i>	Hydrocoeridae (Rodentia)	El Cóndor Punta Bermeja Pozo Salado El Faro	Angulo y Casamiquela 1982; Citton <i>et al.</i> , 2022; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
Huellas de Aves			
<i>Rionegrina pozosaladensis</i>	Phorusrhacidae	Pozo Salado	Melchor <i>et al.</i> , 2023
<i>Aramayoichnus rheae</i>	Rheidae	Pozo Salado El Faro	Melchor <i>et al.</i> , 2023; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Phoenicopterichnum</i> isp.	Phoenicopteriformes	Punta Bermeja El Faro	Melchor <i>et al.</i> , 2013
<i>Avipeda</i> isp.	Charadriiformes	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Gruipeda dominguensis</i>	Charadriiformes	Pozo Salado	Melchor <i>et al.</i> , 2023
<i>Gruipeda maxima</i>	Charadriiformes	Pozo Salado	Citton <i>et al.</i> , 2022
Trazas de Invertebrados			
<i>Lockeia siliquaria</i>	Bivalvia (Mollusca)	Cabaña San José El Faro	Melchor <i>et al.</i> , 2015; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Skolithos</i>	Arthropoda	Playa Bonita El Faro	Carmona <i>et al.</i> , 2012; Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2023
<i>Ophiomorpha</i>	-	El Cóndor	Carmona <i>et al.</i> , 2012
<i>Arenicolites</i>	-	El Cóndor	Carmona <i>et al.</i> , 2012
<i>Asterosoma</i>	-	El Cóndor	Carmona <i>et al.</i> , 2012
<i>Thalassinoides</i>	-	El Cóndor	Carmona <i>et al.</i> , 2012
<i>Planolites beverleyensis</i>	Diversos invertebrados	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2024
<i>Ptychoplasma</i> cf. <i>P. excelsum</i>	Bivalvia (Mollusca)	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2024
<i>Scalichnus phiale</i>	Bivalvia (Mollusca)	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2024
<i>Taenidium barretti</i>	Arthropoda	El Faro	Rojas-Manriquez <i>et al.</i> , 2024
<i>Palaeophycus tubularis</i>	Arthropoda	Cabaña San José	Melchor <i>et al.</i> , 2015

Tabla 3.5. Diversidad icnofaunística general de la Formación Río Negro.

3.8. Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co

El Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co (YPPC) se localiza en el sector suroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina, y forma parte de la Reserva Natural Pehuen Co–Monte Hermoso. Estos afloramientos se extienden aproximadamente 12 km a lo largo de la costa atlántica de Buenos Aires, entre las localidades de Pehuen Co y Monte Hermoso (Aramayo y Manera de Bianco, 1987; Manera de Bianco y Aramayo, 2003). El sitio constituye uno de los yacimientos icnológicos más relevantes del Pleistoceno Tardío a nivel mundial, debido a la notable diversidad, abundancia y grado de preservación de huellas fósiles de mamíferos sudamericanos extintos y actuales, así como de aves y homínidos (Aramayo, S. A. y Manera de Bianco, 2009; Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022; Feola *et al.*, 2023).



Figura 3.17. Ubicación geográfica del Yacimiento Paleocnológico Pehuen Co, en las proximidades de las ciudades de Pehuen Co y Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Imagen satelital obtenida mediante Google Earth Pro 7.3.6.10201 (64-bit).

La región donde se emplaza el YPPC se caracteriza por una compleja sucesión estratigráfica. Las unidades más antiguas corresponden a rocas ígneas, metamórficas y sedimentarias del Precámbrico y Paleozoico, asociadas al Sistema de Ventania, que afloran en el sector occidental y se disponen en discordancia bajo una cobertura de depósitos cenozoicos (Zavala y Quattrocchio, 2001; Aramayo y de Bianco, 2008). En el área, se han identificado al menos siete unidades litoestratigráficas, cuya cronología abarca desde el Plioceno temprano hasta el Holoceno tardío (Zavala y Quattrocchio, 2001; Tomassini *et al.*, 2013).

Los depósitos sedimentarios portadores de huellas fósiles en el YPPC han sido interpretados como depósitos originados en ambientes someros y efímeros, generados tras eventos de inundación de origen fluvial en condiciones climáticas estacionales (Zavala y Quattrocchio, 2001). El hallazgo de diatomeas epífitas sugiere la existencia de vegetación sumergida abundante, lo que sugiere condiciones someras y de baja energía en planicies de inundación asociadas a sistemas fluviales meandriformes (Aramayo *et al.*, 2002).

En particular, las huellas fósiles del YPPC se encuentran alojadas en depósitos asignados al miembro medio de la Secuencia Agua Blanca (Feola *et al.*, 2023), una unidad atribuida al Pleistoceno Tardío (Zavala y Quattrocchio, 2001). Las dataciones radiocarbónicas mediante espectrometría de masas con aceleradores (AMS) realizadas sobre restos vegetales procedentes de capas con huellas de megaterios arrojaron una edad de 12.000 ± 100 años AP (Aramayo y Manera de Bianco, 1996), confirmando su adscripción cronológica.

Otros afloramientos relevantes en el área comprenden la Secuencia San José, expuesta en el sitio Playa del Barco y correspondiente al Pleistoceno Medio, con niveles superiores datados en 16.440 ± 320 años AP (Aramayo, 1997); así como los “niveles marinos de Pehuen Co”, constituidos por areniscas con restos de bivalvos e icnofósiles como *Ophiomorpha nodosa*, cuya edad ha sido interpretada como Pleistoceno Tardío o, alternativamente, como Holoceno Tardío (Aramayo *et al.*, 2002).

La secuencia culmina con depósitos del miembro superior de la Secuencia Agua Blanca, acumulados en ambientes de cuerpos de agua someros y suelos con drenaje insuficiente, vinculados al ascenso del nivel freático durante el Holoceno temprano (Zavala y Quattrocchio, 2001). Por otro lado, en sectores próximos hacia el este de Monte Hermoso se han registrado sedimentos del Holoceno Medio depositados en cuerpos de agua con influencia marina, en los que se han hallado huellas humanas asociadas a edades de entre 7886 y 6600 años AP (Bayón *et al.*, 2011).

Contenido fósil

El contenido fósil del yacimiento ha sido ampliamente documentado y objeto de diversas revisiones (ej.: Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022), a partir de las cuales se han identificado al menos 18 icnogéneros y 20 icnoespecies. La icnofauna de vertebrados del Yacimiento Paleoicnológico de Pehuen Co exhibe una notable diversidad, representada principalmente por huellas y rastrilladas atribuidas a especies de la fauna nativa sudamericana, tales como grandes perezosos terrestres, gliptodontes, litopternos macraucheníidos y cávidos dolicotiinos (Aramayo y Manera de Bianco, 1987; Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022). A su vez, se reconocen huellas correspondientes a mamíferos provenientes de América del Norte en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano, incluyendo icnitas de grandes proboscídeos, úrsidos, cánidos, équidos, camélidos y cérvidos (Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022). Asimismo, se han registrado huellas atribuibles a homínidos (Bayón *et al.*, 2011). Por otro lado, la icnofauna aviana también presenta una considerable diversidad, con registros de pisadas correspondientes a grandes aves cursoriales, así como a representantes de los órdenes Charadriiformes y Phoenicopteriformes (Aramayo y Manera de Bianco, 1987; Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022).



Figura 3.18. Algunos representantes de la icnodiversidad de tetrápodos registrada en el Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co, en la provincia de Buenos Aires. **A.** *Neomegatherichnum Pehuen Coensis*, extensa rastrillada con vista a los afloramientos de la Secuencia Agua Blanca que se exponen en la costa atlántica de Pehuen Co. **B.** *Mylodontidichnum rosalensis* (tomado de Feola, 2022). **C.** *Macrauchenichnus patachonicus* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **D.** *Proboscipeda australis* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **E.** *Ursichnus sudamericanus* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **F.** *Canipeda gracilis* (tomado de Melchor *et al.*, 2019). **G.** *Hippipeda* isp. (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **H.** *Lamaichnum guanicoe* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **I.** *Pecoripeda commune*, par de huellas replicadas en un molde de yeso (tomado de Feola, 2022). **J.** *Aramayoichnus rhea* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **K.** *Phoenicopterichnum Pehuen Coensis* (tomado de Aramayo *et al.*, 2015). **L.** *Hominipes* isp. (tomado de Bayón *et al.*, 2011).

Diversidad icnotaxonómica del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co			
Iconotaxón	Productores propuestos	Localidad	Referencias
Huellas de Mamíferos			
<i>Neomegatherichnum Pehuen Coensis</i>	Megatheriidae (Xenarthra)	Área 2-YPPC	Aramayo y Manera de Bianco, 1987
<i>Mylodontidichnum rosalensis</i>	Mylodontidae (Xenarthra)	Área 2-YPPC	Aramayo y Manera de Bianco, 1987
<i>Glyptodontichnus Pehuen Coensis</i>	Glyptodontinae (Xenarthra)	Área 2-YPPC	Aramayo y Manera de Bianco, 1987
<i>Macrauchenichnus patachonicus</i>	Macraucheniidae (Meridiungulata)	Área 2-YPPC	Feola, 2022
<i>Dolichotichnus marae</i>	Caviidae (Rodentia)	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Proboscipeda australis</i>	Gomphotheriidae (Proboscidea)	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Ursichnus sudamericanus</i>	Ursidae	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Canipeda gracilis</i>	Canidae (Carnivora)	Área 2-YPPC	Melchor <i>et al.</i> , 2018
<i>Hippipeda</i> isp.	Equidae (Artiodactyla)	Área 2-YPPC	Manera de Bianco y Aramayo, 2003

<i>Lamaichnum guanicoe</i>	Camelidae (Artiodactyla)	Área 2-YPPC	Aramayo y Manera de Bianco, 1987
<i>Lamaichnum tulipensis</i>	Camelidae (Artiodactyla)	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Pecoripeda commune</i>	Cervidae (Artiodactyla)	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Hominipes</i> isp.	Hominidae	Área 3-Sitio Arqueológico de Monte Hermoso	Aramayo, S. A. y Manera de Bianco, 2009; Feola, 2022
Huellas de Aves			
<i>Phoenicopterichnum rector</i>	Phoenicopteriformes	Área 2-YPPC	Aramayo y Manera de Bianco, 1996
<i>Charadriipeda</i> isp.	Charadriiformes	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
<i>Gruipeda</i> isp.	Anseriformes	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015
cf. <i>Roepichnus</i> isp.	Anatidae	Área 2-YPPC	Feola, 2022
<i>Aramayoichnus rheae</i>	Rheiformes	Área 2-YPPC	Aramayo <i>et al.</i> , 2015

Tabla 3.6. Diversidad icnofaunística de tetrápodos del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co.



CAPÍTULO 4:
Descripciones y
diversidad icnotaxonómica

CAPÍTULO 4: DESCRIPCIONES Y DIVERSIDAD ICNOTAXONÓMICA

En este capítulo se presentan y describen en detalle huellas fósiles atribuidas a representantes del orden Litopterna, registradas en múltiples unidades geológicas de Argentina. El material analizado incluye huellas individuales y rastrilladas completas, tanto impresiones tridáctilas como monodáctilas, procedentes de las formaciones Vinchina, Toro Negro, Huayquerías, Chiquimil, Andalhuala, Rodeo, Río Negro y de la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co.

A partir del análisis morfológico del material, se propone una asignación icnotaxonómica fundamentada en criterios comparativos y diagnósticos. Finalmente, se pone a prueba la validez y consistencia de dicha asignación mediante la aplicación de un análisis utilizando morfometría geométrica.

4.1. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Vinchina

En la provincia de La Rioja, los registros de huellas fósiles de tetrápodos del Cenozoico son ampliamente reconocidos, especialmente por las numerosas investigaciones llevadas a cabo en la región de San José de Vinchina (ej.: Bonaparte, 1965; Krapovickas *et al.*, 2009, 2023; Melchor *et al.*, 2012; De La Fuente *et al.*, 2025). En esta área, la Formación Vinchina aflora de manera extensa en diversos sectores que han sido objeto de estudios geológicos y paleontológicos durante décadas (ej.: Turner, 1964; Limarino *et al.*, 2001; Ciccioli *et al.*, 2018). Entre estos se destacan por su contenido icnológico la Quebrada del Yeso, la Quebrada de la Troya y la Quebrada Pedregal Negro, donde afloran múltiples niveles estratigráficos portadores de diversas y abundantes huellas de mamíferos, aves y trazas de invertebrados (véase Sección 3.1).

En la Quebrada del Yeso (sitio V-S1), las huellas analizadas en este trabajo son exclusivamente tridáctilas, registradas tanto de forma aislada como formando superficies de pisoteo densamente impresas, así como también en rastros articulados que constituyen rastrilladas completas. Estas impresiones se presentan siempre como hiporrelieve convexo, sin asociación con otros tipos de huellas. El esquema estratigráfico donde se señala la posición de los niveles con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.1B).

En la Quebrada de la Troya (sitio V-S2), las icnoasociaciones son bien conocidas y se encuentran distribuidas a lo largo de diferentes niveles estratigráficos correspondientes a varios subambientes sedimentarios. Las huellas aquí registradas también son tridáctilas y se encuentran en asociación con impresiones morfológica y taxonómicamente atribuibles a distintos grupos de mamíferos y aves. Al igual que en el sitio anterior, las trazas se conservan en hiporrelieve convexo. En el Apéndice 2 de encuentra el esquema estratigráfico donde se señala la posición de los niveles con huellas fósiles (Fig. A2.1A).

Por último, en la Quebrada Pedregal Negro (sitio V-S3), hasta el momento solo se ha documentado una icnoasociación particular, representada por estructuras circulares de gran tamaño, interpretadas como huellas de ungulados de gran porte. Estas impresiones se encuentran preservadas en un gran bloque caído y se presentan en epirrelieve cóncavo. El esquema estratigráfico donde se señala la posición del nivel portador de huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.2).

4.1.1. Huellas tridáctilas

V-S1-HT1 – HT3

Fig. 4.1, Tabla 4.1

Material. 3 huellas individuales (V-S1-HT1 – HT3) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro inferior de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso (V-S1). En niveles interpretados como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 9,7 cm y un ancho promedio de 10,1 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos. Las impresiones de los dígitos en general son cortas, anchas y de extremos anteriores romos. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 7 cm y 3 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha y un ápice redondeado; su longitud es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos, alcanzando un promedio de 8,6 cm de largo y 3,9 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 42°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 23°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

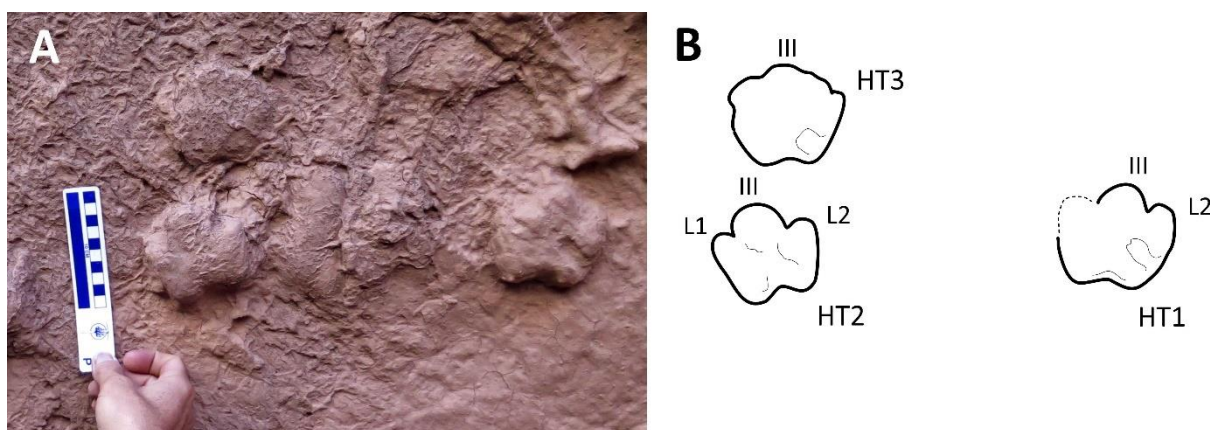


Figura 4.1. Huellas tridáctilas preservadas en la Quebrada del Yeso (V-S1). **A.** Vista general de las huellas HT1 – HT3. **B.** Esquema interpretativo.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT1	3	10,1	11	41	-	9,1	8	-	4,2	2,9	21	21	78,7
HT2		9,1	9,4	43	6,5	7,5	7,1	3	3,5	3,1	25	25	63,5
HT3		9,9	10	-	-	9,1	-	-	-	-	-	-	-
\bar{X}		9,7	10,1	42,0	6,5	8,6	7,6	3,0	3,9	3,0	23,0	23,0	71,1
DE		0,5	0,8	1,4	-	0,9	0,6	-	0,5	0,1	2,8	2,8	10,7
Min		9,1	9,4	41,0	-	7,5	7,1	-	3,5	2,9	21,0	21,0	63,5
Max		10,1	11,0	43,0	-	9,1	8,0	-	4,2	3,1	25,0	25,0	78,7

Tabla 4.1. Medidas tomadas para V-S1-HT1 – HT3. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S1-HT4 – HT7
V-S1-HT11 – HT15
CPBA-V14294, CPBA-V14295, CPBA-V14296, CPBA-V14297
Fig. 4.2, Tabla 4.2

Material. 17 huellas individuales preservadas *in situ* (V-S1-HT4 – HT7, V-S1-HT11 – HT15) y registradas a través de fotografías y 4 moldes de silicona (CPBA-V14294, correspondiente a HT8; CPBA-V14295, correspondiente a HT9; CPBA-V14296, correspondiente a HT10; y CPBA-V14297 correspondiente a HT18).

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso (V-S1). En niveles interpretados como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguadas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 7,4 cm y un ancho promedio de 7,8 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos. Las impresiones de los dígitos externos son cortas, anchas, con un ápice acuminado y subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5,2 cm y 2,3 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha y un ápice redondeado; su longitud es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos, alcanzando un promedio de 6,7 cm de largo y 5,9 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 53°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 28°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

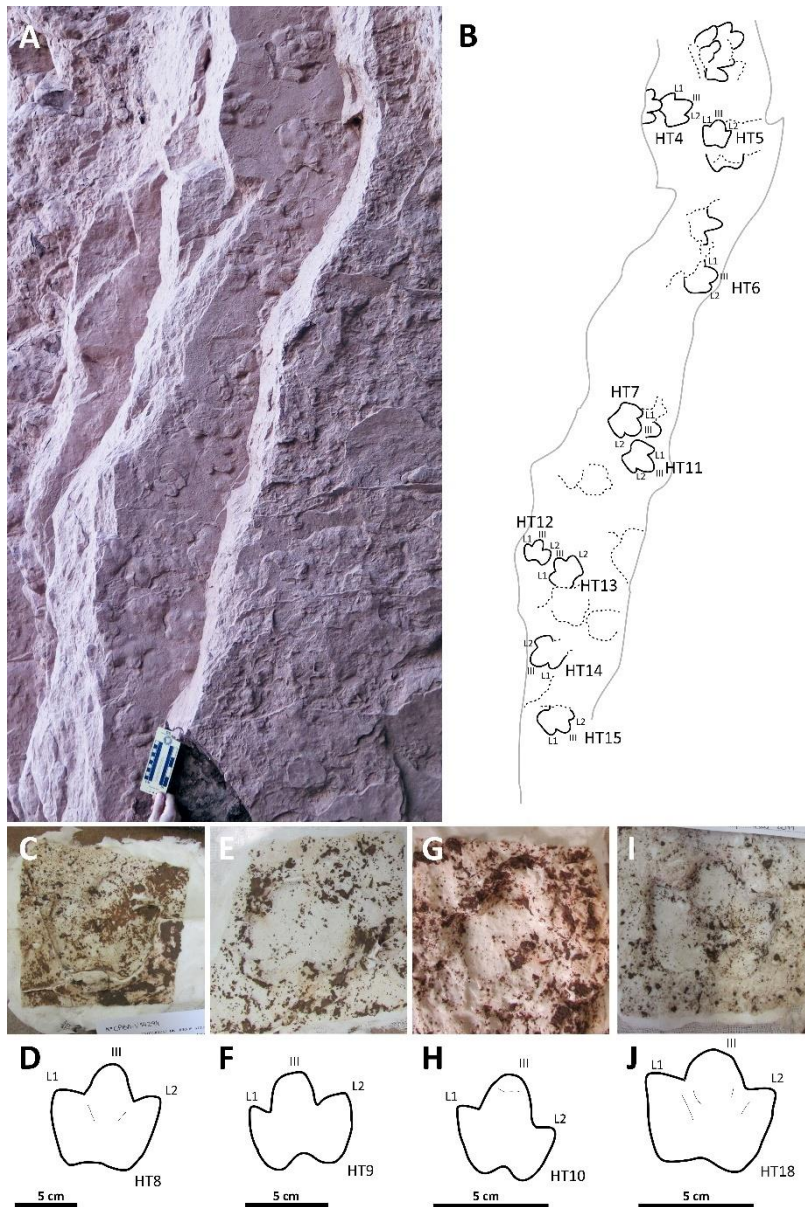


Figura 4.2. Huellas tridáctilas preservadas en la Quebrada del Yeso (V-S1). **A.** Vista general de la superficie donde se conservan las impresiones HT4–HT7 y HT11–HT15. **B.** Esquema interpretativo de dichas huellas. **C–J.** Moldes de silicona y sus respectivos esquemas interpretativos: CPBA-V14294 (HT8) en C–D, CPBA-V14295 (HT9) en E–F, CPBA-V14296 (HT10) en G–H, y CPBA-V14297 (HT18) en I–J.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT4		8,4	7,9	55	4,9	8,1	6	2,3	3,2	2,2	35	29	45,1
HT5		6,8	7,6	46	5	6,3	3,8	2,4	3,9	2,1	25	26	43,9
HT6		9,4	8,4	50	5,6	7,7	6,2	2,6	3,2	2,5	25	27	55,2
HT7	3	8,5	8,3	46	5,9	7,8	5,6	2,5	3,8	2,5	28	23	52,8
CPBA-V14294 (HT8)		8	7,6	60	5,9	7,5	6,4	2,3	3,2	1,8	30	24	41,7

CPBA-V14295 (HT9)	6,4	7,5	49	5,1	6,1	5,3	2,4	3	2	24	28	36,3
CPBA-V14296 (HT10)	5,2	5,4	53	4,3	4,5	3,5	1,3	2,6	1,5	25	33	19,6
HT11	8,3	8,6	53	5,8	7,9	4,7	2,7	2,8	2	27	26	45
HT12	5,2	6,5	48	4	5	3,9	2	2,8	2,4	21	39	30,8
HT13	7,8	8,6	56	5,5	6,6	5	2,5	3,3	3,1	29	33	53,7
HT14	8,6	9,7	59	5,7	8,2	6,4	2,6	4,2	2,1	36	24	56,6
HT15	8	8,7	53	6,6	7,3	6,4	2,1	3,6	2,6	25	31	53,2
CPBA-V14297 (HT18)	5,1	6,8	62	4	4,5	3,7	1,9	2,9	1,7	26	25	21
\bar{X}	7,4	7,8	53,1	5,3	6,7	5,1	2,3	5,9	2,2	27,4	28,3	42,7
DE	1,5	1,1	5,2	0,8	1,4	1,1	0,4	9,7	0,4	4,3	4,6	12,5
Min	5,1	5,4	46	4	4,5	3,5	1,3	2,6	1,5	21	23	19,6
Max	9,4	9,7	62	6,6	8,2	6,4	2,7	3,8	3,1	36	39	56,6

Tabla 4.2. Medidas tomadas para V-S1-HT4–HT7 y V-S1-HT11–HT15, y para los moldes de silicona nombrados como CPBA-V14294, CPBA-V14295, CPBA-V14296, y CPBA-V14297.

Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdígital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdígital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S1-HT16 – HT17

Fig. 4.3, Tabla 4.3

Material. 2 huellas individuales (V-S1-HT16 – HT17) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso (V-S1). En niveles interpretados como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 7,8 cm y un ancho promedio de 9 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales tienen a ser rectilíneos. Las impresiones de los dígitos externos presentan un ápice redondeado, son subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5,5 cm y 2,6 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, es la más elongada y se estrecha progresivamente hacia un ápice redondeado; su longitud promedio es de 8,3 cm y su ancho promedio es de 3,2 cm. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos

externos es de 43°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 23°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

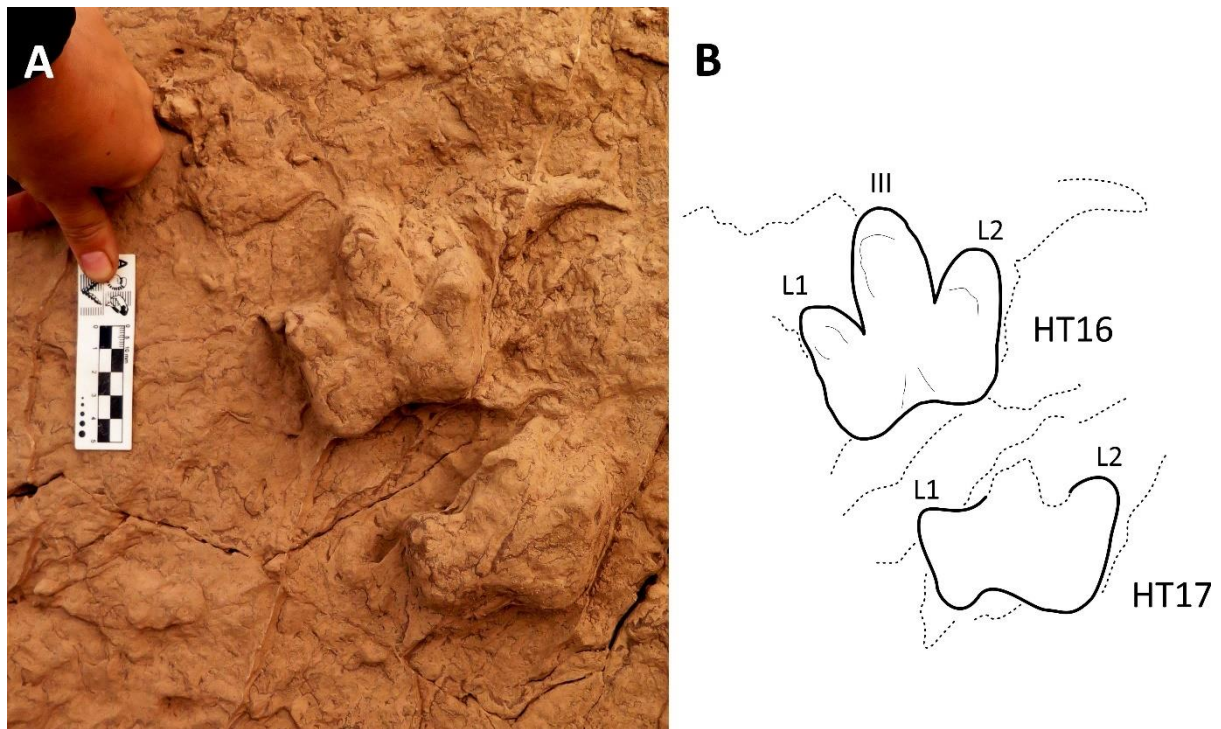


Figura 4.3. Huellas tridáctilas preservadas en la Quebrada del Yeso (V-S1). **A.** Vista general de las huellas HT16 – HT17. **B.** Esquema interpretativo.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT16	3	8,7	9	36	5,9	8,3	6,5	2,6	3,2	2,6	20	18	52,3
HT17		6,8	8,9	50	4,1	-	5,6	2,6	-	2,6	32	23	39,4
\bar{X}		7,8	9,0	43,0	5,0	8,3	6,1	2,6	3,2	2,6	26,0	20,5	45,9
DE		1,3	0,1	9,9	1,3	-	0,6	0,0	-	0,0	8,5	3,5	9,1
Min		6,8	8,9	36,0	4,1	-	5,6	2,6	-	2,6	20,0	18,0	39,4
Max		8,7	9,0	50,0	5,9	-	6,5	2,6	-	2,6	32,0	23,0	52,3

Tabla 4.3. Medidas tomadas para V-S1-HT16–HT17. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

CRILAR-IC41

Fig. 4.4, Tabla 4.4

Material. 1 huella individual (CRILAR-IC41) conservada como un molde natural. La misma está registrada a través de fotografías y modelos tridimensionales generados por medio del empleo de escáner manual.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso (V-S1). En niveles interpretados como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huella tetradáctila de contorno subcuadrangular definido por márgenes laterales rectos (en vista plantar) con una longitud de 9,6 cm y un ancho máximo de 10 cm. Los dígitos externos (II y IV) son los más cortos, presentan ápices redondeados, miden aproximadamente 6 cm de longitud por 2,5 cm de ancho en promedio, y se orientan de forma divergente hacia los laterales. El dígito central (III) es el más largo y robusto, con una longitud de 9 cm y un ancho de 2,5 cm, terminando en un ápice también redondeado. El ángulo de divergencia total entre los dígitos externos alcanza los 49°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central son, en promedio, de 29°. Desde la superficie plantar (nivel del contacto con el sustrato) hasta la parte superior del molde, los tres dígitos conservan una longitud de aproximadamente 8 cm, lo que sugiere una inserción profunda y marcada en el sustrato original (Fig. 4.4A-B). La vista lateral revela la impresión de un cuarto dígito, reducido y ubicado en posición elevada, posiblemente el dígito V (Fig. 4.4C-H). Este dígito es delgado y elongado, con una longitud de 3,4 cm y un ancho de 1,6 cm, y se preserva como una prominencia menos profunda respecto de los demás. En la superficie de los dígitos se observan estriaciones tenues, posiblemente asociadas a la pezuña y originadas por el arrastre de sedimento durante la entrada y/o salida del autopodio del productor en el sustrato. La huella está preservada como un molde natural.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

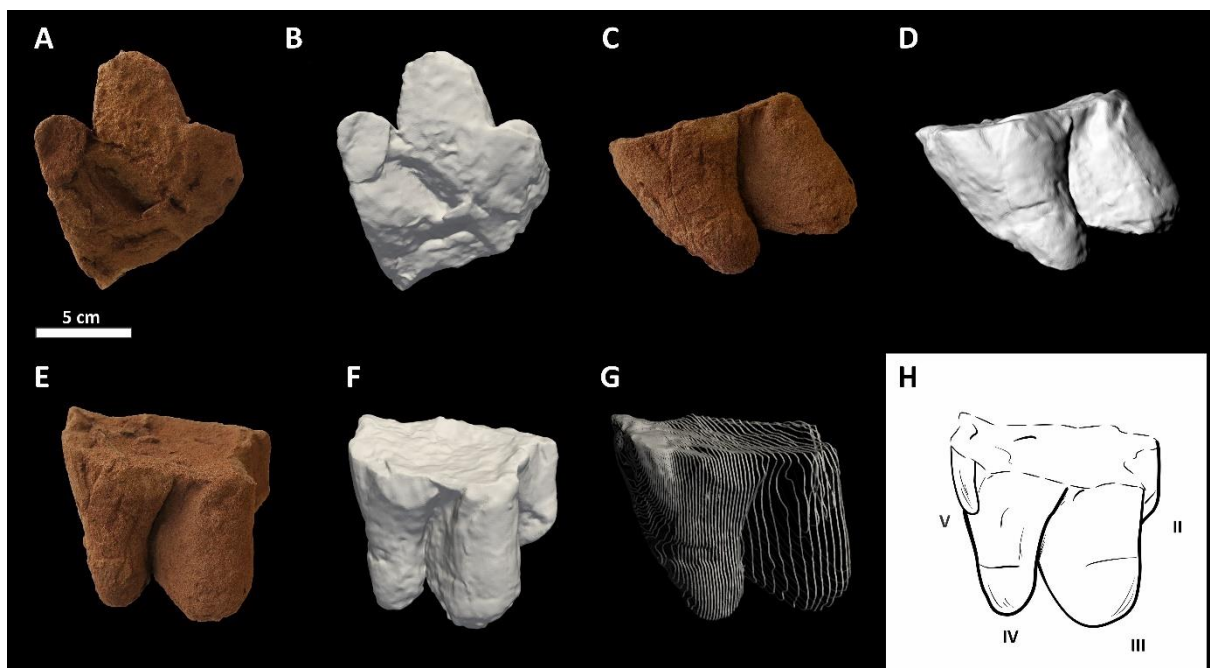


Figura 4.4. Huella tetradáctila conservada como un molde natural (CRILAR-IC41), recolectada en la Quebrada del Yeso (V-S1), y su modelo tridimensional generado a través del uso de un escáner manual. **A–B.** Vista plantar de la huella. **C–D.** Vista lateral del espécimen. **E–F.** La huella en vista dorsal. **G.** Mapa de curvas. **H.** Esquema interpretativo.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	LV	AII	A III	AIV	AV	Ang 1-III	Ang III-2
CRILAR-IC41	4	9,6	10	48,8	5	9	7,1	3,4	2,5	4,9	2,6	1,6	30	27,5

Tabla 4.4. Medidas tomadas para el material CRILAR-IC41. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdígital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdígital entre el dígito III y 1. Los valores están expresados en cm y °.

CRILAR-IC35

CRILAR-IC36

Figs. 4.5, 4.6, Tablas 4.5, 4.6

Material. Una laja (CRILAR-IC35) donde se preservan 2 rastrilladas. 1 rastrillada (RT1) está compuesta por 7 huellas, y 1 rastrillada parcial (RT2) que está compuesta por 3 huellas. La laja fue fotografiada y replicada a través de modelos tridimensionales generados por medio del empleo de escáner manual.

Una laja de menor tamaño (CRILAR-IC36) donde se preserva una rastrillada (RT3) compuesta por 4 huellas. La laja fue fotografiada y replicada a través de modelos tridimensionales generados por medio de la técnica de fotogrametría.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada del Yeso (V-S1). En niveles interpretados como un sistema lacustre efímero clástico-evaporítico (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos. Las impresiones de los dígitos externos son cortas, anchas, con un ápice acuminado y subiguales en longitud y ancho. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha y se estrecha progresivamente hacia un ápice redondeado; su longitud y su ancho es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos.

La rastrillada RT1 presenta una longitud total de 104 cm y un ancho externo de 25 cm. Está conformada por siete huellas, de las cuales una se presenta de forma individual y las restantes seis están organizadas en tres *sets*, sin superposición dentro de cada uno, dispuestos de manera alternada. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican muy cercanas o directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 14° en promedio. Las huellas presentan una longitud promedio de 6,7 cm y un ancho promedio de 5,9 cm. Las impresiones de los dígitos externos alcanzan una longitud promedio de 4 cm y un ancho promedio de 1,7 cm, en cambio la impresión del dígito central presenta un largo total de 5,2 cm y un ancho de 2,6 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 48°, y los ángulos interdígital entre los dígitos externos y el central

alcanzan un promedio de 24°. La longitud del *stride* (zancada) alcanza un promedio de 49,1 cm, mientras que el ángulo de paso mide 155°. La longitud del paso promedio es de 25,7 cm.

RT2 es una rastrillada parcial que con una longitud total de 42 cm y un ancho externo de 19 cm. Está conformada por tres huellas, de las cuales una se presenta de forma individual y las dos restantes conforman un sólo *set*, sin superposición de pisadas dentro del mismo. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican directamente muy cercanas a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 26° en promedio. En RT2, las huellas presentan una longitud promedio de 8,8 cm y un ancho promedio de 9 cm. Las impresiones de los dígitos externos alcanzan una longitud promedio de 5,8 cm y un ancho promedio de 2,6 cm. La impresión del dígito central presenta un largo total de 7,4 cm y un ancho de 4,2 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 60°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 27°. La longitud del paso medida es de 28,8 cm.

La rastrillada RT3 mide 38 cm de longitud total y 14 cm de ancho externo. Está compuesta por cuatro huellas organizadas en dos *sets* que no presentan superposición de pisadas dentro de cada uno, y se disponen de forma alternada. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican muy próximas a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 12° en promedio. En el caso de RT3, las huellas poseen una longitud de 6,9 cm y un ancho de 6,6 cm, en promedio. Las impresiones de los dígitos externos alcanzan una longitud promedio de 4,2 cm y un ancho promedio de 2 cm. La impresión del dígito central presenta un largo total de 5,7 cm y un ancho de 3,4 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 62°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 37°. La longitud del paso es de 19,7 cm, en promedio.

Todas las huellas que conforman las rastrilladas descritas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Estos materiales fueron descritos y estudiados en Vera y Krapovickas (2022).

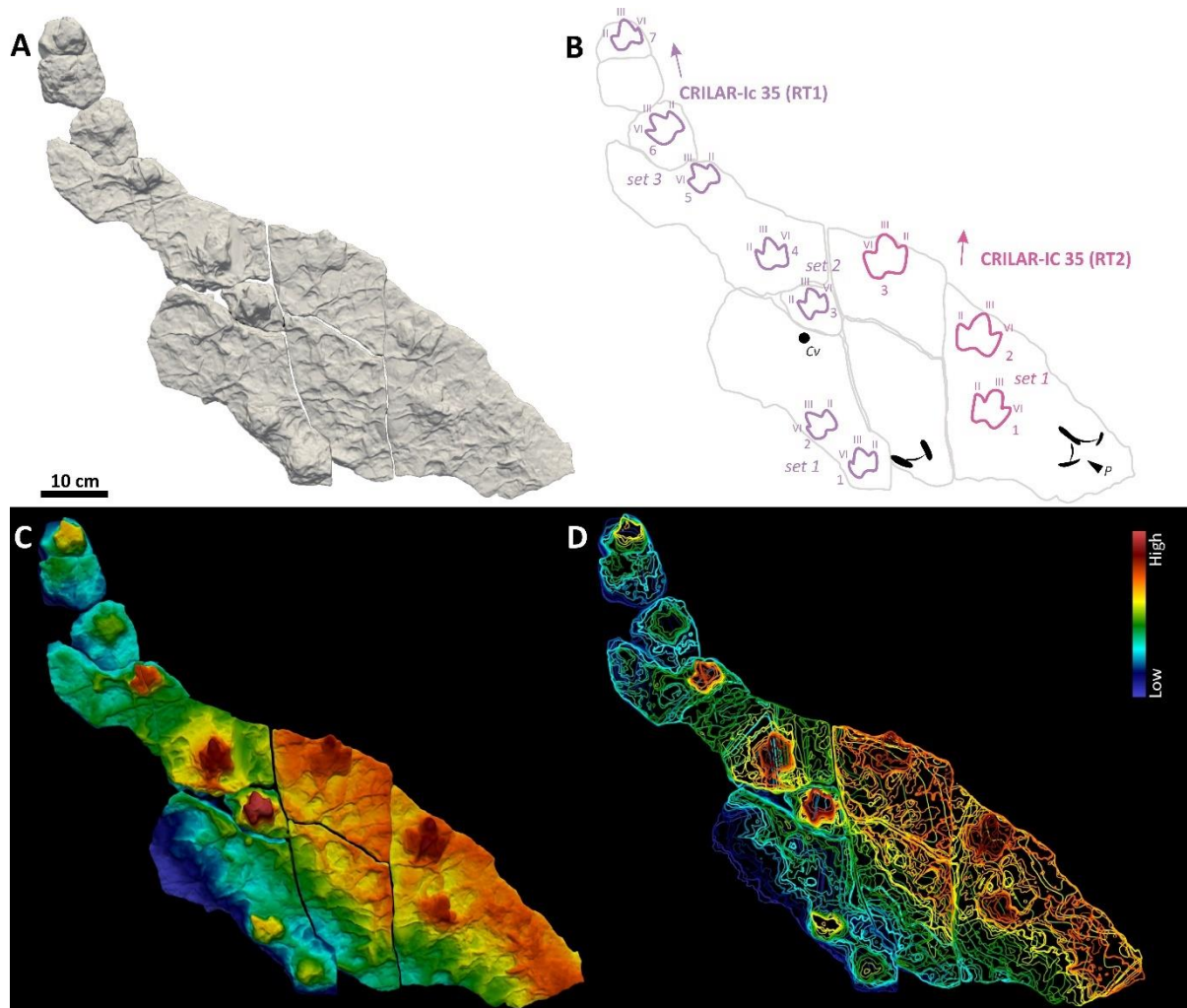


Figura 4.5. Laja con dos rastrilladas (CRILAR-IC35) recolectada en la Quebrada del Yeso (V-S1). **A.** Vista en planta del modelo tridimensional de la laja. **B.** Esquema interpretativo con las rastrilladas RT1 y RT2 señaladas. **C.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D.** Mapa de curvas de nivel.

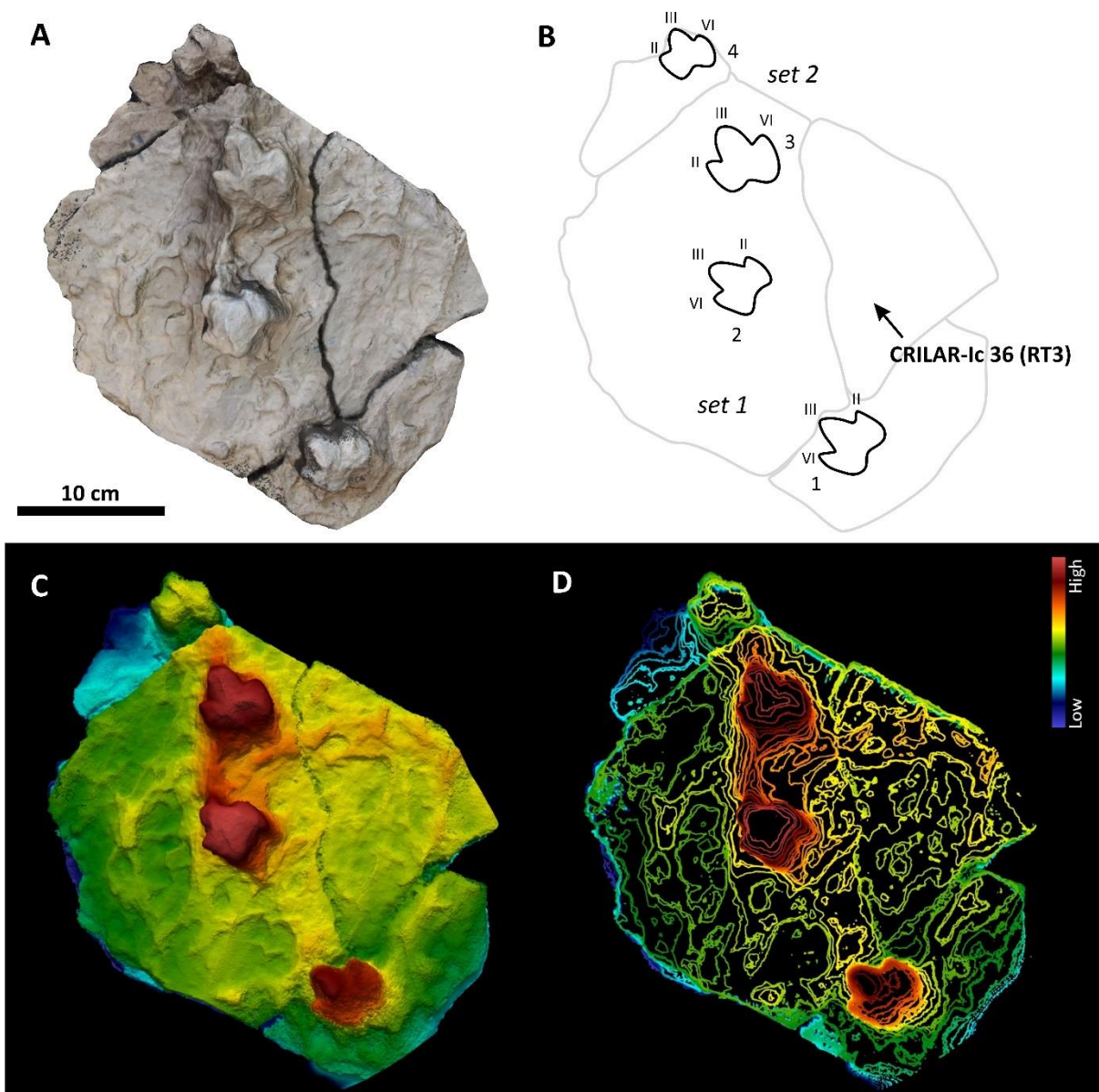


Figura 4.6. Laja con una rastrillada (CRILAR-IC36) recolectada en la Quebrada del Yeso (V-S1). **A.** Ortofoto del modelo tridimensional de la laja. **B.** Esquema interpretativo con la rastrillada RT3 señalizada. **C.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D.** Mapa de curvas de nivel.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L II	L III	L IV	A II	A III	A IV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
CRILAR-Ic 35 RT1-1		6,1	5,1	49	3,4	3,8	3,5	1,9	2,5	1,7	24	22	29,5
RT1-2		7,2	6	42	3,9	6,2	4,9	1,9	2,6	1,8	21	21	27,9
RT1-3		6,2	5,4	53	4,1	4,5	3,3	1,4	2,4	1,9	24	29	22,4
RT1-4	3	7,1	5,4	49	4,1	5,7	3,8	1,4	2,5	1,8	23	29	25,6
RT1-5		6,6	6,6	53	4,3	5,6	3,9	1,7	2,6	1,5	25	25	29
RT1-6		7,5	6,8	49	4,9	5,9	4,3	2,3	3,1	1,6	21	27	35,1
RT1-7		6,4	6,1	46	4,3	4,9	3,5	1,6	2,4	1,8	24	28	32,3
\bar{x}		6,7	5,9	48,7	4,1	5,2	3,9	1,7	2,6	1,7	23,1	25,9	28,8

DE	0,5	0,6	3,9	0,5	0,9	0,6	0,3	0,2	0,1	1,6	3,3	4,2
Min	6,1	5,1	42,0	3,4	3,8	3,3	1,4	2,4	1,5	21,0	21,0	22,4
Max	7,5	6,8	53,0	4,9	6,2	4,9	2,3	3,1	1,9	25,0	29,0	35,1
CRILAR-Ic 35 RT2-1	8,9	9,4	61	6	7,1	5,4	3	4,6	2,6	33	26	51
RT2-2	8,6	9,8	67	5,1	7,5	5,9	3,1	4,3	2,1	32	31	63,1
RT2-3	8,8	9	51	6,3	7,5	5,4	2,3	3,8	2,2	24	20	50,8
\bar{X}	8,8	9,4	59,7	5,8	7,4	5,6	2,8	4,2	2,3	29,7	25,7	55,0
DE	0,2	0,4	8,1	0,6	0,2	0,3	0,4	0,4	0,3	4,9	5,5	7,0
Min	0,5	0,6	3,9	0,5	0,9	0,6	0,3	0,2	0,1	1,6	3,3	4,2
Max	8,9	9,8	67,0	6,3	7,5	5,9	3,1	4,6	2,6	33,0	31,0	63,1
CRILAR-Ic 36 RT3-1	7,3	6,5	60	4,8	6	5	2,8	3,3	1,7	31	33	29,7
RT3-2	6,9	6,6	50	4,1	5,7	4,4	2,5	3,3	1,9	39	29	29,5
RT3-3	7,2	6,5	62	4,5	6,1	4,4	1,6	3,1	1,9	31	40	24,8
RT3-4	6,6	6,7	75	3,7	5,4	4,3	1,8	3,7	2	46	39	26,7
\bar{X}	6,9	6,6	62,3	4,1	5,7	4,4	2,0	3,4	1,9	38,7	36,0	27,0
DE	0,3	0,1	12,5	0,4	0,4	0,1	0,5	0,3	0,1	7,5	6,1	2,4
Min	0,2	0,4	3,9	0,5	0,2	0,3	0,3	0,2	0,1	1,6	3,3	4,2
Max	7,2	6,7	75,0	4,5	6,1	4,4	2,5	3,7	2,0	46,0	40,0	29,5

Tabla 4.5. Medidas tomadas para las huellas presentes en las lajas CRILAR-IC35 y CRILAR-IC36. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, LI = largo del dígito I, LIII = largo del dígito III, LII = largo del dígito II, AI = ancho del dígito I, AIII = ancho del dígito III, AII = ancho del dígito II, Ang I-III = ángulo interdígital entre los dígitos I y III, Ang III-II = ángulo interdígital entre los dígitos III y II, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
CRILAR-Ic 35 RT1-1	-	-	-	-	15	104	25
RT1-2	-	-	-	9,4	15		
RT1-3	-	25	-	-	12		
RT1-4	-	27,6	-	9,8	13		
RT1-5	48,6	25,3	154,3	-	12		
RT1-6	49,7	25,6	148	10,1	15		
RT1-7	49	25	163,1	-	20		
\bar{X}	49,1	25,7	155,1	9,8	14,6		
DE	0,6	1,1	7,6	0,4	2,8		
Min	48,6	25,0	148,0	9,4	12,0		
Max	49,7	27,6	163,1	10,1	20,0		
N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext

CRILAR-Ic 35	-	-	-	-	35	42	19
RT2-1	-	-	-	-	35	42	19
RT2-2	-	-	-	12	25		
RT2-3	-	28,8	-	-	18		
\bar{X}					26		
N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
CRILAR-Ic 36	-	-	-	-	13	38	14
RT3-1	-	-	-	-	13	38	14
RT3-2	-	-	-	12	20		
RT3-3	-	21,4	-	-	4		
RT3-4	-	18	-	10,5	13		
\bar{X}		19,7		11,3	12,5		
DE		2,4		1,1	6,6		
Min		18,0		10,5	4,0		
Max		21,4		12,0	20,0		

Tabla 4.6. Medidas tomadas para las rastrilladas identificadas en las lajas CRILAR-IC35 y CRILAR-IC36. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

V-S2-HT19 – HT21

Fig. 4.7, Tabla 4.7

Material. 3 huellas individuales (V-S2-HT19 – HT21) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías y modelos tridimensionales generados por medio de la técnica de fotogrametría.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 6,6 cm y un ancho promedio de 6,4 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales muestran una ligera curvatura externa. Las impresiones de los dígitos en general son cortas, anchas, y de extremos anteriores romos. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5 cm y 2,2 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, es elongada, culmina con un ápice redondeado y presenta un leve estrechamiento basal; alcanzando un largo promedio de 5,9 cm y un ancho promedio de 3,1 cm. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 52°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 26°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Estos materiales fueron descritos y estudiados en Vera y Krapovickas (2022).

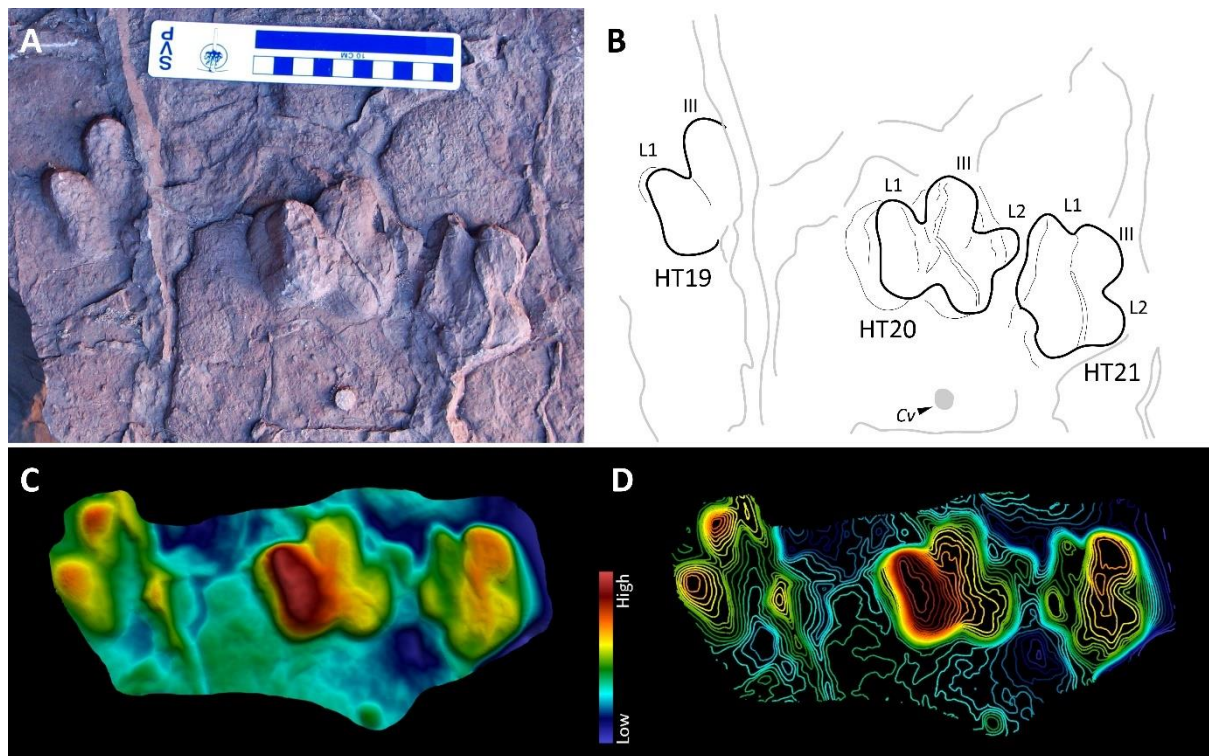


Figura 4.7. Huellas tridáctilas halladas en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista en planta de las huellas HT19 – HT21. **B.** Esquema interpretativo del material. **C.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D.** Mapa de curvas de nivel. *Cv* = *Capayanichnus vinchinensis*.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT19		6,3	4,7	52	4,4	5,8	4,5	2,5	3,5	1,8	29	26	32,6
HT20	3	6,6	7,2	59	5,1	5,8	5,1	2,3	2,9	2,3	28	27	35,6
HT21		7	7,3	47	6,3	6,1	4,8	2,2	2,8	2	28	20	35,2
\bar{X}		6,6	6,4	52,7	5,3	5,9	4,8	2,3	3,1	2,0	28,3	24,3	34,5
DE		0,4	1,5	6,0	1,0	0,2	0,3	0,2	0,4	0,3	0,6	3,8	1,6
Min		6,3	4,7	47,0	4,4	5,8	4,5	2,2	2,8	1,8	28,0	20,0	32,6
Max		7,0	7,3	59,0	6,3	6,1	5,1	2,5	3,5	2,3	29,0	27,0	35,6

Tabla 4.7. Medidas tomadas de las huellas V-S2-HT19 – HT21. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-HT22 – HT23
Fig. 4.8, Tabla 4.8

Material. 2 huellas individuales (V-S2-HT22 – HT23) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con márgenes laterales rectos y una escotadura cóncava moderada en el margen posterior, ubicada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Las impresiones digitales son, en general, triangulares, cortas y con ápices acuminados. Los dígitos externos (II y IV) son subiguales en longitud y ancho, mientras que el dígito III es el más prominente, con una base ancha y un ápice redondeado. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

HT22 presenta una longitud máxima de 4,3 cm y un ancho máximo de 5,6 cm. Las impresiones de los dígitos externos miden 3,6 cm de largo por 1,5 cm de ancho, mientras que la impresión del dígito III alcanza los 4,1 cm de longitud y 1,4 cm de ancho. El ángulo de divergencia total entre los dígitos es de 51°, con ángulos interdigitales de 28° entre los dígitos II–III y 27° entre IV–III.

HT23, en cambio, presenta una longitud máxima de 7,9 cm y un ancho máximo de 7,4 cm. Las impresiones de los dígitos externos miden 5,4 cm de largo por 2,5 cm de ancho, mientras que la impresión del dígito III alcanza los 7,4 cm de longitud y 4,3 cm de ancho. El ángulo de divergencia total entre los dígitos es de 47°, con ángulos interdigitales de 29° entre los dígitos II–III y 25° entre IV–III.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

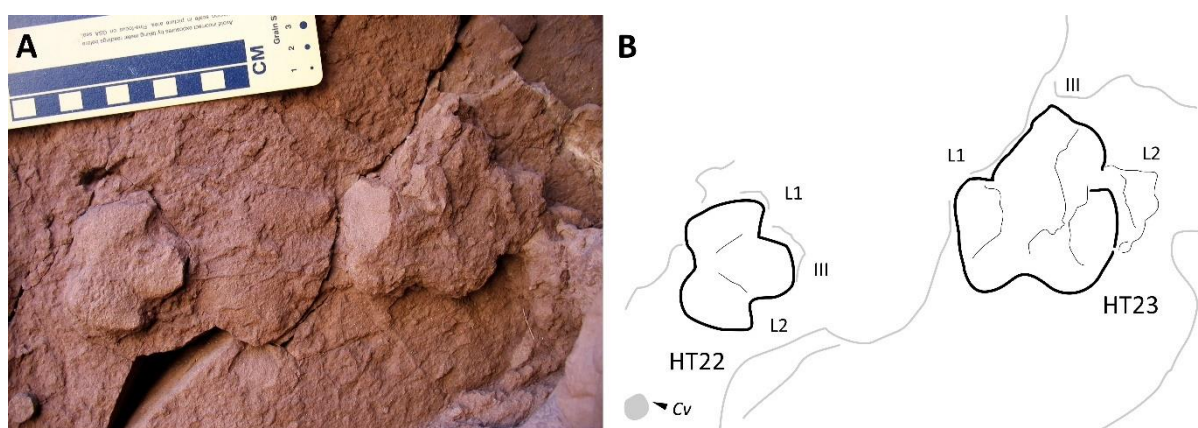


Figura 4.8. Huellas tridáctilas halladas en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista en planta de las huellas HT22 – HT23. **B.** Esquema interpretativo del material. Cv = *Capayanichnus vinchinensis*.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT22	3	4,3	5,6	51	3,5	4,1	3,7	1,6	2,5	1,4	28	27	20,5
HT23		7,9	7,4	47	6	7,4	4,8	2,6	4,3	2,4	29	25	43,3

Tabla 4.8. Medidas tomadas de las huellas V-S2-HT22 – HT23. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-HT24 – HT37, V-S2-HT40 – HT42

Fig. 4.9, Tabla 4.9

Material. 17 huellas individuales (V-S2-HT24 – HT37, V-S2-HT40 – HT42) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 6,2 cm y un ancho promedio de 6,5 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos. Las impresiones de los dígitos externos son cortas, anchas, con un ápice acuminado y subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 4,2 cm y 1,9 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha y un ápice redondeado; su longitud es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos, alcanzando un promedio de 5,5 cm de largo y 2,6 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 52°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 29°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Estos materiales fueron descritos y estudiados en Vera y Krapovickas (2022).

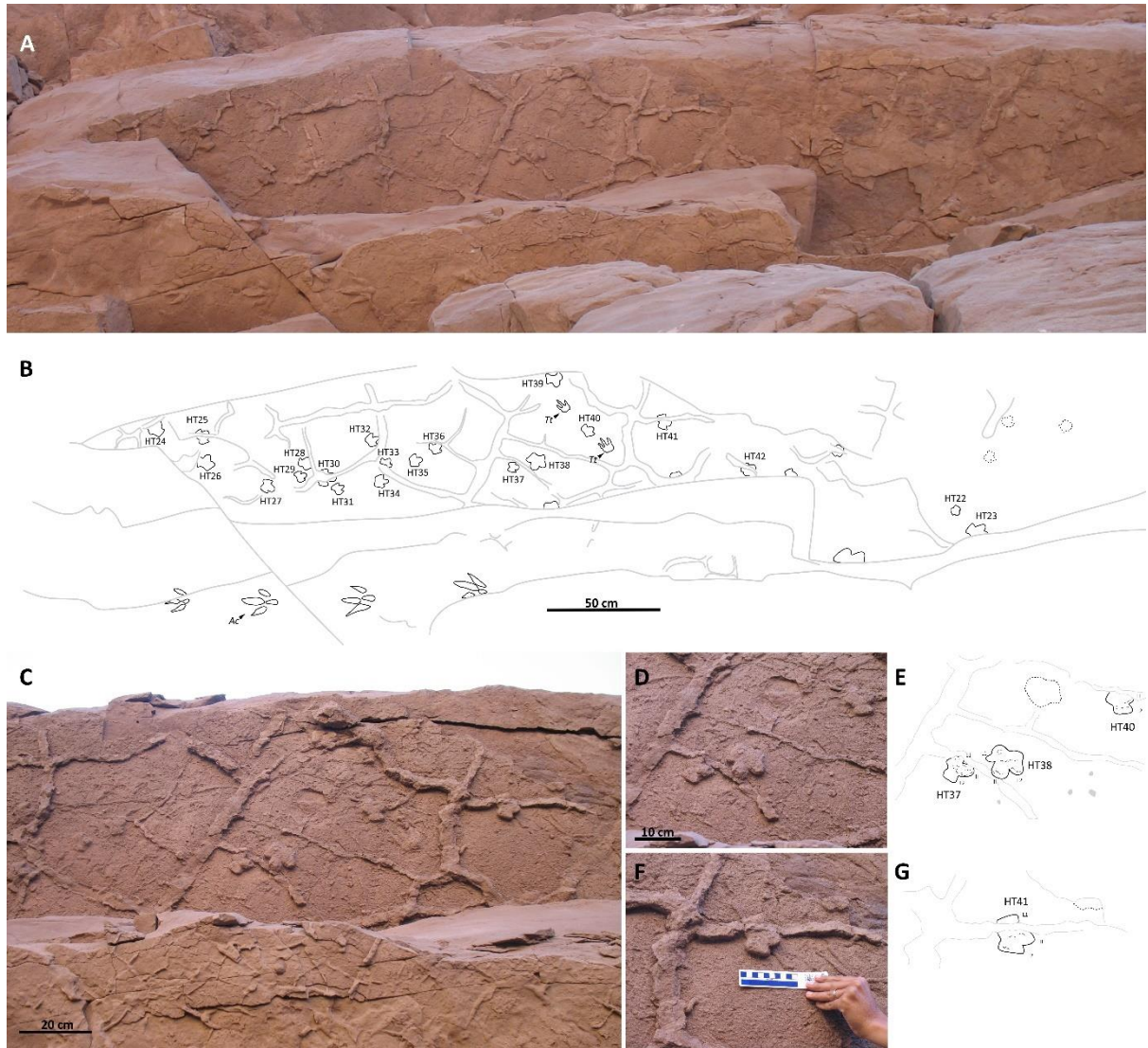


Figura 4.9. Huellas tridáctilas halladas en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista general de una superficie expuesta con múltiples huellas fósiles. **B.** Esquema interpretativo de la superficie de pisoteo completa. **C.** Vista en detalle de un sector de la superficie, donde se observan numerosas huellas en asociación con prominentes grietas de desecación. **D.** Ampliación donde se observan huellas con características morfológicas distintas. **E.** Esquema interpretativo correspondiente. **F.** Detalle de otro ejemplar. **G.** Esquema interpretativo correspondiente. Ac = *Aramayoichnus* isp., Tt = *Tacheria troyana*.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT24		5,5	6,3	55	-	4,6	-	-	-	-	-	-	-
HT25		6,9	7,6	49	3,7	5,7	4,4	1,8	2,4	2,1	28	36	37,7
HT26		6,7	8,7	48	4,6	6	4,4	2,3	3,2	2,1	32	30	36,7
HT27	3	6,8	6	51	4,6	5,7	4,9	1,5	2,7	1,6	26	31	35,4
HT28		6,3	6,7	52	4,5	5,3	-	2,3	-	-	29	34	31,8
HT29		6	4,1	44	3,9	6,2	4,2	1,4	2,7	1,4	28	31	26,2
HT30		-	7,5	48	4,1	-	3,9	1,8	3,7	1,8	28	32	36,2
HT31		5,6	5,9	49	-	4,8	3,6	-	2,1	1,8	-	28	21,2

HT32	6,2	6,8	46	4,6	5,3	4,1	1,9	2,5	1,7	27	24	36,5
HT33	-	7,1	58	-	-	-	2	2,6	1,3	29	26	-
HT34	6,8	6,2	54	4,4	6,5	4,4	1,8	2,1	1,5	25	29	30,2
HT35	5,6	5,7	56	3,3	4,7	3,9	2,3	2	1,5	15	15	21,4
HT36	5,7	6,7	63	3,8	4,5	3,9	2	2,9	1,7	39	39	24
HT37	6,2	5,7	51	3,9	5,5	4,1	2	2,7	2,4	29	27	28,6
HT40	6,1	6,7	53	4,3	5,5	4,5	2	2,4	1,8	34	26	23,5
HT41	6,4	7,5	50	4,5	5,9	4,2	2	3,3	1,8	29	38	31,8
HT42	6,9	5,7	57	4,2	6,2	3,7	2,3	2,3	2,1	26	31	29
\bar{X}	6,2	6,5	52,0	4,2	5,5	4,2	2,0	2,6	1,8	28,3	29,8	30,0
DE	0,5	1,0	4,8	0,4	0,6	0,3	0,3	0,5	0,3	5,1	5,8	5,8
Min	5,5	4,1	44,0	3,3	4,5	3,6	1,4	2,0	1,3	15,0	15,0	21,2
Max	6,9	8,7	63,0	4,6	6,5	4,9	2,3	3,7	2,4	39,0	39,0	37,7

Tabla 4.9. Medidas tomadas de las huellas V-S2-HT24 – HT37, V-S2-HT40 – HT42 presentes en una extensa superficie expuesta. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-HT38 – HT39

Fig. 4.9 D-E, Tabla 4.10

Material. 2 huellas individuales (V-S2-HT38 – HT39) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías y modelos tridimensionales generados por medio de la técnica de fotogrametría.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 7,6 cm y un ancho promedio de 8,4 cm. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales muestran una ligera escotadura. Las impresiones de los dígitos en general son cortas, robustas, y de extremos anteriores romos. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 4,8 cm y 2,6 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, es elongada, culmina con un ápice redondeado y presenta un leve estrechamiento basal; alcanzando un largo promedio de 6,5 cm y un ancho promedio de 3,5 cm. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 54°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 25°. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT38	3	7,6	8,7	49	4,9	6,5	5,4	2,4	3,8	3,3	24	27	50
HT39		7,5	8	59	5	6,5	4	2,5	3,1	2,1	28	23	42,9
\bar{X}		7,6	8,4	54,0	5,0	6,5	4,7	2,5	3,5	2,7	26,0	25,0	46,5
DE		0,1	0,5	7,1	0,1	0,0	1,0	0,1	0,5	0,8	2,8	2,8	5,0
Min		7,5	8,0	49,0	4,9	6,5	4,0	2,4	3,1	2,1	24,0	23,0	42,9
Max		7,6	8,7	59,0	5,0	6,5	5,4	2,5	3,8	3,3	28,0	27,0	50,0

Tabla 4.10. Medidas tomadas de las huellas V-S2-HT38 – HT39 presentes en una extensa superficie expuesta. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-HT43

Fig. 4.10, Tabla 4.11

Material. 1 huella aislada (V-S2-HT43) preservadas *in situ* y registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huella unglada de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 10,3 cm y un ancho promedio de 8,8 cm. El margen posterior muestra una ligera escotadura cóncava, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales conservados son rectilíneos. Las impresiones de los dígitos en general son cortas, anchas, y de extremos anteriores romos, dado por el que mejor se preserve en la muestra. La impresión del dígito lateral conservado tiene una longitud de 6,6 cm y un ancho de 2,4 cm. La impresión del dígito III es prominente y culmina con un ápice redondeado; alcanzando un largo máximo de 8,6 cm. El ángulo de divergencia estimado entre los dígitos externos es de 39°, mientras que el ángulo interdigital entre los dígitos conservados (III y uno lateral) presenta un valor de 21°. Además, en el contorno de la pisada, se observan estructuras secundarias interpretadas como rebordes de expulsión del sedimento, producto del desplazamiento de este al momento de la impresión del autopodio sobre el sustrato original. La huella está preservada como hiporrelieve convexo.

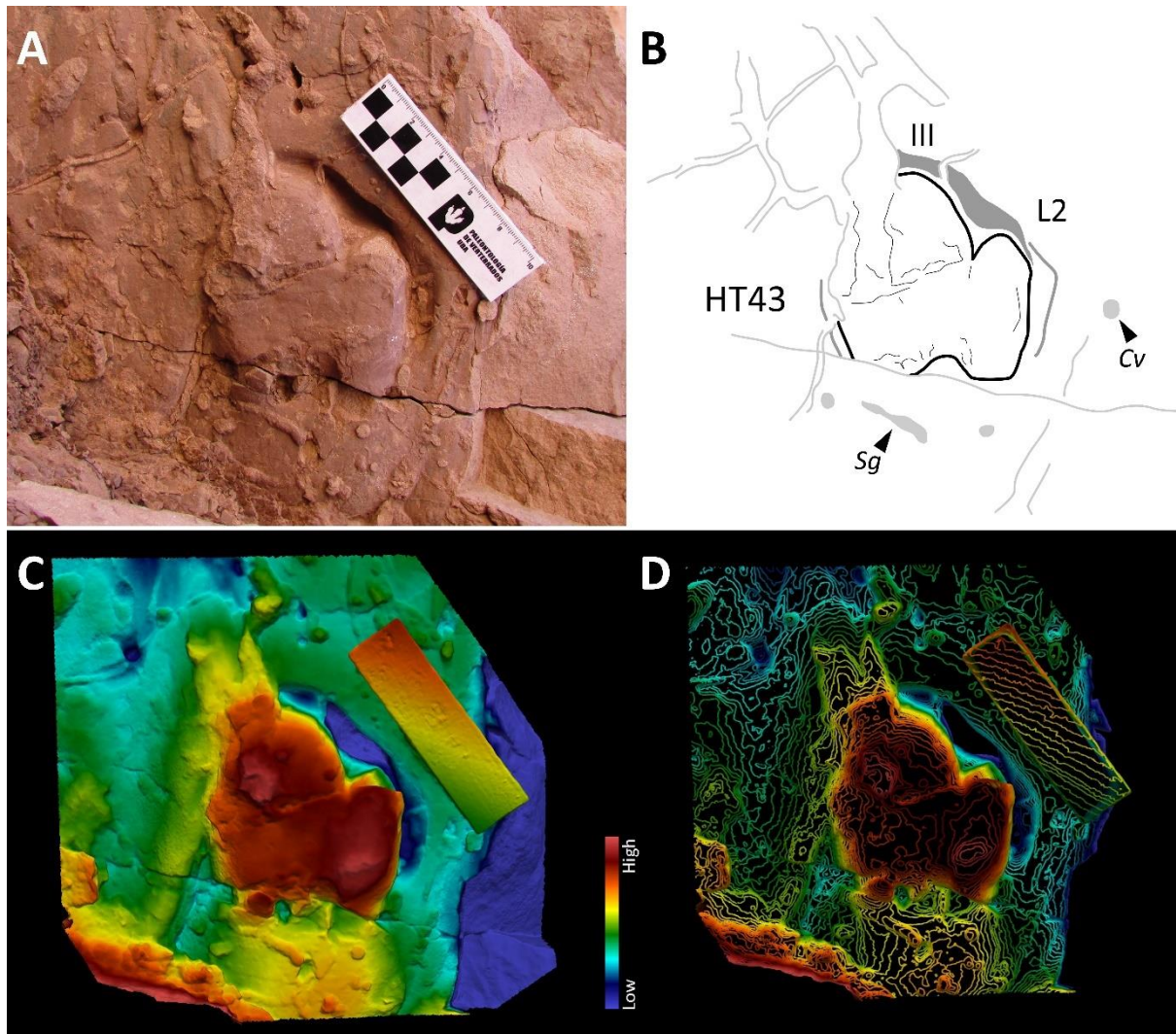


Figura 4.10. Huella tridáctila preservada en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista en planta de la huella aislada HT43. **B.** Esquema interpretativo del material, en el que se reconocen pequeñas grietas de desecación, trazas de invertebrados y estructuras asociadas a rebordes de expulsión del sedimento original (indicado en gris oscuro). **C.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D.** Mapa de curvas de nivel. *Cv* = *Capayanichnus vinchinensis*, *Sg* = *Scoyenia gracilis*.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT43	3	10,3	8,8	39	-	8,6	6,6	-	-	2,4	-	21,3	56,5

Tabla 4.11. Medidas tomadas del espécimen V-S2-HT43. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-HT44 – HT47
Fig. 4.11, Tabla 4.12

Material. 4 huellas (V-S2-HT44 – HT47), que conforman dos *sets* aislados, preservadas *in situ* en dos niveles estratigráficos distintos. Las huellas fueron registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular generalmente, con escotaduras cóncavas moderadas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales ligeramente escotados. En promedio, presentan una longitud y ancho total de 7,8 cm respectivamente. Las impresiones de los dígitos, en general, son algo elongadas y con extremos romos. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en largo y ancho, con valores promedio de 5,5 cm y 2,3 cm respectivamente; mientras que el dígito central es el de mayor tamaño, con 6,9 cm de largo y 3,2 cm de ancho, en promedio. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 37,5°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 16°.

Las huellas están organizadas en dos *sets* mano-pie diferentes que se encuentran conservados en dos niveles estratigráficos con continuidad casi inmediata. En ambos *sets*, las pisadas no presentan superposición entre ellas. Las huellas HT44 y HT45 conforman el *set 1*, con una distancia de 15,2 cm., mientras que el *set 2* está conformado por las huellas HT46 y HT47, con una distancia de 14,7 cm. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

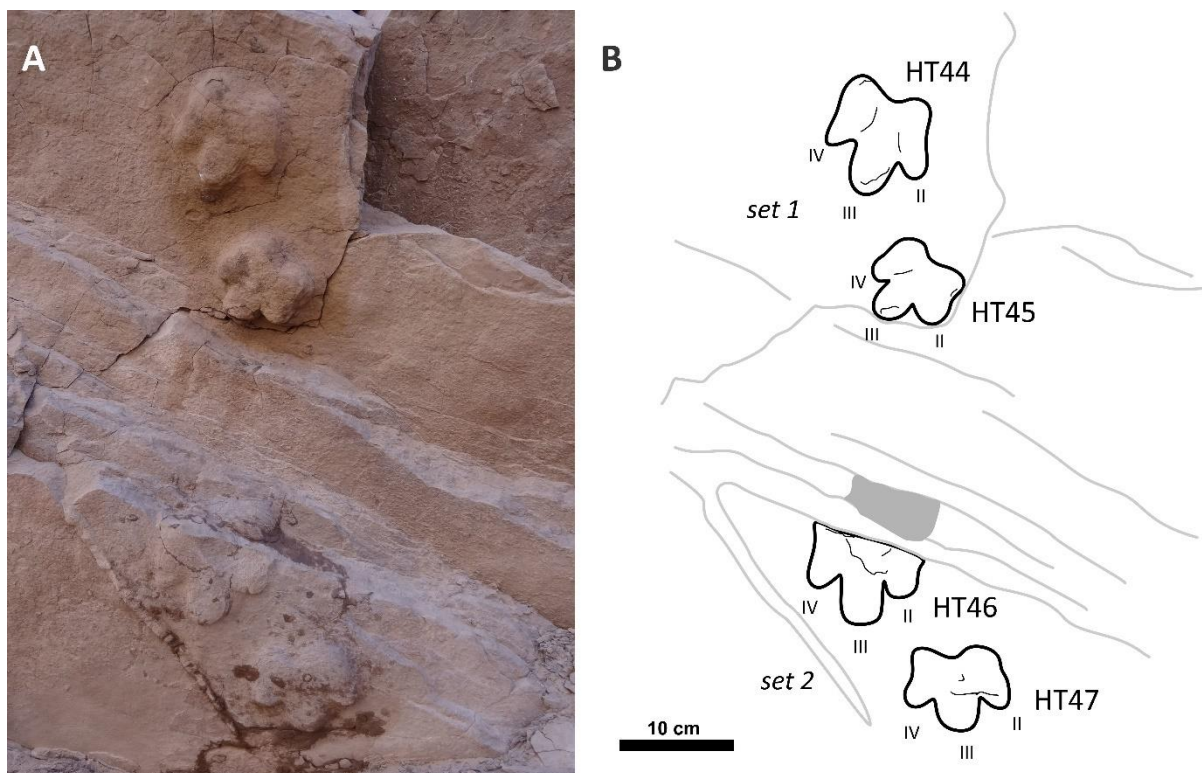


Figura 4.11. Huellas tridáctilas preservadas en diferentes niveles estratigráficos, en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista en planta de dos sets mano-pie (sets 1 y 2) de huellas (V-S2-HT44 – HT47) conservados en dos niveles estratigráficos con sucesión casi inmediata. **B.** Esquema interpretativo del material.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área	m-p
HT44	3	8,8	8,2	36	5,9	8,3	6,9	2,3	3,3	2,7	2,3	2,2	59,3	-
HT45		7,2	7,4	35	4,9	5,7	5	2,1	3,2	2,4	17	20	41,7	15,2
HT46		-	8,2	39	-	-	-	1,9	3,5	2,4	21	24	-	-
HT47		7,4	7,5	40	5,8	6,7	4,7	2,3	2,7	2,4	24	21	40,3	14,7
\bar{X}		7,8	7,8	37,5	5,5	6,9	5,5	2,2	3,2	2,5	16,1	16,8	47,1	15,0
DE		0,9	0,4	2,4	0,6	1,3	1,2	0,2	0,3	0,2	9,6	9,9	10,6	0,4
Min		7,2	7,4	35,0	4,9	5,7	4,7	1,9	2,7	2,4	2,3	2,2	40,3	14,7
Max		8,8	8,2	40,0	5,9	8,3	6,9	2,3	3,5	2,7	24,0	24,0	59,3	15,2

Tabla 4.12. Medidas tomadas de las huellas V-S2-HT44 – HT47. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, m-p = distancia mano-pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

V-S2-RT1

Fig. 4.12, Tablas 4.13, 4.14

Material. 1 rastrillada compuesta por 14 huellas (V-S2-RT1), que conforman siete sets mano-pie, preservadas *in situ*. Las huellas fueron registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro superior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial meandriforme con llanuras de inundación de desarrollo moderado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales presentan una leve escotadura. En promedio, las pisadas presentan una longitud total de 8,6 cm, y un ancho total promedio de 10,3 cm. En general, las impresiones de los dígitos son elongadas con ápices romos. Las impresiones de los dígitos externos son las más cortas, anchas, con un ápice redondeado y subiguales en longitud y ancho, y presentan un largo promedio de 6,1 cm y un ancho promedio de 2,9 cm. Por otra parte, la impresión del dígito III es la más larga, presenta una leve constricción en su base y un ápice redondeado, con una longitud promedio de 7,6 y un ancho de 3,9 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 50°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 28°.

La rastrillada RT1 presenta una longitud total de 236 cm y un ancho externo de 22,7 cm. Está conformada por catorce huellas organizadas en siete sets, sin superposición de pisadas dentro de cada uno, dispuestos de manera alternada. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican muy cercanas o directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 17° en promedio. La longitud del paso doble alcanza un promedio de 76,9 cm, mientras que el ángulo de paso mide 143,1°. La longitud del paso promedio es de 40 cm.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

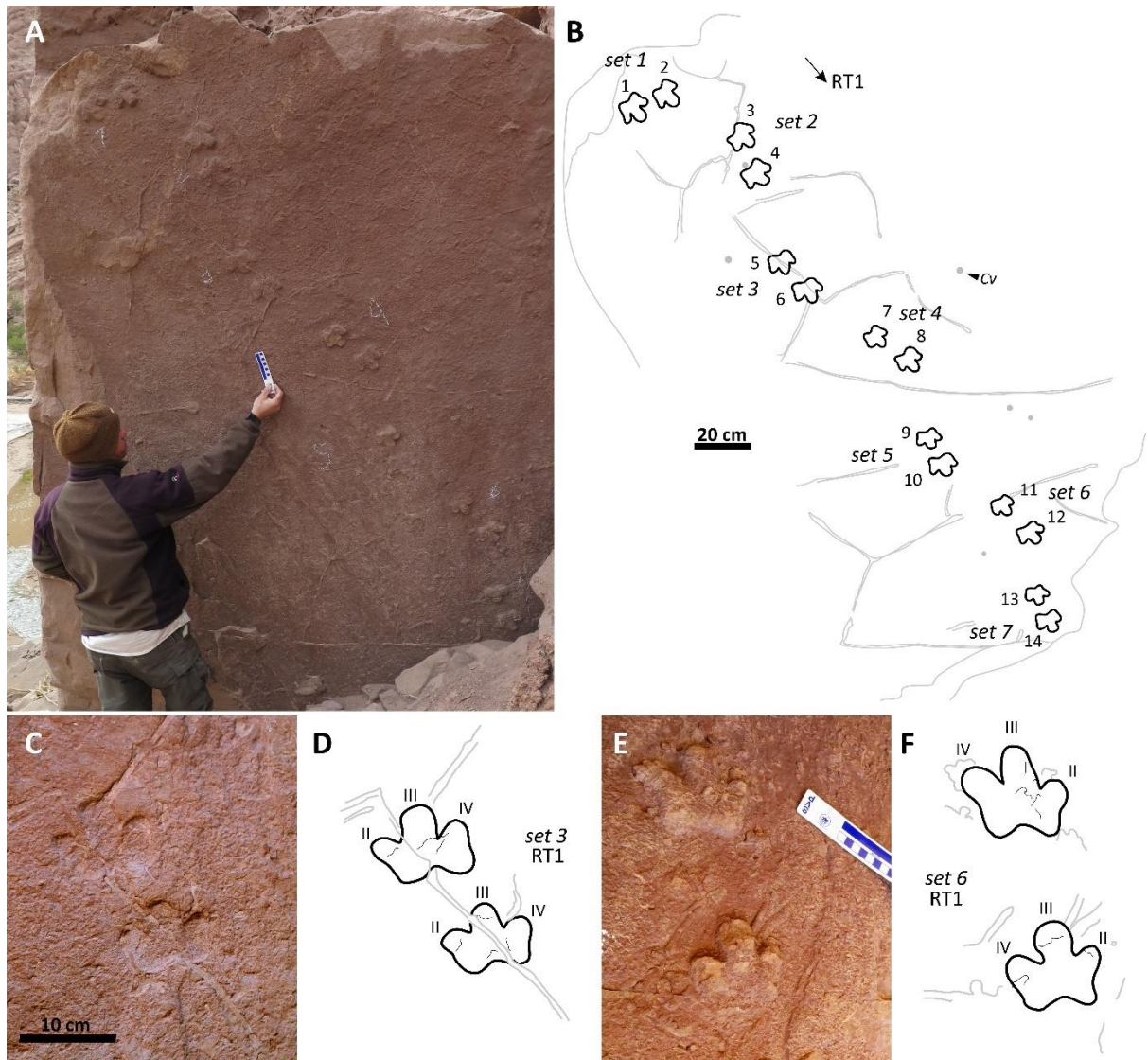


Figura 4.12. Rastrillada completa preservada en la superficie de un gran bloque caído en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista general de la rastrillada (V-S2-RT1). **B.** Esquema interpretativo de la misma, donde también se conservan delgadas grietas de desecación. **C–D.** Detalle del set 3 y su esquema interpretativo. **E–F.** Vista detallada del set 6 y su esquema. Cv = *Capayanichnus vinchinensis*.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT1-1		9,8	11,3	47	6,5	8,6	7,1	3,3	4,3	2,8	29	27	80,5
RT1-2		9,1	10,3	49	6,7	7,7	6,8	3	4,1	2,9	24	26	65,5
RT1-3		9,8	11	51	6,3	8,7	6,6	3,6	3,7	2,8	26	24	71,9
RT1-4		9,3	11,3	47	6,9	8,5	7,2	3,1	3,8	2,8	30	23	79,2
RT1-5	3	8,5	10,4	48	6,1	7,3	5,6	2,7	4,3	2,8	28	26	65,1
RT1-6		9,3	11,2	45	6,8	8,4	6,2	3,3	4,2	2,8	29	33	70,9
RT1-7		8,4	9,6	50	5,9	7,5	6	2,9	3,7	2,9	30	28	52,6
RT1-8		8,9	10	50	6,1	8,2	6,8	2,9	3,8	2,9	24	26	59,8
RT1-9		8	10	54	5,7	6,7	5,6	3,3	3,7	2,8	28	32	54,4

RT1-10	8,4	11,1	56	5,5	6,8	6,8	3,1	4,1	2,9	31	36	62,8
RT1-11	7,8	9,1	53	5,3	6,7	5,2	3	3,3	2,6	31	28	48,4
RT1-12	8,2	10	51	5,9	7,5	6	2,6	3,4	3,1	28	29	58,8
RT1-13	7,5	8,8	55	5,3	6,3	4,9	2,6	3,7	2,4	30	25	47,7
RT1-14	7,6	10,3	50	6	7,1	5,3	2,8	3,8	3,1	28	31	54,4
\bar{X}	8,6	10,3	50,4	6,1	7,6	6,2	3,0	3,9	2,8	28,3	28,1	62,3
DE	0,8	0,8	3,2	0,5	0,8	0,8	0,3	0,3	0,2	2,3	3,7	10,5
Min	7,5	8,8	45,0	5,3	6,3	4,9	2,6	3,3	2,4	24,0	23,0	47,7
Max	9,8	11,3	56,0	6,9	8,7	7,2	3,6	4,3	3,1	31,0	36,0	80,5

Tabla 4.13. Medidas tomadas de las huellas que conforman la rastrillada V-S2-RT1.

Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, LI = largo del dígito I, LIII = largo del dígito III, LII = largo del dígito II, AI = ancho del dígito I, AIII = ancho del dígito III, AII = ancho del dígito II, Ang I-III = ángulo interdigital entre los dígitos I y III, Ang III-II = ángulo interdigital entre los dígitos III y II, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT1-1	-	-	-	-	17	236	22,7
RT1-2	-	-	-	13,1	16		
RT1-3	-	39	-	-	21,2		
RT1-4	-	41,2	-	14,1	14		
RT1-5	72,2	45,6	116,5	-	11		
RT1-6	83,2	45,2	154,2	14,4	12		
RT1-7	83,7	41,2	140	-	9,6		
RT1-8	83,7	43,3	144,1	14,6	18,4		
RT1-9	80,4	40,6	150,8	-	14,5		
RT1-10	76	38,3	138,3	11,6	20,9		
RT1-11	74,3	36,2	158,5	-	12		
RT1-12	74,5	35,7	141	14,4	16		
RT1-13	70,8	36,6	150,8	-	25		
RT1-14	70,2	37,2	136,4	12	28		
\bar{X}	76,9	40,0	143,1	13,5	16,8		
DE	5,4	3,4	11,9	1,2	5,4		
Min	70,2	35,7	116,5	11,6	9,6		
Max	83,7	45,6	158,5	14,6	28,0		

Tabla 4.14. Medidas tomadas para la rastrillada V-S2-RT1. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

V-S2-RT2

Fig. 4.13, Tablas 4.15, 4.16

Material. 1 rastrillada compuesta por 5 huellas (V-S2-RT2) preservadas *in situ*. Las huellas fueron registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro inferior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial anastomosado con llanuras de inundación de desarrollo limitado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular irregular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectilíneos. En promedio, las pisadas presentan una longitud total de 13 cm, y un ancho total promedio de 10,4 cm. En general, y en las huellas donde se conservan con claridad, las impresiones de los dígitos son cortas y con ápices romos. Las impresiones de los dígitos externos son las de menores dimensiones y subiguales en longitud y ancho, presentando un largo promedio de 9,4 cm y un ancho promedio de 2,9 cm. Por otra parte, la impresión del dígito III es la más larga, con un ápice redondeado, y con una longitud promedio de 11,6 y un ancho de 4 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 33°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 18°. Además, se observan alrededor del contorno de las pisadas (ej., RT1-1 y RT1-2) estructuras secundarias interpretadas como rebordes de expulsión del sedimento, producto del desplazamiento de este al momento de la impresión sobre el sustrato original.

La rastrillada RT2 presenta una longitud total de 175 cm y un ancho externo de 30,3 cm. Está conformada por cinco huellas que no se organizan de forma determinada, y se disponen de forma alternada. Las huellas se ubican muy cercanas a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 15° en promedio. La longitud del paso doble medida es de 157,5 cm, mientras que el ángulo de paso mide 170°. La longitud del paso promedio es de 80,3 cm. Las huellas se encuentran preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

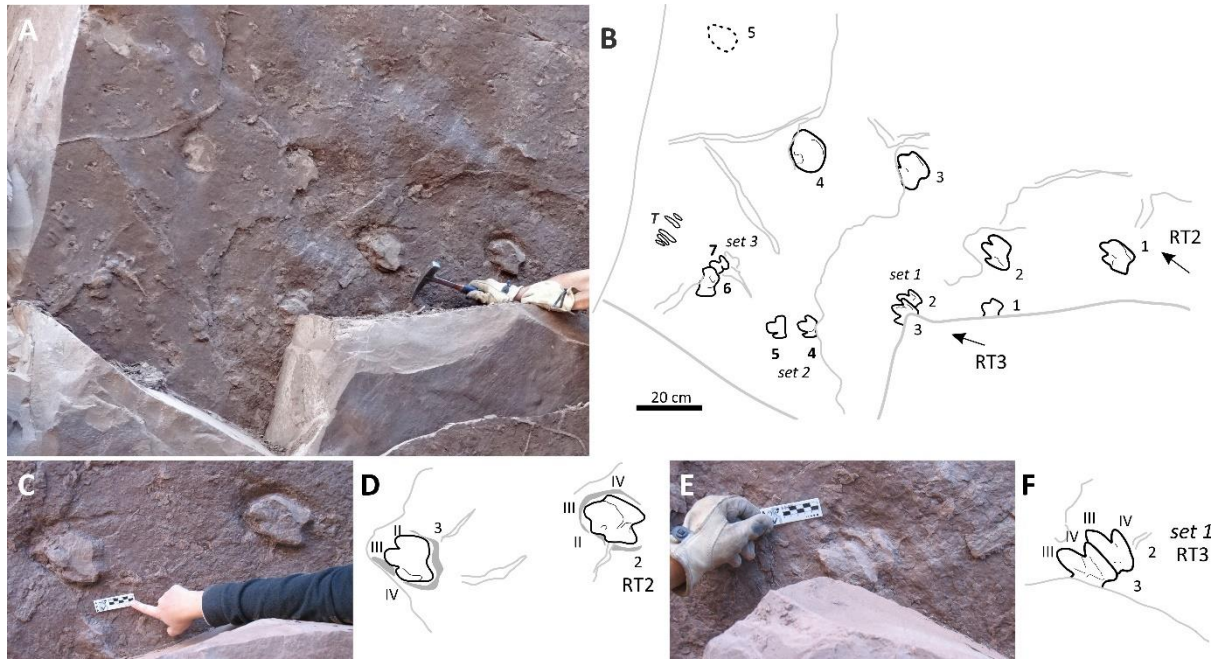


Figura 4.13. Rastrilladas preservadas en una superficie expuesta en la Quebrada de la Troya (V-S2). **A.** Vista general de la superficie con las rastrilladas (V-S2-RT2 y V-S2-RT3). **B.** Esquema interpretativo de la misma. **C-D.** Detalle una secuencia de huellas consecutivas pertenecientes a la rastrillada RT2 y su esquema interpretativo. **E-F.** Vista detallada del set 1 de la rastrillada RT3, y su esquema. *T = Tacheria troyana*.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT2-1		14,8	9,2	26	10	12,5	9,7	3	3,4	3	15	17	115,3
RT2-2		12	11,6	37	9,1	11,1	8,8	2,8	4,5	2,8	20	21	102,9
RT2-3	3	13,9	10,7	32	-	11,3	9,3	-	-	-	18	17	106
RT2-4		13,8	12,4	37	-	11,6	-	-	-	-	-	-	116,5
RT2-5		10,3	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
\bar{X}		13,0	10,4	33,0	9,6	11,6	9,3	2,9	4,0	2,9	17,7	18,3	110,2
DE		1,8	1,8	5,2	0,6	0,6	0,5	0,1	0,8	0,1	2,5	2,3	6,7
Min		10,3	8,0	26,0	9,1	11,1	8,8	2,8	3,4	2,8	15,0	17,0	102,9
Max		14,8	12,4	37,0	10,0	12,5	9,7	3,0	4,5	3,0	20,0	21,0	116,5

Tabla 4.15. Medidas tomadas para las huellas que conforman la rastrillada V-S2-RT2.

Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, LI = largo del dígito I, LIII = largo del dígito III, LII = largo del dígito II, AI = ancho del dígito I, AIII = ancho del dígito III, AII = ancho del dígito II, Ang I-III = ángulo interdigital entre los dígitos I y III, Ang III-II = ángulo interdigital entre los dígitos III y II, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT2-1	-	-	-	-	11,5	175	20,3
RT2-2	-	-	-	41,8	11,7		
RT2-3	-	79,5	-	42,3	16,8		

RT2-4	-	78	-	40	16,5
RT2-5	157,5	83,3	170	45,3	13,2
\bar{X}	-	80,3	-	42,5	15,5
DE	-	2,7	-	2,2	2,6
Min	-	78,0	-	40,0	11,5
Max	-	83,3	-	45,3	16,8

Tabla 4.16. Medidas tomadas para la rastrillada V-S2-RT2. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

V-S2-RT3

Fig. 4.13 E-F, Tablas 4.17, 4.18

Material. 1 rastrillada compuesta por 7 huellas (V-S2-RT2), preservadas *in situ*, que se organizan en al menos tres *sets*. Las huellas fueron registradas a través de fotografías.

Procedencia. Miembro inferior de la Formación Vinchina en la Quebrada de la Troya (V-S2). En niveles interpretados como un sistema fluvial anastomosado con llanuras de inundación de desarrollo limitado (Vera y Krapovickas, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectilíneos. En promedio, las pisadas presentan una longitud total de 6,8 cm, y un ancho total promedio de 8,2 cm. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales, cortas y con ápices acuminados, presentando un largo promedio de 5,3 cm y un ancho promedio de 2 cm. Por otra parte, la impresión del dígito III es la más prominente, con una base expandida y un ápice redondeado, y con una longitud promedio de 6,9 y un ancho de 3,1 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 40°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 20°.

La rastrillada RT3 presenta una longitud total de 108,2 cm y un ancho externo de 21,9 cm. Está conformada por siete huellas, de las cuales una se presenta de forma individual y el resto se organizan en tres *sets*. De estos, dos presentan superposición de pisadas, lo que sugiere que las huellas superiores corresponden a la impresión del pie. Las huellas se ubican cercanas a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 25° en promedio. La longitud del paso doble medida es de 71,8 cm, mientras que el ángulo de paso mide 146°. La longitud del paso promedio es de 37 cm. Las huellas se encuentran preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera y Krapovickas (2022).

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT3-1	3	6,5	6,6	38,7	5,1	6,4	-	1,9	3,1	-	15,6	-	35,3

RT3-2	8,9	-	-	-	7,9	5,6	-	2,8	1,7	-	19,5	-
RT3-3	8,6	7,8	37,8	5,5	8	6,8	2,2	2,6	1,7	23,7	22,1	41,6
RT3-4	6,5	7,7	47,3	5,1	6	4,9	2,2	3,3	1,8	16,8	21,1	37
RT3-5	6,8	7,7	35,5	3,5	6,3	4,4	2,4	3,7	1,9	24	18	45
RT3-6	5,1	11	-	6,2	-	-	2	-	-	-	-	61
RT3-7	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
\bar{X}	6,8	8,2	39,8	5,1	6,9	5,4	2,1	3,1	1,8	20,0	20,2	44,0
DE	1,5	1,7	5,2	1,0	1,0	1,0	0,2	0,4	0,1	4,4	1,8	10,3
Min	5,0	6,6	35,5	3,5	6,0	4,4	1,9	2,6	1,7	15,6	18,0	35,3
Max	8,9	11,0	47,3	6,2	8,0	6,8	2,4	3,7	1,9	24,0	22,1	61,0

Tabla 4.17. Medidas tomadas para las huellas que conforman la rastrillada V-S2-RT3.

Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdígital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdígital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT3-1	-	-	-	-	29,2	108,2	21,9
RT3-2	-	-	-	-	21,9		
RT3-3	-	32,1	-	5,9	7,8		
RT3-4	-	37	-	-	30		
RT3-5	77,2	45,2	169,7	11	37		
RT3-6	70,7	38,6	140	-	16,2		
RT3-7	67,6	32	128,7	7,4	33		
\bar{X}	71,8	37,0	146,1	8,1	25,0		
DE	4,9	5,4	21,2	2,6	10,3		
Min	67,6	32,0	128,7	5,9	7,8		
Max	77,2	45,2	169,7	11,0	37,0		

Tabla 4.18. Medidas tomadas para la rastrillada V-S2-RT3. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

V-S3-MB1 – MB4

Fig. 4.14, Tabla 4.19

Material. 4 huellas (V-S3-MB1 – MB4) registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría.

Procedencia. Miembro inferior de la Formación Vinchina en la Quebrada Pedregal Negro (V-S3). En niveles interpretados como depósitos de areniscas finas de un *crevasse splay* en un sistema anastomosado (Krapovickas et al., 2023).

Descripción. Estructuras de morfología inconsistente y de contorno semicircular. El borde externo es generalmente subcircular a levemente ovalado, con dimensiones promedio de 11,6 cm de longitud por 9,5 cm de ancho. En la región central de cada impresión se observa un reborde interno que está elevado y es estrecho, que delimita un óvalo de aproximadamente 5,8 cm de largo por 3,5 cm de ancho. No se identifican impresiones digitales de manera clara. Se encuentran preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue descrito en Krapovickas *et al.* (2023), y su nomenclatura se deriva de la mención original (Morphotype B).

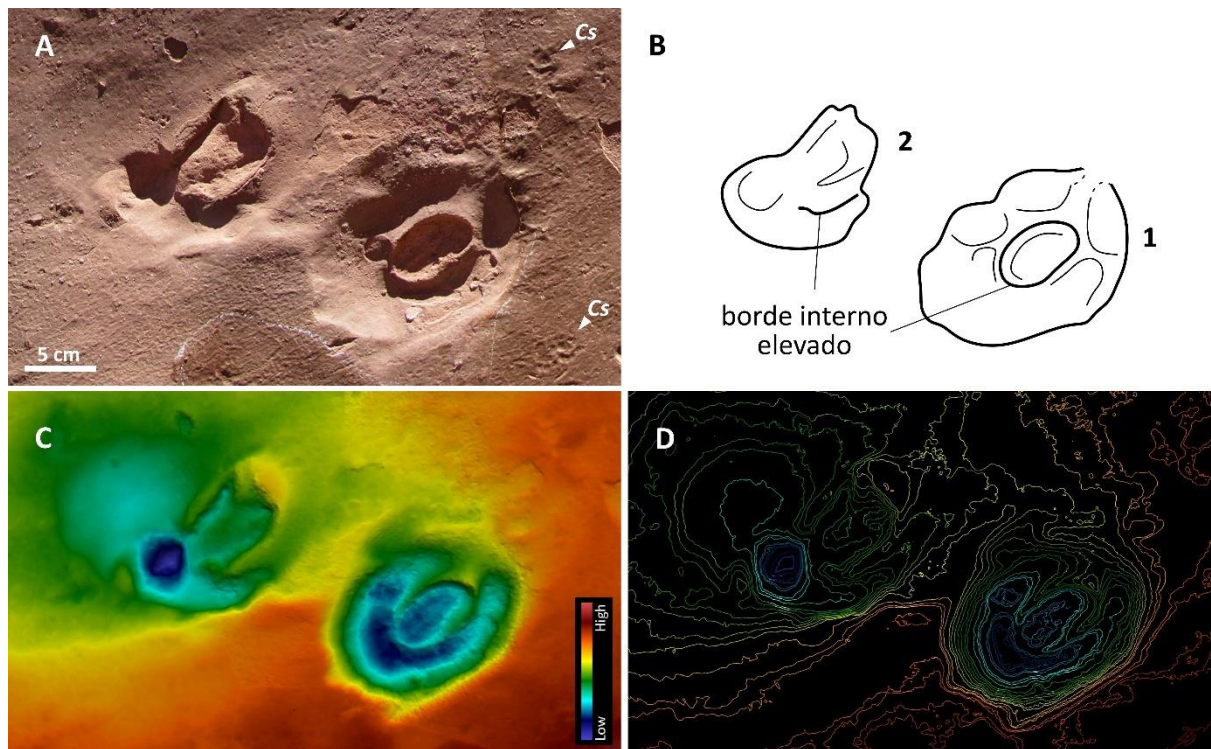


Figura 4.14. Estructuras semicirculares preservadas en la Quebrada Pedregal Negro (V-S3). **A.** Vista de las huellas V-S3-MB1 y V-S3-MB2. **B.** Esquema interpretativo del material. **C.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D.** Mapa de curvas de nivel. Cs = *Carnivoripeda sudamericana*.

N° de huella	Contorno externo		Contorno interno	
	L	A	L	A
MB-1	8,5	9	5,5	3,9
MB-2	-	-	4,8	2,5
MB-3	-	-	7	4,4
MB-4	14,7	10	6,1	3,3
\bar{X}	11,60	9,50	5,85	3,53
DE	4,38	0,71	0,93	0,82
Min	8,50	9,00	4,80	2,50
Max	14,70	10,00	7,00	4,40

Tabla 4.19. Medidas tomadas para las pisadas V-S3-MB1 – MB4. Abreviaturas: L = largo, A = ancho, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.2. Huellas asignables a *Litopterna* en la Formación Toro Negro

La icnofauna de tetrápodos registrada hasta el momento en la Formación Toro Negro se encuentra preservada sobre una única superficie expuesta, correspondiente a la base de un estrato asignado a la parte inferior del Miembro inferior de la unidad (aquí denominado Sitio TN-S1). Dicha superficie se encuentra en un bloque caído y fracturado en dos piezas, donde las huellas fósiles conforman una única superficie de pisoteo (Fig. 4.15). La extensión expuesta alcanza aproximadamente los 36,4 m², y todos los icnofósiles se conservan como hiporrelieves convexos (moldes naturales). Esta superficie corresponde a niveles interpretados como el techo de depósitos de canal, asociados a barras arenosas emergentes (Krapovickas *et al.*, 2009). El esquema estratigráfico donde se señala la posición del nivel portador de huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.3).

La icnoasociación está compuesta predominantemente por abundantes huellas de tetrápodos producidas por diversos mamíferos y aves (ver Sección 3.2), junto con escasos ejemplares de trazas de invertebrados reconocidos como *Palaeophycus tubularis* y *Helminthopsis hieroglyphica* (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025). Esta superficie se caracteriza por una alta concentración de huellas de distintas asignaciones icnotaxonómicas, y por la alta superposición entre estas y entre estructuras sedimentarias (grietas de desecación y marcas de adhesión), las cuales reflejan distintos eventos de pisoteo asociados al desplazamiento de múltiples individuos en diferentes momentos (ver Capítulo 6).

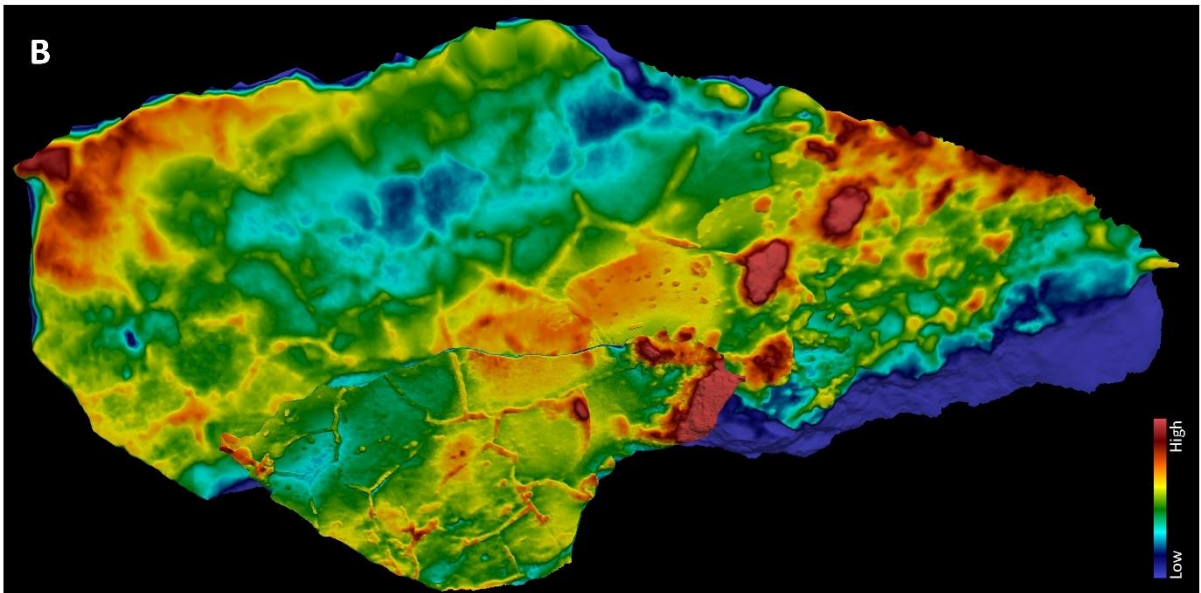


Figura 4.15. Huellas fósiles preservadas en un gran bloque caído y fracturado correspondiente a niveles de la Formación Toro Negro, en la Quebrada de la Troya. **A.** Ortofoto obtenida del modelo tridimensional generado a través de fotogrametría. **B.** Mapa de profundidad en color: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **C.** Esquema interpretativo de la superficie total. *Mr* = huellas de *macrauchenidos*, *O* = huellas *monodáctilas*.

4.2.1. Huellas tridáctilas

TN-S1-M1 – M6

Fig. 4.16, Tabla 4.20

Material. 4 huellas (TN-S1-MB1 – MB4) registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría. Además, se tomaron dos moldes de yeso de la huella M1 (CRILAR-IC15, y CPBA-V14298).

Procedencia. Miembro inferior de la Formación Toro Negro en la Quebrada de la Troya (TN-S1). En niveles interpretados como el techo de depósitos de canal, asociados a barras arenosas emergentes (Krapovickas et al., 2009).

Descripción. Huellas de contorno subcircular a subcuadrangular. En el margen posterior de las huellas, se observa una ligera escotadura cóncava sobre el eje del dígito medio. Las impresiones de los dígitos son cortas, anchas y sus extremos anteriores son redondeados. Las impresiones de los dígitos externos alcanzan, en promedio, una longitud total de 8,3 cm y un ancho de 3,7 cm. La impresión del dígito medio es la más prominente, siendo aproximadamente un 50 % más larga, y casi el doble de ancha, con ápices romos a globulares. En promedio, presenta una longitud total de 11 cm y un ancho promedio de 6 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 50°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 24°.

Comentarios. Este material fue descrito en Krapovickas et al. (2009), y su nomenclatura se deriva de la original (M = *Macrauchenichnus*).

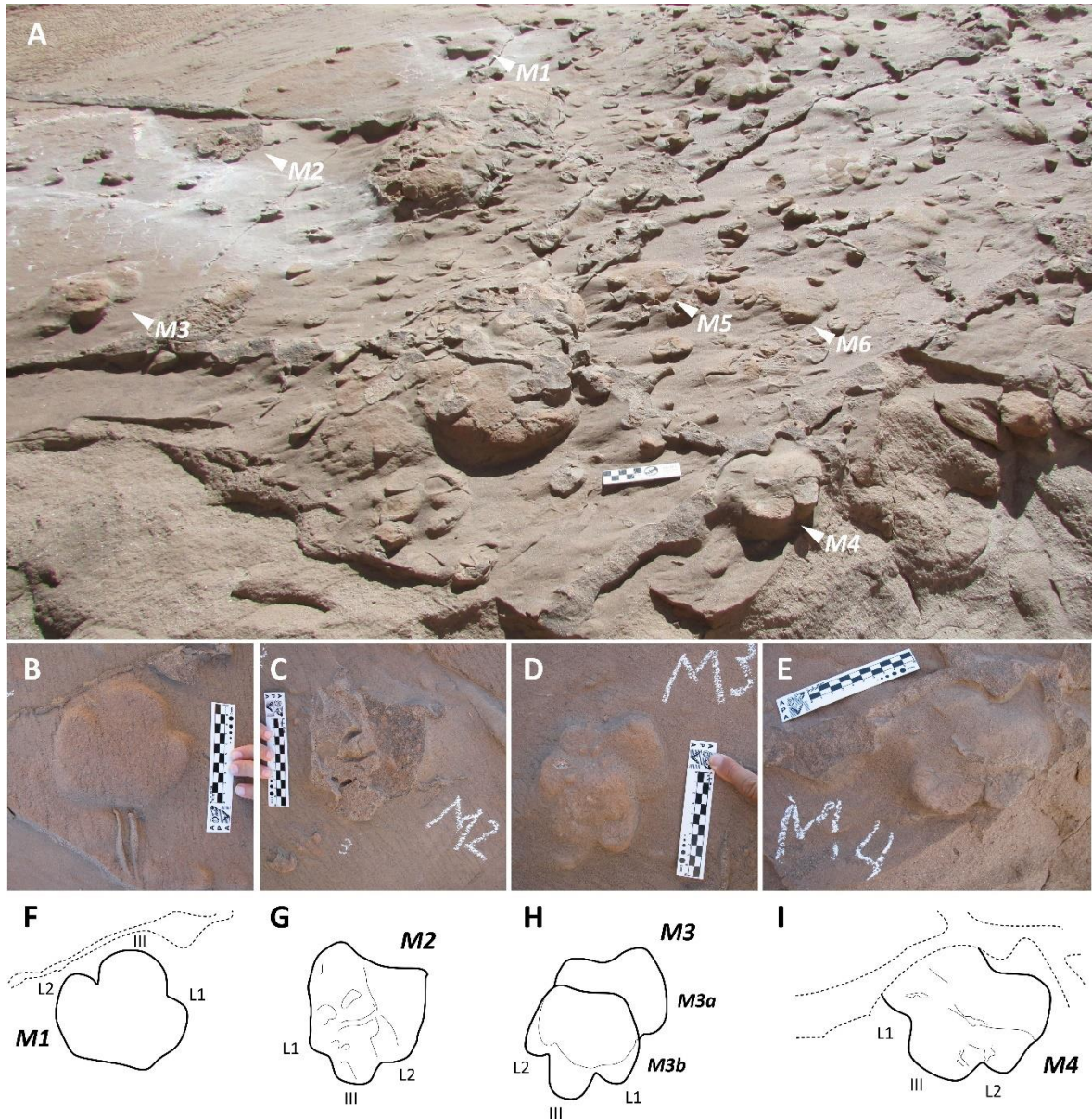


Figura 4.16. Huellas preservadas sobre la superficie de un gran bloque caído en la Quebrada de la Troya (TN-S1). **A.** Vista general de un sector de la superficie de pisoteo donde se concentran las huellas tridáctilas TN-S1-M1 – M6. **B–E.** Fotografías de las huellas en detalle. **F–I.** Esquemas interpretativos correspondientes de cada material.

Nº de huella	NºD	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
M1		12,49	13,75	65,66	8,07	11,98	9,07	3,71	7,13	4,24	47,44	27,22	118,16
M2		14,23	12,74	37,66	11,13	14,19	10,55	4,13	5,79	3,61	21,76	16,49	158,39
M3a	3	10,03	10,78	47,68	8,03	9,99	6,24	3,20	4,14	2,35	25,05	23,71	96,89
M3b		10,47	12,51	51,90	8,05	8,22	7,11	3,39	6,52	2,58	25,86	26,47	99,10
M4		11,79	13,22	46,70	8,67	10,62	8,60	3,92	6,58	3,53	28,54	20,33	116,86
\bar{X}		11,80	12,60	49,98	8,79	11,00	8,31	3,67	6,04	3,26	29,73	22,84	117,88
DE		1,67	1,12	10,13	1,33	2,24	1,68	0,37	1,15	0,78	10,19	4,46	24,67
Min		10,03	10,78	37,96	8,03	8,22	6,24	3,20	4,16	2,35	21,76	16,49	96,89

Max	14,23	13,75	65,66	11,13	14,19	10,55	4,13	7,13	4,24	47,44	27,22	158,39
------------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	------	------	------	-------	-------	--------

Tabla 4.20. Medidas tomadas para las huellas TN-S1-M1 – M6. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdígital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdígital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

4.2.2. Huellas monodáctilas

TN-S1- HO1 – HO247

TN-S1-RO1

Fig. 4.17, Tablas 4.21. 4.22

Material. 247 huellas (TN-S1- HO1 – HO247) registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría. Además, se tomaron dos moldes de yeso de un ejemplar (CPBA-V14289, y CPBA-V14285). Del total de pisadas reconocidas, se tomaron medidas de 175 ejemplares, las cuales conservan su contorno totalmente. Además, se incluye una rastrillada compuesta por 8 pisadas (TN-S1-RO1).

Procedencia. Miembro Inferior de la Formación Toro Negro en la Quebrada de la Troya (TN-S1). En niveles interpretados como el techo de depósitos de canal, asociados a barras arenosas emergentes (Krapovickas et al., 2009).

Descripción. Huellas atribuidas a ungulados de tamaño pequeño a mediano, caracterizados por extremidades homópoda y funcionalmente monodáctilas. Las impresiones presentan un contorno elíptico cerrado, con el eje longitudinal notablemente más desarrollado que el transversal. En vista plantar, presentan un margen anterior angosto en contraste con un margen posterior considerablemente más ancho (Fig. 4.17A-D). En vista lateral, la región anterior exhibe una mayor profundidad, lo que sugiere una correspondencia con la zona de mayor carga durante la fase de apoyo del autopodio en el sustrato (Fig. 4.17E). El eje longitudinal es casi el doble del eje transversal. Las impresiones correspondientes a los miembros anteriores y posteriores son morfológica y dimensionalmente similares, con una longitud promedio de 5,5 cm y un ancho promedio de 3 cm.

La rastrillada (TN-S1-RO1) reconocida dentro del conjunto de huellas monodáctilas está compuesta por ocho pisadas, de las cuales dos se presentan de forma individual (una al inicio de la rastrillada y la segunda al final de la misma), y el resto se organizan en tres *sets* mano-pie (Fig. 4.17 F-G). Dentro de dichos *sets*, las pisadas no presentan superposición entre sí, se disponen lateralmente una respecto de la otra. La distancia dentro del *set* es corta, con un promedio de 6,2 cm; la longitud del paso es en promedio de 30,7 cm; el paso doble es de 60 cm; y el ángulo del paso presenta un valor medio de 158°. Las huellas se conservan como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Vera *et al.* (2025).

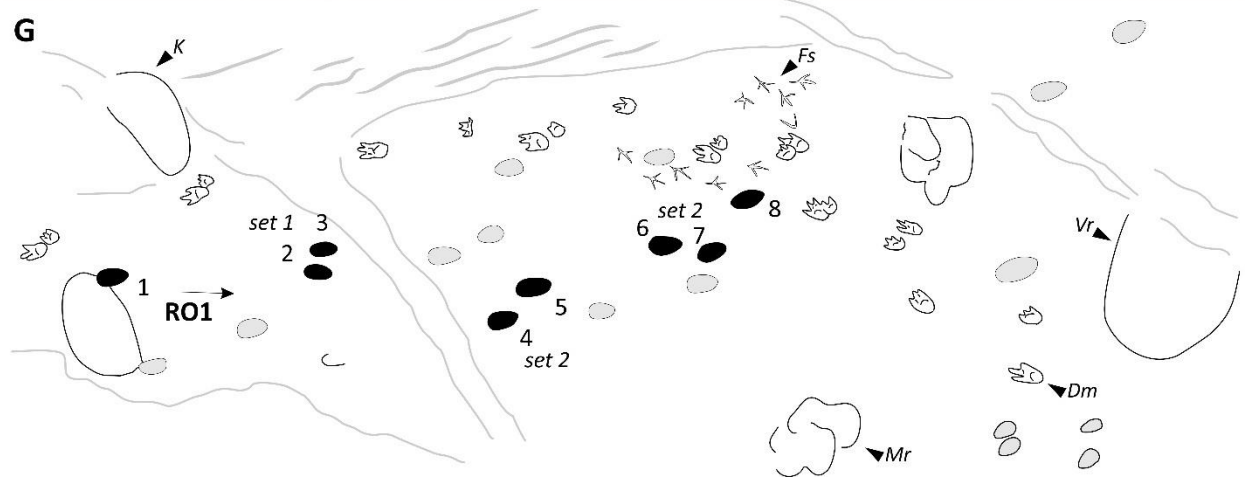
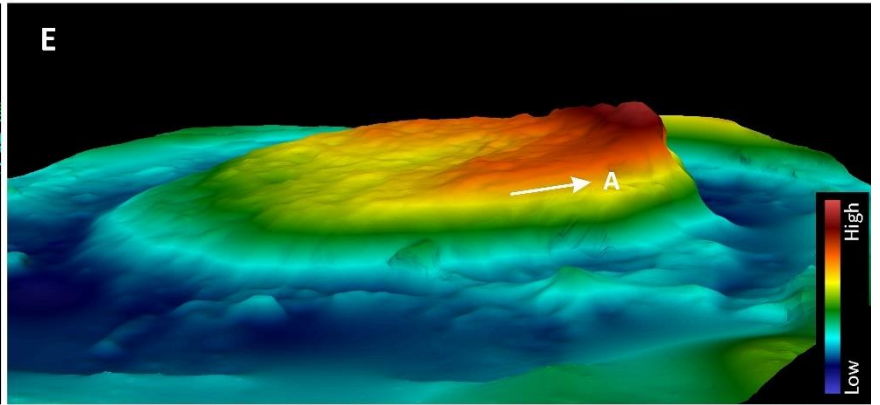
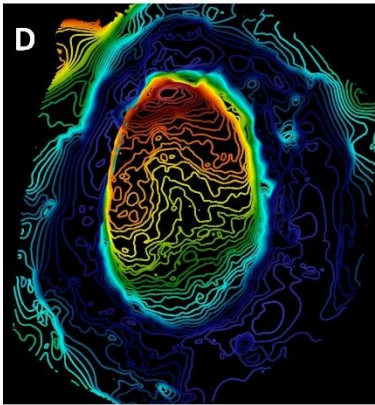
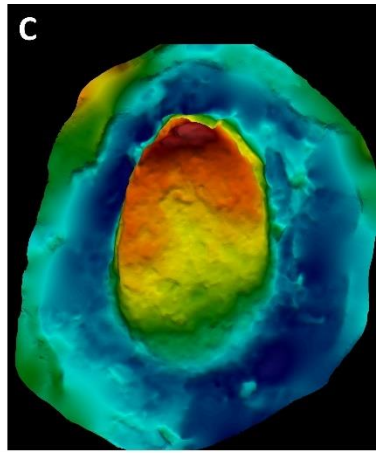
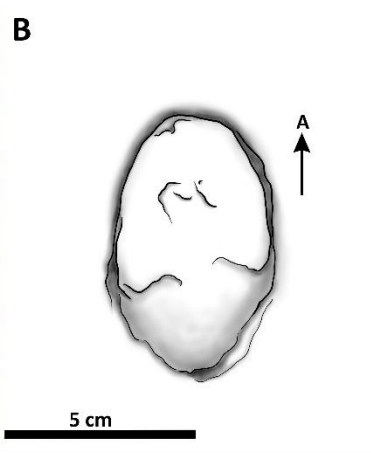
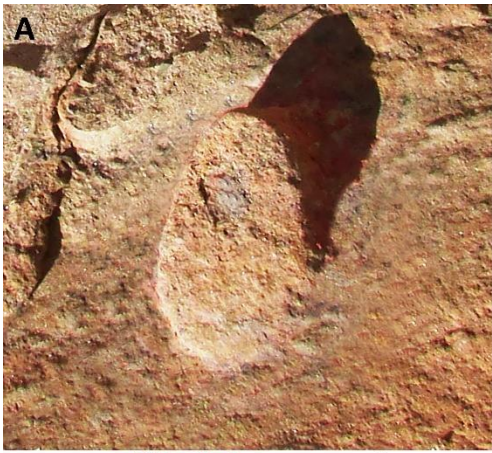


Figura 4.17. Huellas monodáctilas preservadas sobre la superficie de un gran bloque caído en la Quebrada de la Troya (TN-S1). **A.** Vista detallada de una huella monodáctila correspondiente al conjunto TN-S1-HO1–HO247. **B.** Esquema interpretativo, con una flecha que indica la región anterior de la huella. **C.** Mapa de profundidad en escala de colores del molde de silicona confeccionado en el campo (CPBA-V14289), escaneado mediante escáner manual para generar un modelo tridimensional. **D.** Mapa de curvas del mismo molde. **E.** Vista lateral de CPBA-V14289 que evidencia un aumento de profundidad en la porción anterior respecto de la posterior (flecha blanca). **F.** Vista general de una porción de la superficie portadora de huellas, mostrando la rastrillada recuperada a partir del grupo de huellas. **G.** Dibujo del contorno con la rastrillada (RO1) destacada en negro sólido. A = anterior. *Dm* = *Dolichotichnus marae*, *Fs* = *Fuscinapeda sirin*, *K* = huellas arriñonadas, *Vr* = *Venatoripes riojanus*.

Nº de huella	LT	AT	Área
1	5,69	3,02	12,85
2	6,98	2,75	15,32
3	5,70	2,59	12,50
4	5,34	2,95	12,68
5	4,77	3,40	11,27
6	5,87	2,89	13,03
7	5,77	3,26	14,08
8	5,63	3,28	11,97
9	6,16	2,89	13,38
10	4,85	2,76	10,56
11	5,39	2,80	16,90
12	4,99	2,91	14,26
13	6,39	2,92	15,67
14	5,52	3,30	12,15
15	5,04	2,92	7,39
16	5,24	3,23	11,27
17	4,91	3,10	10,92
18	5,13	2,97	11,44
19	5,79	2,85	13,91
20	5,75	3,29	15,49
21	5,22	3,11	10,92
22	5,35	2,83	11,27
23	5,42	3,27	13,91
24	4,81	2,59	12,15
25	6,12	3,39	14,44
26	7,01	3,00	16,37
27	6,30	3,40	14,61
28	6,69	3,60	16,20
29	6,81	4,01	16,02

30	6,62	3,39	14,79
31	5,66	2,87	14,08
32	5,69	2,92	13,38
33	5,18	2,98	10,74
34	5,35	3,17	13,73
35	4,44	2,63	10,39
36	4,97	2,72	11,27
37	4,61	2,75	10,04
38	5,24	2,91	11,27
39	5,47	2,75	11,97
40	5,47	2,74	13,38
41	5,13	2,83	13,56
42	5,49	2,53	11,62
43	5,73	2,88	12,15
44	5,21	3,34	12,15
45	5,96	2,62	17,43
46	6,04	2,87	13,38
47	4,94	2,86	11,27
48	5,61	2,68	12,68
49	5,13	2,75	10,74
50	5,89	2,81	14,44
51	6,16	2,75	17,25
52	5,06	2,66	11,27
53	6,01	2,85	14,96
54	5,18	2,39	8,45
55	4,97	2,49	11,97
56	5,09	2,43	12,50
57	5,48	2,70	14,26
58	4,99	2,11	12,32
59	5,66	2,75	13,38
60	5,31	2,78	12,15
61	5,58	2,80	14,96
62	5,76	2,55	12,85
63	5,12	2,94	11,44
64	4,38	2,14	6,87
65	4,83	2,68	11,27
66	5,18	2,54	10,56
67	5,70	2,54	11,80
68	5,38	3,54	15,14
69	4,79	2,72	10,39
70	5,38	2,50	15,14
71	5,62	3,03	16,37
72	6,11	2,93	20,07

73	6,28	3,11	14,79
74	6,27	3,02	13,56
75	6,04	3,03	14,79
76	5,59	2,84	15,49
77	6,13	3,23	17,25
78	4,96	2,56	12,50
79	4,55	2,46	10,21
80	6,06	3,44	14,79
81	5,02	3,28	11,27
82	6,01	2,83	13,20
83	5,75	3,16	12,32
84	5,14	2,57	13,03
85	5,62	3,01	12,50
86	6,19	2,87	13,20
87	6,56	3,02	13,91
88	5,46	2,63	11,97
89	6,68	3,54	17,43
90	6,17	2,96	12,85
91	5,82	2,43	11,62
92	5,43	2,34	10,39
93	5,57	3,13	12,32
94	6,18	2,95	11,62
95	5,37	2,59	11,09
96	4,81	2,38	8,80
97	4,79	2,69	8,10
98	6,00	2,63	11,44
99	5,37	2,95	12,85
100	5,93	2,96	10,56
101	5,43	2,99	17,20
102	6,41	3,21	17,37
103	6,46	3,37	8,86
104	5,50	2,50	11,70
105	5,69	2,85	12,06
106	5,69	2,73	11,70
107	5,47	2,59	9,93
108	5,38	2,49	12,41
109	6,02	2,97	17,20
110	6,45	3,81	15,60
111	5,90	3,19	11,35
112	5,82	2,86	13,65
113	5,57	3,17	10,28
114	5,11	2,96	10,11
115	5,51	2,83	11,17

116	5,16	2,53	14,36
117	6,24	3,48	11,52
118	5,77	3,38	12,77
119	5,67	3,38	14,54
120	6,14	3,31	13,12
121	5,97	3,34	15,07
122	5,21	3,69	22,16
123	7,07	3,87	14,89
124	5,53	3,28	12,23
125	5,72	3,45	13,12
126	5,87	3,59	13,65
127	5,28	3,64	12,59
128	5,29	3,15	11,17
129	5,68	3,52	13,12
130	5,95	3,37	11,70
131	4,93	3,28	12,06
132	5,24	3,43	8,69
133	5,04	2,76	8,33
134	4,90	2,79	9,93
135	5,36	3,05	11,35
136	4,94	2,58	9,04
137	4,89	2,76	9,22
138	4,94	2,95	10,46
139	5,15	2,56	10,28
140	4,75	2,90	11,35
141	5,32	2,90	10,11
142	5,33	2,81	10,28
143	5,60	2,83	9,22
144	4,21	2,95	11,35
145	4,81	2,36	11,52
146	4,93	3,32	12,41
147	5,29	2,99	11,35
148	4,92	3,20	9,22
149	4,47	2,81	10,99
150	4,83	2,71	9,04
151	4,55	3,16	11,35
152	5,99	2,87	11,52
153	5,77	3,15	10,46
154	4,73	3,29	12,41
155	5,38	3,59	15,78
156	6,40	3,24	13,30
157	5,33	3,51	8,69
158	4,81	2,48	16,49

159	5,72	3,62	14,89
160	6,31	3,55	15,96
161	5,78	3,34	17,20
162	5,89	3,74	14,72
163	5,51	3,13	15,07
164	5,26	3,15	12,77
165	5,71	3,58	16,13
166	5,62	4,14	13,83
167	5,69	3,89	14,89
168	5,96	3,42	10,46
169	4,54	3,15	9,93
170	4,88	2,99	9,75
171	4,35	3,12	11,35
172	5,07	3,19	12,77
173	5,02	3,11	12,59
174	5,21	3,19	12,77
175	6,09	3,72	12,90
\bar{X}	5,51	3,00	12,67
DE	0,56	0,37	2,42
Max	7,07	4,14	22,16
Min	4,21	2,11	6,87

Tabla 4.21. Medidas tomadas para las huellas TN-S1-HO – HO175. Abreviaturas: LT = largo total, AT = ancho total, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	Largo	Ancho ext
1	-	-	-	-	112	16
2	-	-	-	-		
3	-	34,75	-	4,71		
4	-	32,65	-	-		
5	70,71	36,81	162	7,03		
6	58,02	30,03	145	-		
7	65,23	29,76	156	6,83		
8	46,18	20,12	170	-		
\bar{X}	60,04	30,69	158,25	6,19		
DE	10,60	5,84	10,53	1,29		
Min	46,18	20,12	145,00	4,71		
Max	70,71	36,81	170,00	7,03		

Tabla 4.22. Medidas tomadas para una rastrillada reconocida dentro del conjunto de huellas monodáctilas TN-S1-HO – HO175. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.3. Huellas asignables a Litopterna en la Formación Huayquerías

En la Formación Huayquerías afloran escasos niveles portadores de huellas fósiles de tetrápodos en la localidad conocida como Río Seco Ojo de Agua, los cuales se caracterizan por conservar exclusivamente huellas atribuibles a mamíferos. Entre ellos, el nivel más extenso (Sitio H-S1) se encuentra expuesto sobre el lecho de un cauce seco actual y presenta una continuidad lateral de aproximadamente 35 metros (Romano *et al.*, 2023; Vera *et al.*, 2025). En esta superficie se preserva una icnoasociación compuesta por huellas de baja diversidad icnotaxonómica que se distribuyen de manera espaciada y sin superposición aparente, todas conservadas como epirrelieve cóncavo (ver Sección 3.3). Dentro de este mismo nivel, un sector específico de aproximadamente 3,7 metros de longitud (y una superficie de ~20 m²) concentra exclusivamente numerosas impresiones ovales (Vera *et al.*, 2025).

Adicionalmente, a pocos metros de esta superficie expuesta y en posición estratigráfica superior, se reconocieron dos niveles estratigráficos prácticamente continuos (Sitio H-S2), caracterizados por la presencia de huellas tridáctilas preservadas como hiporrelieve convexo (moldes naturales) (Romano *et al.*, 2023). El esquema estratigráfico donde se señala la posición de los niveles con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.4).

4.3.1. Huellas tridáctilas

H-S1-HT1 – HT4
Fig. 4.18, Tabla 4.23

Material. 4 huellas individuales (H-S1-HT1 – HT4) registradas a través de fotografías. HT1 fue replicada con modelos tridimensionales a través de fotogrametría.

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). En niveles con laminación correspondientes a una planicie fangosa de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 8,6 cm y un ancho promedio de 8,7 cm. El margen posterior de las huellas muestra una leve escotadura cóncava, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos a levemente redondeados. Las impresiones de los dígitos externos son cortas, anchas, con un ápice acuminado y subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5,4 cm y 1,4 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha que se estrecha progresivamente hacia un ápice redondeado; su longitud es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos, alcanzando un promedio de 8,2 cm de largo y 5 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 43,1°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 21,3°. Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Romano *et al.* (2023).

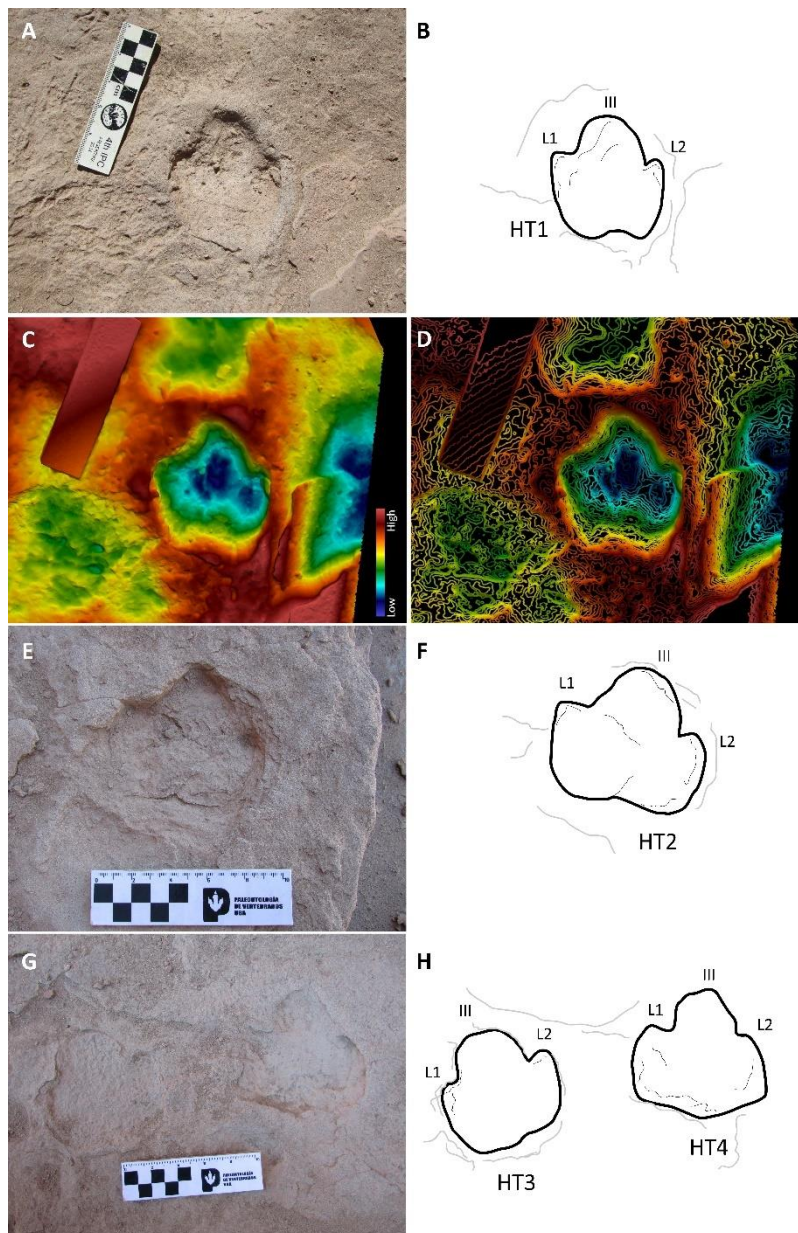


Figura 4.18. Huellas tridáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías que se expone en el cauce de un río seco, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). **A.** Vista detallada de una huella tridáctila (HT1). **B.** Esquema interpretativo de esta. **C.** Mapa de profundidad en escala de colores sobre un modelo tridimensional generado mediante fotogrametría, donde los colores rojizos indican las áreas de mayor altura y los tonos azulados las áreas de mayor profundidad. **D.** Mapa de curvas del mismo material. **E–F.** Vista detallada de HT2, y su esquema interpretativo. **G–H.** Vista detallada de HT3 y HT4, con sus esquemas interpretativos correspondientes.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT1	3	8,6	7,5	43,7	6	7,5	5,5	1,4	4,8	1,1	22,5	21	45,7
HT2		7,2	8,2	51,7	5	6,9	4,6	1,7	4,7	1,2	28,3	22,7	44,5
HT3		8,9	9	42,1	5,9	8,9	5,5	1,1	5,4	1,6	18,4	23,2	57,8

HT4	9,7	10	35	5,6	9,4	5,3	2	5	1,2	18,2	16	65
\bar{X}	8,6	8,7	43,1	5,6	8,2	5,2	1,6	5,0	1,3	21,9	20,7	53,3
DE	1,0	1,1	6,9	0,5	1,2	0,4	0,4	0,3	0,2	4,7	3,3	9,9
Min	7,2	7,5	35,0	5,0	6,9	4,6	1,1	4,7	1,1	18,2	16,0	44,5
Max	9,7	10,0	51,7	6,0	9,4	5,5	2,0	5,4	1,6	28,3	23,2	65,0

Tabla 4.23. Medidas tomadas para las huellas H-S1-HT1 – HT4. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

H-S1-HT5 – HT7

Fig. 4.19, Tabla 4.24

Material. 3 huellas individuales (H-S1-HT5 – HT7) registradas a través de fotografías.

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). En niveles interpretados como planicies fangosas laminadas de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una longitud promedio de 9,1 cm y un ancho promedio de 9,5 cm. El margen posterior de las huellas muestra una leve escotadura cóncava, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos a presentan una leve escotadura. Las impresiones de los dígitos, en general, son elongadas y culminan con un ápice redondeado. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5,8 cm y 2,6 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, su longitud es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos, alcanzando un promedio de 8,4 cm de largo y 3,8 cm de ancho. Al menos en el caso de HT6 la base presenta una leve contricción basal. Además, se observan surcos interdigitales dentro de las pisadas que corresponden a la separación entre los dígitos. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 51,7°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 26°. Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

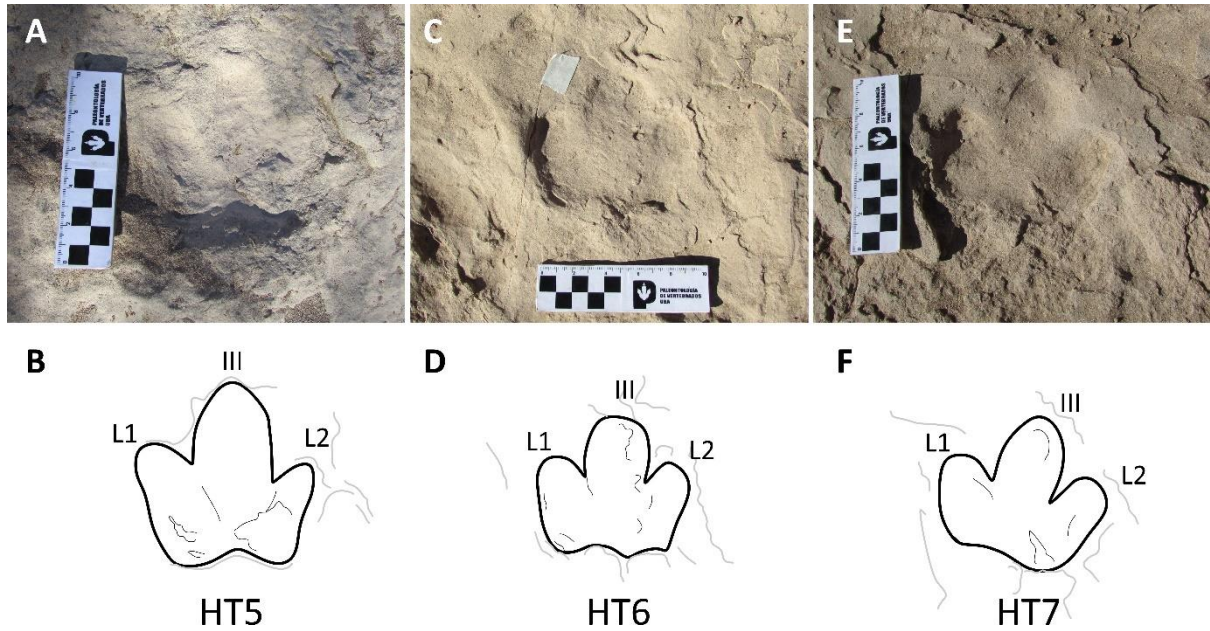


Figura 4.19. Huellas tridáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías que se expone en el cauce de un río seco, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). **A–B.** Vista detallada de una huella tridáctila HT5, y su esquema interpretativo. **C–D.** Vista detallada de una huella tridáctila HT6, junto al esquema interpretativo correspondiente. **E–F.** Vista detallada de una huella tridáctila HT7, y su esquema interpretativo.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT5		10	9,6	54,3	6,7	8,8	5,5	2,9	4,2	2	26,8	26,8	60,4
HT6	3	8,7	9,4	47,8	5,9	8,1	5,2	2,8	3,7	2,4	25	23,4	54,9
HT7		8,7	9,5	53	5,2	8,2	6,2	3	3,5	2,5	28,8	25,6	54,6
\bar{X}		9,1	9,5	51,7	5,9	8,4	5,6	2,9	3,8	2,3	26,9	25,3	56,6
DE		0,8	0,1	3,4	0,8	0,4	0,5	0,1	0,4	0,3	1,9	1,7	3,3
Min		8,7	9,4	47,8	5,2	8,1	5,2	2,8	3,5	2,0	25,0	23,4	54,6
Max		10,0	9,6	54,3	6,7	8,8	6,2	3,0	4,2	2,5	28,8	26,8	60,4

Tabla 4.24. Medidas tomadas para las huellas H-S1-HT5 – HT7. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

H-S1-HT8 – HT9 Fig. 4.20, Tabla 4.25

Material. 2 huellas (H-S1-HT8 – HT9), que conforman un set (A) aislado, registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría.

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). En niveles interpretados como planicies fangosas laminadas de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con escotaduras cóncavas moderadas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales que tienden a ser rectos. En promedio, presentan una longitud de 7,7 y un ancho total de 6,7 cm. Las impresiones de los dígitos, en general, son elongadas y culminan progresivamente en un ápice redondeado. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en largo y ancho. Para el dígito II, la longitud promedio es de 5,4 cm y el ancho promedio es de 1,8 cm. Por otro lado, el largo promedio del dígito IV es de 5 cm, y su ancho promedio es de 1,4 cm. La impresión del dígito III es la más prominente, tiene un largo total de 6,6 cm y 2,7 cm de ancho, además presentan una leve constricción en su base. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 40,5°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 20°.

Ambas huellas están organizadas en un *set* mano-pie, sin superposición entre ellas, y cuentan con una distancia de 12,3 cm. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Romano *et al.* (2023).

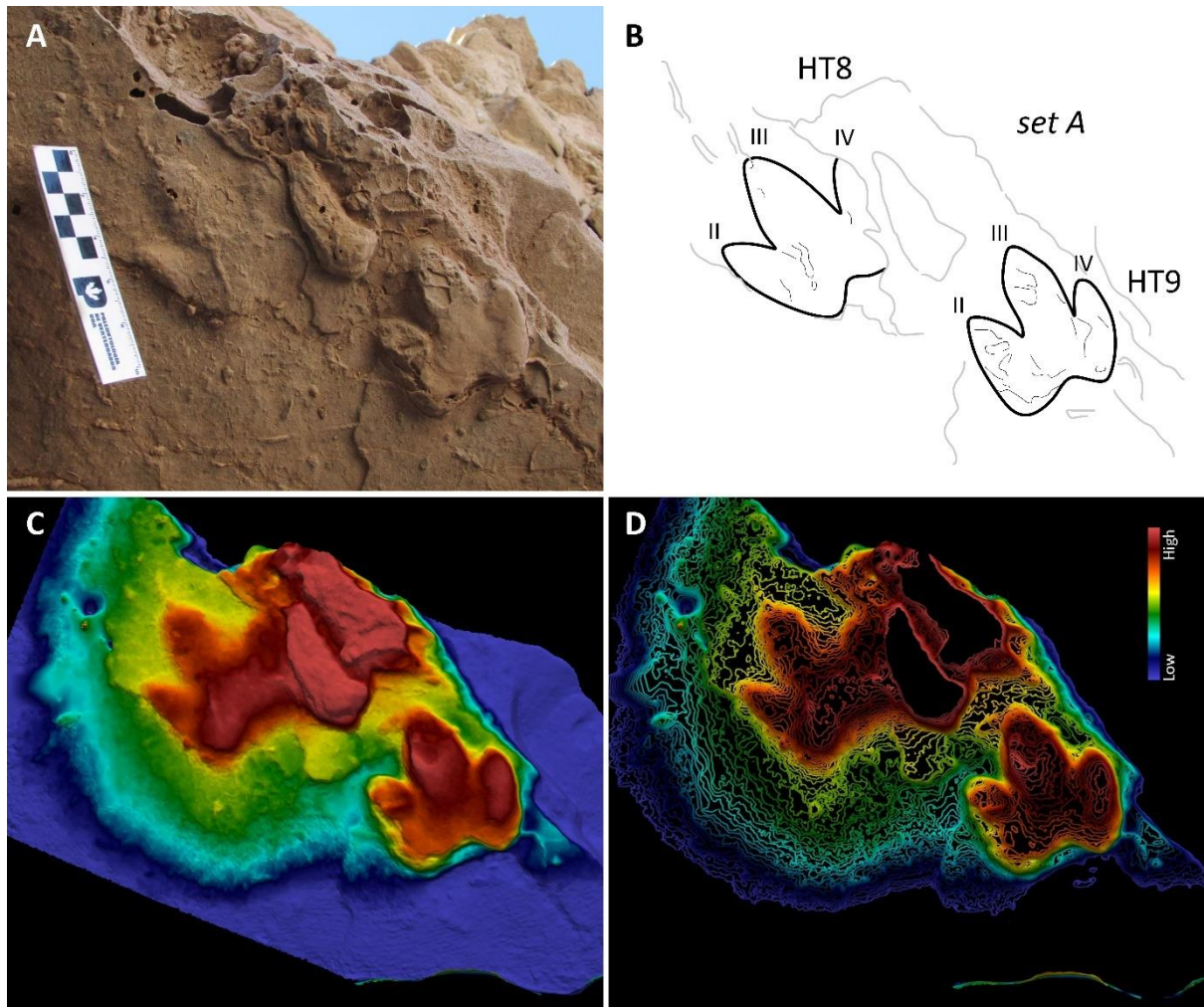


Figura 4.20. Huellas tridáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). **A.** Vista detallada de un set de huellas tridáctilas (HT8 y HT9). **B.** Esquema interpretativo de dicho material. **C.** Mapa de profundidad en escala de colores sobre un modelo tridimensional generado mediante fotogrametría, donde los colores rojizos indican las áreas de mayor altura y los tonos azulados las áreas de mayor profundidad. **D.** Mapa de curvas del mismo material.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área	m-p
HT8	3	8,1	7	43,6	5,8	6,8	5,3	1,8	3,2	1,5	22,2	22	-	12,3
HT9		7,2	6,3	37,4	5	6,3	4,6	1,8	2,2	1,2	18,8	18	28	
\bar{X}		7,7	6,7	40,5	5,4	6,6	5,0	1,8	2,7	1,4	20,5	20,0		
DE		0,6	0,5	4,4	0,6	0,4	0,5	0,0	0,7	0,2	2,4	2,8		

Tabla 4.25. Medidas tomadas para las huellas H-S2-HT8– HT9. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, m-p = distancia mano-pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

H-S1-HT10 – HT11

Fig. 4.21, Tabla 4.26

Material. 2 huellas (H-S1-HT10 – HT11), que conforman un set (B) aislado, registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría. Además, se confeccionó un molde de yeso del set B (CPBA-V143227).

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). En niveles interpretados como planicies fangosas laminadas de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con escotaduras cóncavas moderadas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales que tienden a ser rectos. En promedio, presentan una longitud de 9,2 y un ancho total de 8,9 cm. Las impresiones de los dígitos, en general, son elongadas, con bases anchas, y culminan progresivamente en un ápice semitriangular. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en largo y ancho. Para el dígito II, la longitud promedio es de 6,9 cm y el ancho promedio es de 2,5 cm. Por otro lado, el largo promedio del dígito IV es de 6 cm, y su ancho promedio es de 2,3 cm. La impresión del dígito III es la más importante, tiene un largo total de 8,2 cm y 3 cm de ancho. En la región central de las huellas se observan levemente surcos interdigitales que corresponden a la separación entre los dígitos. Además, en el contorno de las pisadas, se preservan estructuras secundarias interpretadas como rebordes de expulsión del sedimento, producto del desplazamiento de este al momento de la impresión del autopodio sobre el sustrato original. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 47,6°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 24°.

Ambas huellas conforman un set mano-pie, en donde las pisadas están próximas, pero no presentan superposición entre ellas, y cuentan con una distancia de 11,3 cm. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Romano *et al.* (2023).

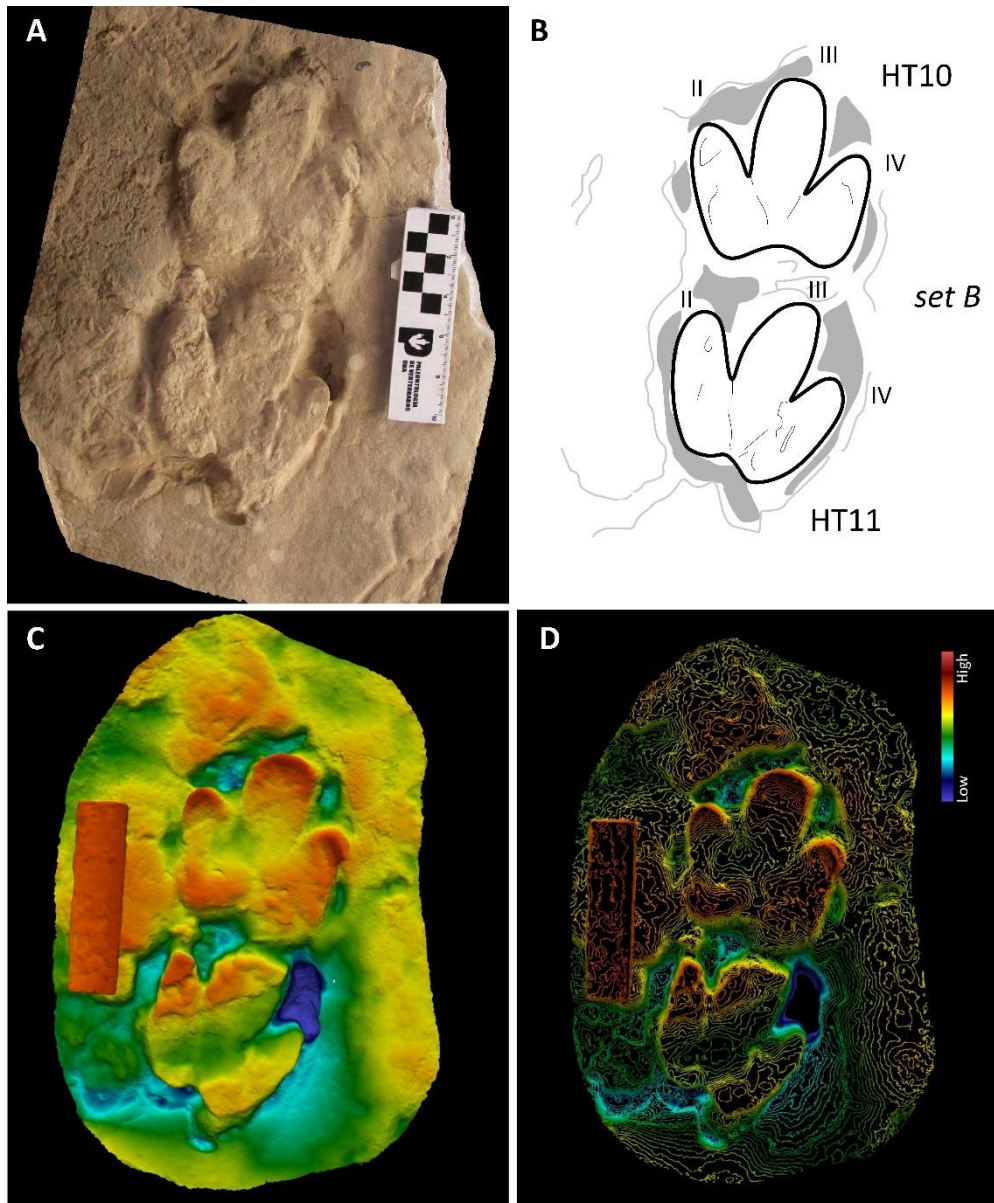


Figura 4.21. Huellas tridáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). **A.** Ortofoto generada a partir de un modelo tridimensional obtenido mediante fotogrametría del set de huellas tridáctilas (HT10 y HT11). **B.** Esquema interpretativo del mismo conjunto, donde se indican en gris oscuro las estructuras asociadas a la expulsión de sedimento en el sustrato original. **C.** Mapa de profundidad en escala de colores sobre el modelo tridimensional, donde los tonos rojizos representan las zonas más elevadas y los azulados, las de mayor profundidad. **D.** Mapa de curvas del mismo material.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área	m-p
HT10	3	9,2	8,8	51,6	6,7	8,2	5,7	2,4	3	2,3	27,2	24,6	50	11,3
HT11		9,1	8,9	43,6	7	8,2	6,3	2,6	2,9	2,2	25,6	18	49	-
\bar{X}		9,2	8,9	47,6	6,9	8,2	6,0	2,5	3,0	2,3	26,4	21,3	49,5	-
DE		0,1	0,1	5,7	0,2	0,0	0,4	0,1	0,1	0,1	1,1	4,7	0,7	-

Tabla 4.26. Medidas tomadas para las huellas H-S2-HT10– HT11. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, m-p = distancia mano-pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

H-S1-HT12 – HT15

Fig. 4.22, Tabla 4.27

Material. 4 huellas (H-S1-HT12 – HT15), que conforman dos *sets* (C y D) aislados, registradas a través de fotografías y replicadas con modelos tridimensionales a través de fotogrametría. Además, se confeccionó un molde de yeso de los *sets* (CPBA-V143226).

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). En niveles interpretados como planicies fangosas laminadas de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas unguadas de contorno general subcuadrangular, con escotaduras cóncavas moderadas a profundas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales que tienden a ser rectos. En promedio, presentan una longitud de 10,7 y un ancho total de 8,8 cm. Las impresiones de los dígitos externos son cortas y culminan progresivamente en un ápice redondeado, y son subiguales en largo y ancho. Para el dígito II, la longitud promedio es de 6,8 cm y el ancho promedio es de 2,1 cm. Por otro lado, el largo promedio del dígito IV es de 6,3 cm, y su ancho promedio es de 1,6 cm. La impresión del dígito III es la más prominente y presenta un ápice redondeado, tiene un largo total de 8,2 cm y 4 cm de ancho. En el contorno de las pisadas, se preservan estructuras secundarias interpretadas como rebordes de expulsión del sedimento, producto del desplazamiento de este al momento de la impresión del autopodio sobre el sustrato original. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 40°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 20°.

Las huellas están organizadas en *sets* mano-pie individuales, es decir que no conforman una rastrillada única. En el *set* C las pisadas están próximas, pero no presentan superposición entre ellas, y cuentan con una distancia de 14,7 cm. En cambio, en el *set* D, se observa una superposición parcial de las pisadas, en la que la huella posterior se superpone parcialmente a la anterior, lo que sugiere que corresponde a la impresión del pie, y cuentan con una distancia de 8 cm. Las huellas están preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Estos materiales fueron descritos y estudiados en Romano *et al.* (2023).

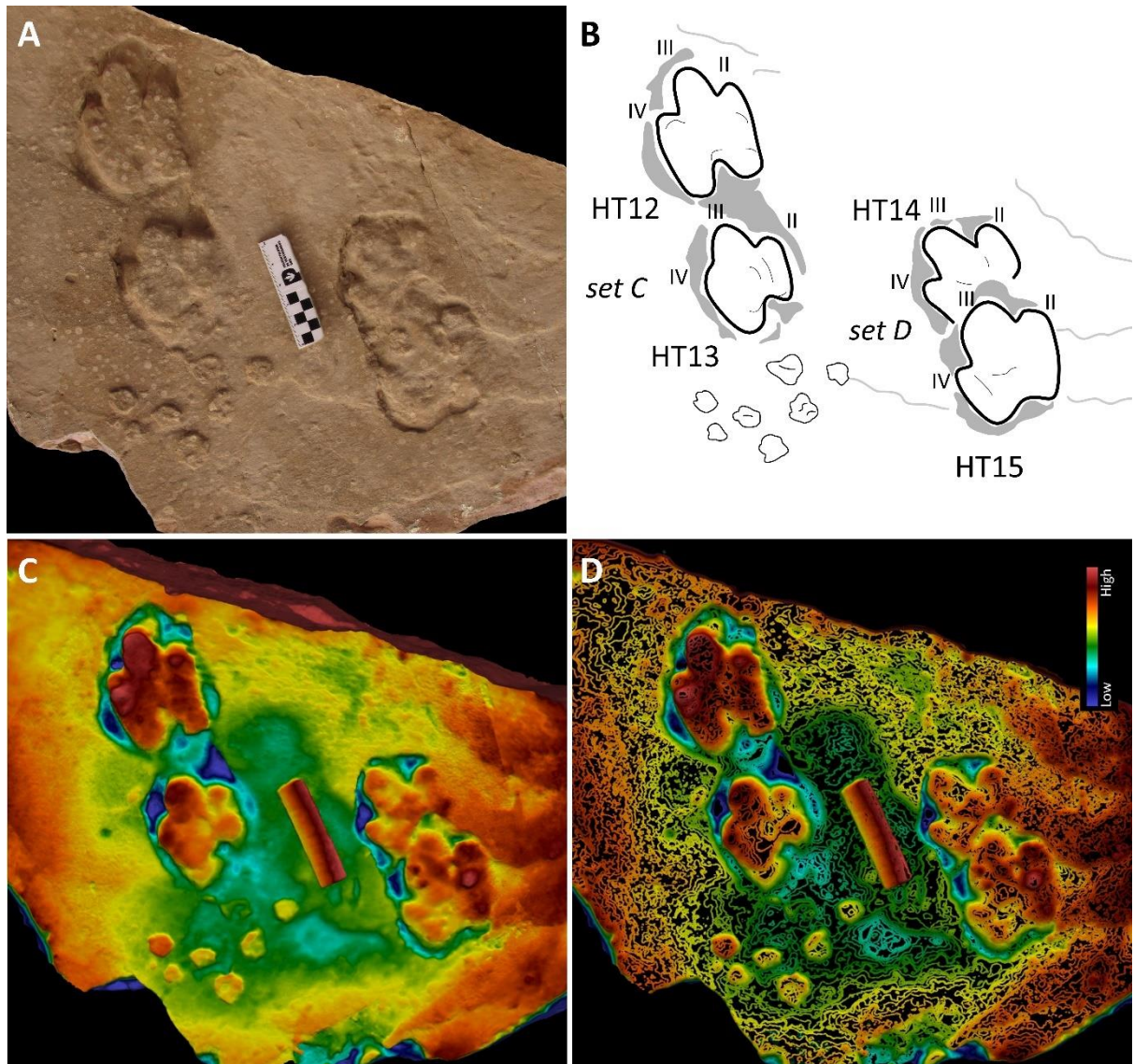


Figura 4.22. Huellas tridáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S2). **A.** Ortofoto generada a partir de un modelo tridimensional obtenido mediante fotogrametría de los sets C y D (HT12 y HT15). **B.** Esquema interpretativo del mismo conjunto, donde se indican en gris oscuro las estructuras asociadas a la expulsión de sedimento en el sustrato original. **C.** Mapa de profundidad en escala de colores sobre el modelo tridimensional, donde los tonos rojizos representan las zonas más elevadas y los azulados, las de mayor profundidad. **D.** Mapa de curvas del mismo material.

N° de huella	N°D	LT	AT	Div Tot	LII	LIII	LIV	AII	A III	AIV	Ang II-III	Ang III-IV	Área	m-p
HT12		11,4	8,6	39	8,1	8,6	8,2	2	3,5	2,2	18	21,5	66,2	14,7
HT13	3	9,8	8	43,5	5,7	7,8	6,7	2	3,5	1,3	19	21,3	47,7	-
HT14		-	9	40	5,6	7,4	4,2	2	3,8	1,2	20	18,8	-	8
HT15		10,8	9,7	40	7,7	9,1	6	2,5	5,3	1,5	19,3	21	70,2	-
\bar{X}		10,7	8,8	40,6	6,8	8,2	6,3	2,1	4,0	1,6	19,1	20,7	61,4	
DE		0,8	0,7	2,0	1,3	0,8	1,7	0,3	0,9	0,5	0,8	1,3	12,0	
Min		9,8	8,0	39,0	5,6	7,4	4,2	2,0	3,5	1,2	18,0	18,8	47,7	

Max	11,4	9,7	43,5	8,1	9,1	8,2	2,5	5,3	2,2	20,0	21,5	70,2
------------	------	-----	------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------

Tabla 4.27. Medidas tomadas para las huellas H-S2-HT12– HT15. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 2, m-p = distancia mano-pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

4.3.2. Huellas monodáctilas

H-S1-HO1 – HO111

Fig. 4.23, Tabla 4.28

Material. 111 huellas ovales (H-S1-HO1 – HO111) registradas a través de fotografías y modelos tridimensionales a través de fotogrametría. Del total de pisadas reconocidas, se tomaron medidas de 101 ejemplares, que corresponden a las que conservan su contorno totalmente.

Procedencia. Sección superior de la Formación Huayquerías, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). En niveles interpretados como planicies fangosas laminadas de un sistema fluvial entrelazado (Romano *et al.*, 2023).

Descripción. Huellas monodáctilas con un contorno elíptico cerrado, con el eje longitudinal notablemente más desarrollado que el transversal. En vista plantar, presentan un margen anterior angosto en contraste con un margen posterior considerablemente más ancho. En vista lateral, la región anterior exhibe una mayor profundidad, lo que sugiere una correspondencia con la zona de mayor carga durante la fase de apoyo del autopodio en el sustrato. El eje longitudinal es casi el doble del eje transversal. Las impresiones correspondientes a los miembros anteriores y posteriores son morfológica y dimensionalmente similares, con una longitud promedio de 5,8 cm y un ancho promedio de 3,5 cm. Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado en Romano *et al.* (2023) y Vera *et al.* (2025).

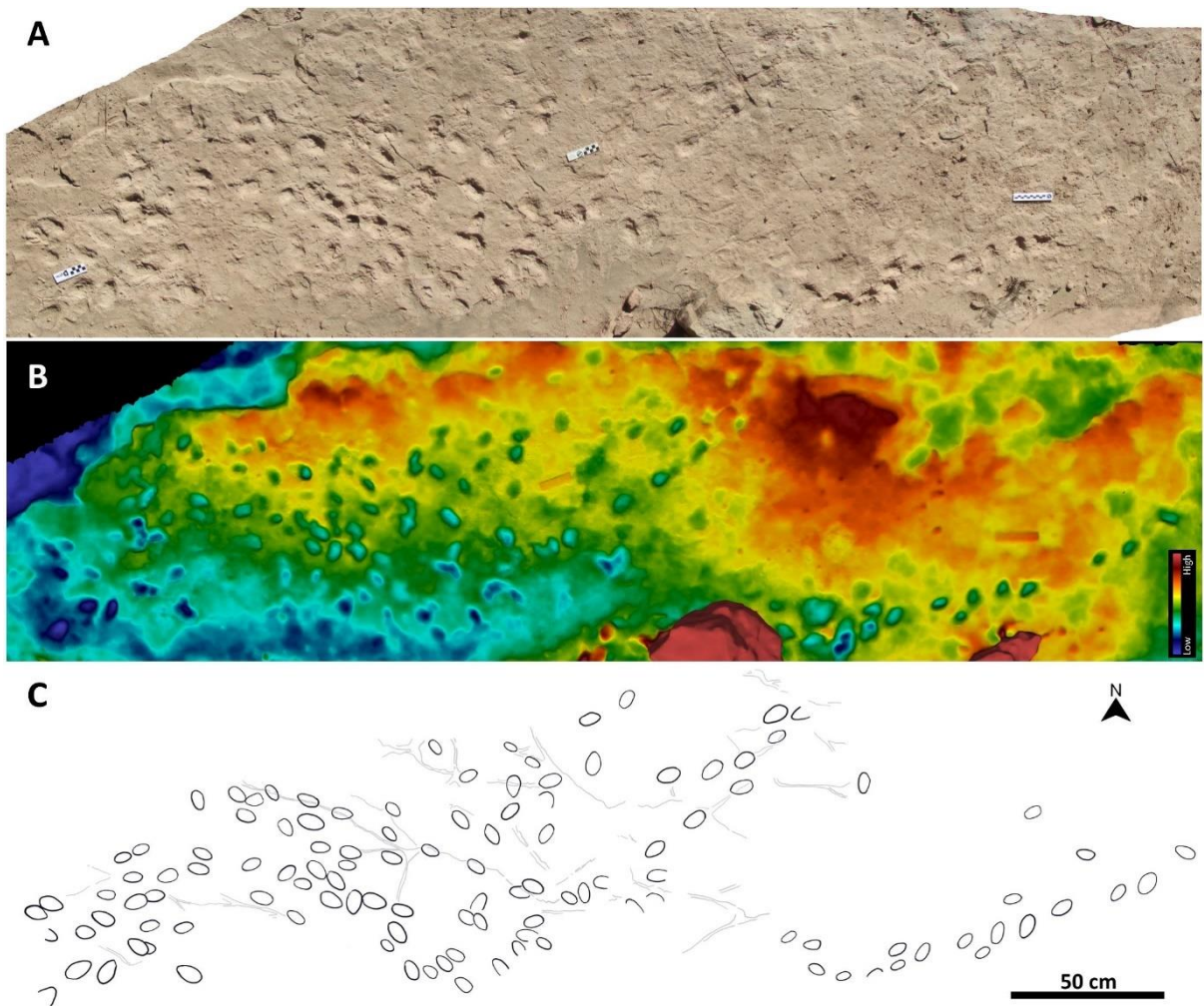


Figura 4.23. Concentración de huellas monodáctilas preservadas en una superficie correspondiente a la Formación Huayquerías que aflora en el cauce de un río seco actual, en la localidad Río Seco Ojo de Agua (H-S1). **A.** Ortofoto generada a partir de un modelo tridimensional obtenido mediante fotogrametría. **B.** Mapa de profundidad en escala de colores sobre el modelo tridimensional, donde los tonos rojizos representan las zonas más elevadas y los azulados, las de mayor profundidad. **C.** Esquema interpretativo de la superficie de pisoteo.

Nº de huella	LT	AT	Área
1	6,37	3,38	18,44
2	6,73	4,37	19,44
3	5,56	3,09	11,11
4	5,66	2,74	11,33
5	5,22	3,24	11,89
6	6,26	3,62	16,00
7	5,20	2,83	11,78
8	6,41	4,59	19,89
9	6,78	3,97	15,11
10	4,48	2,67	9,78
11	5,67	3,17	10,56
12	6,16	3,32	14,78

13	5,49	3,28	10,67
14	4,37	2,94	9,67
15	4,25	2,72	7,78
16	4,88	3,22	10,11
17	5,25	3,09	11,11
18	5,24	2,59	10,78
19	6,01	3,67	14,33
20	6,97	4,23	21,89
21	5,89	3,77	14,33
22	5,86	4,49	19,22
23	6,93	3,92	20,11
24	7,05	4,60	18,22
25	6,68	4,09	23,56
26	6,55	4,63	23,89
27	6,63	3,65	16,11
28	6,82	4,33	18,11
29	5,82	4,04	14,89
30	6,04	4,17	16,89
31	6,44	3,98	17,33
32	4,72	3,12	10,22
33	4,69	2,06	9,78
34	6,58	4,34	16,44
35	5,33	3,74	12,00
36	4,98	2,87	11,11
37	5,82	3,65	17,11
38	6,68	3,55	16,11
39	6,82	3,42	14,67
40	5,80	4,12	13,56
41	5,96	3,85	12,67
42	5,68	3,07	10,22
43	6,66	3,99	17,33
44	5,76	3,40	13,56
45	5,88	3,61	15,33
46	4,32	2,84	10,33
47	5,65	3,22	12,78
48	5,49	3,33	13,22
49	5,91	2,87	12,56
50	5,34	3,24	14,00
51	5,35	3,12	12,33
52	4,53	3,54	11,56
53	5,27	3,48	16,33
54	6,11	3,29	12,11

55	6,05	3,80	16,89
56	7,16	4,26	25,11
57	4,41	2,65	9,89
58	6,82	3,98	22,00
59	5,77	2,82	15,67
60	5,03	2,95	12,67
61	5,43	2,83	14,00
62	6,26	3,17	14,56
63	5,50	3,50	10,22
64	6,36	4,35	18,56
65	6,57	3,92	21,44
66	5,98	3,67	20,11
67	5,80	3,75	16,11
68	6,12	3,33	17,78
69	7,39	4,06	28,78
70	5,34	3,25	13,67
71	5,91	3,62	18,67
72	5,58	3,30	13,56
73	6,01	2,75	12,67
74	5,65	3,13	17,33
75	5,62	3,52	18,11
76	5,16	3,20	11,22
77	5,23	3,34	15,22
78	5,03	3,32	15,00
79	5,27	3,40	12,67
80	5,47	3,68	13,89
81	5,67	3,55	20,33
82	5,52	3,27	15,78
83	6,12	3,25	12,44
84	5,56	3,14	14,33
85	5,73	3,59	16,78
86	4,77	3,06	12,78
87	5,18	2,59	12,44
88	5,34	3,03	12,11
89	5,69	3,22	17,11
90	6,13	4,14	16,89
91	5,34	3,28	14,67
92	5,56	3,17	16,67
93	7,37	4,07	22,33
94	6,68	3,71	21,78
95	6,12	3,77	20,89
96	5,89	3,01	9,89

97	7,42	5,13	23,67
98	6,23	3,90	18,00
99	7,78	4,19	28,44
100	6,89	4,03	22,78
101	6,58	3,80	16,89
\bar{X}	5,86	3,51	15,52
DE	0,75	0,55	4,30
Max	7,78	5,13	28,78
Min	4,25	2,06	7,78

Tabla 4.28. Medidas tomadas para las huellas H-S1-HO1– HO111. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y cm².

4.4. Huellas asignables a *Litopterna* en la Formación Chiquimil

En la provincia de Catamarca, los registros de huellas fósiles de tetrápodos del Cenozoico son sumamente escasos. Hasta el momento, únicamente se ha documentado un registro completo, consistente en una extensa rastrillada preservada en hiporrelieve convexo sobre la base de un estrato perteneciente a los niveles inferiores de la Formación Chiquimil (Sitio C-S1), en las proximidades de la localidad de Santa María (Armella et al., 2025). La superficie portadora se caracteriza por una reducida diversidad icnofaunística, evidenciada exclusivamente por la presencia de dicha rastrillada, asociada a escasas grietas de desecación de bordes delgados y ondulitas de notable desarrollo (ver Sección 3.4). El esquema estratigráfico donde se señala la posición del nivel con huellas fósiles preservadas se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.5).

4.4.1. Huellas tridáctilas

C-S1-RT1

C-S1-HT1

Fig. 4.24, Tablas 4.29, 4.30

Material. 1 rastrillada compuesta por 12 huellas (C-S1-RT1) registrada a través de fotografías (Armella *et al.*, 2025). Además, en la misma superficie y en asociación, se preserva una huella aislada (C-S1-HT1).

Procedencia. Sección inferior de la Formación Chiquimil, en la localidad Cima del Castillo Rojo (C-S1). En un nivel interpretado como llanura de inundación de un sistema fluvial areno-gravoso con desarrollo de barras gravosas moderadamente sinuoso (Armella *et al.*, 2025).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular a subtriangular, con escotaduras cóncavas moderadas a profundas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales que tienden a ser rectos a redondeados ligeramente. En promedio, las huellas presentan una longitud de 10,8 y un ancho total de 10,3 cm. Las impresiones de los dígitos

externos son elongadas y terminan progresivamente en un ápice redondeado o ligeramente acuminado, y son subiguales en largo y ancho. Para el dígito II, la longitud promedio es de 6,6 cm y el ancho promedio es de 2,5 cm. Por otro lado, el largo promedio del dígito IV es de 6,5 cm, y su ancho promedio es de 2,4 cm. La impresión del dígito III es la más prominente, presenta una constricción basal y culmina en un ápice globoso y redondeado. Dicha impresión, presenta un largo total de 9,3 cm y 4,2 cm de ancho, en promedio. En la región central de las huellas se observan notorios surcos interdigitales que corresponden a la separación entre los dígitos. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 51° , mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 28° .

La rastrillada presenta una longitud total de 287 cm y un ancho externo de 22 cm. Está conformada por doce huellas, de las cuales dos son individuales: una ubicada al inicio de la rastrillada y la otra al final, ambas sin par, es decir, no forman parte de un *set*. Las diez huellas restantes se agrupan en cinco *sets*, sin superposición dentro de cada uno, y dispuestos de manera alternada. Las huellas se ubican cercanas a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 15° en promedio. La longitud del paso doble medida es de 98 cm, mientras que el ángulo de paso mide 154° . La longitud del paso promedio es de 50,5 cm. Las huellas se encuentran preservadas como hiporrelieve convexo.

Comentarios. Este material fue descrito y estudiado por Armella *et al.* (2025).

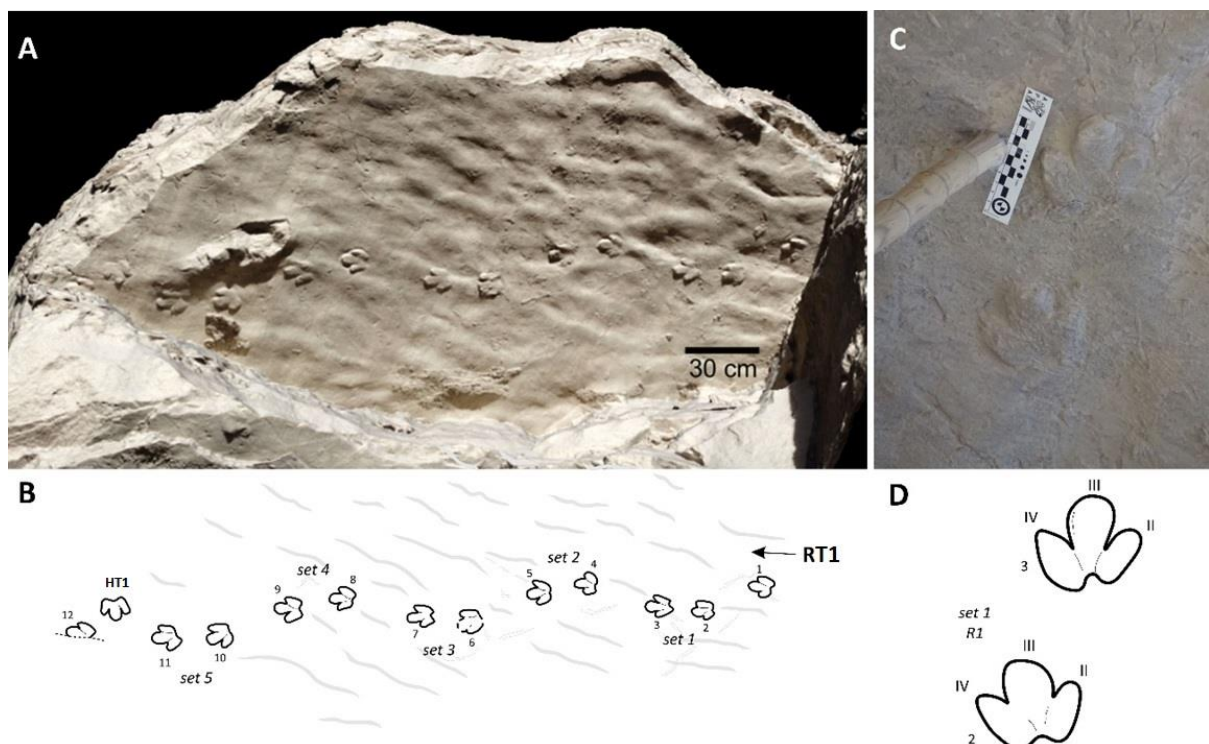


Figura 4.24. Rastrillada preservada en niveles correspondientes a la Formación Chiquimil (C-S1). **A.** Ortofoto generada a partir de un modelo tridimensional obtenido mediante fotogrametría (tomado de Armella *et al.*, 2025). **B.** Esquema interpretativo de la superficie de pisoteo. **C–D.** Vista en detalle del *set 1* (fotografía gentileza del Dr. Pablo Ortiz) y su esquema interpretativo.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L II	LIII	L IV	A II	A III	A IV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT1-1		10,8	8,9	45,4	5,5	9,2	6,9	2,1	3,7	2,1	31,8	25,4	52,5
RT1-2		9,5	8,7	50,2	7,1	8,3	4,4	2,6	3,7	2,0	22,0	25,2	42,0
RT1-3		11,3	9,5	46,1	6,9	9,7	7,3	2,9	4,0	2,1	25,0	27,6	61,1
RT1-4		9,8	9,7	60,3	4,9	8,3	5,9	2,2	3,3	2,2	25,8	35,3	47,6
RT1-5		10,3	10,4	49,0	6,1	9,1	7,3	2,6	4,4	2,2	27,7	32,4	55,8
RT1-6		10,9	10,8	48,3	7,1	9,6	7,3	2,6	4,5	2,3	27,4	25,3	70,8
RT1-7	3	11,3	10,1	46,6	7,6	9,3	5,7	2,6	3,9	2,7	28,7	28,9	61,4
RT1-8		10,9	10,2	48,5	6,2	9,4	7,0	1,9	4,1	3,0	24,9	28,4	59,3
RT1-9		11,9	10,9	51,2	7,2	10,2	6,4	2,8	4,5	2,2	31,7	31,9	66,9
RT1-10		10,9	11,4	51,8	7,5	9,9	5,5	3,0	4,6	2,7	27,3	34,2	67,3
RT1-11		11,4	11,9	56,8	7,0	9,9	6,8	1,9	4,5	2,8	23,2	37,1	65,6
RT1-12		12,2	-	-	-	9,6	7,8	-	4,4	2,4	-	24,2	-
HT1	2	9,1	11,6	58,1	5,8	8,1	6,6	2,6	4,6	2,6	30,0	25,0	66,6
\bar{X}		10,8	10,3	51,0	6,6	9,3	6,5	2,5	4,2	2,4	27,1	29,3	59,7
DE		0,9	1,0	4,9	0,9	0,7	0,9	0,4	0,4	0,3	3,1	4,4	8,8
Min		9,1	8,7	45,4	4,9	8,1	4,4	1,9	3,3	2,0	22,0	24,2	42,0
Max		12,2	11,9	60,3	7,6	10,2	7,8	3,0	4,6	3,0	31,8	37,1	70,8

Tabla 4.29. Medidas tomadas para las huellas que conforman la rastrillada C-S1-RT1.

Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, LI = largo del dígito I, LIII = largo del dígito III, LII = largo del dígito II, AI = ancho del dígito I, AIII = ancho del dígito III, AII = ancho del dígito II, Ang I-III = ángulo interdígital entre los dígitos I y III, Ang III-II = ángulo interdígital entre los dígitos III y II, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT1-1	-	-	-	-	4,7	287,0	22,0
RT1-2	-	-	-	-	28,1		
RT1-3	-	42,1	-	19,8	12,8		
RT1-4	-	48,5	-	-	14,0		
RT1-5	89,5	48,5	161,4	18,7	7,6		
RT1-6	95,3	50,3	144,0	-	22,6		
RT1-7	95,8	49,4	163,2	21,6	10,8		
RT1-8	99,0	53,1	144,0	-	14,4		
RT1-9	100,0	53,7	164,2	22,9	13,0		
RT1-10	101,2	52,5	146,2	-	22,0		
RT1-11	102,0	50,5	157,5	21,7	18,3		
RT1-12	101,5	56,7	155,2	-	8,0		

\bar{X}	98,0	50,5	154,5	20,9	14,7
DE	4,3	3,9	8,6	1,7	6,9
Min	89,5	42,1	144,0	18,7	4,7
Max	102,0	56,7	164,2	22,9	28,1

Tabla 4.30. Medidas tomadas para la rastrillada C-S1-RT1. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.5. Huellas asignables a *Litopterna* en la Formación Andalhuala

En la provincia de Catamarca, los registros de huellas de tetrápodos del Cenozoico son escasos. Hasta el momento, el hallazgo más significativo en términos de diversidad icnotaxonómica, corresponde a una icnoasociación previamente no documentada, presentada (parcialmente) por primera vez en esta tesis. Esta se localiza en las inmediaciones de la laguna Cotagua, donde afloran niveles de la Formación Andalhuala (Sitio A-S1). La icnofauna de tetrápodos registrada en este sector se encuentra preservada sobre superficies expuestas en bloques desprendidos. Estos corresponden, posiblemente, al techo de un mismo nivel estratigráfico de la sección inferior de dicha unidad. En un bloque, de aproximadamente 3 metros de longitud, se registra una asociación icnológica compuesta por huellas y rastrilladas fósiles de mamíferos (Fig. 4.25), acompañadas por trazas fósiles de invertebrados y estructuras arriñonadas (estas últimas interpretadas como pisadas producidas en niveles suprayacentes y preservadas como pisadas transmitidas), dentro de la cual se encuentra el material de interés abordado en esta sección de la tesis (Vera *et al.*, 2023; 2025) (véase Sección 3.5). Las huellas se preservan como epirrelieves cóncavos, probablemente correspondientes a impresiones originales. El esquema estratigráfico donde se señala la posición del nivel con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.6).

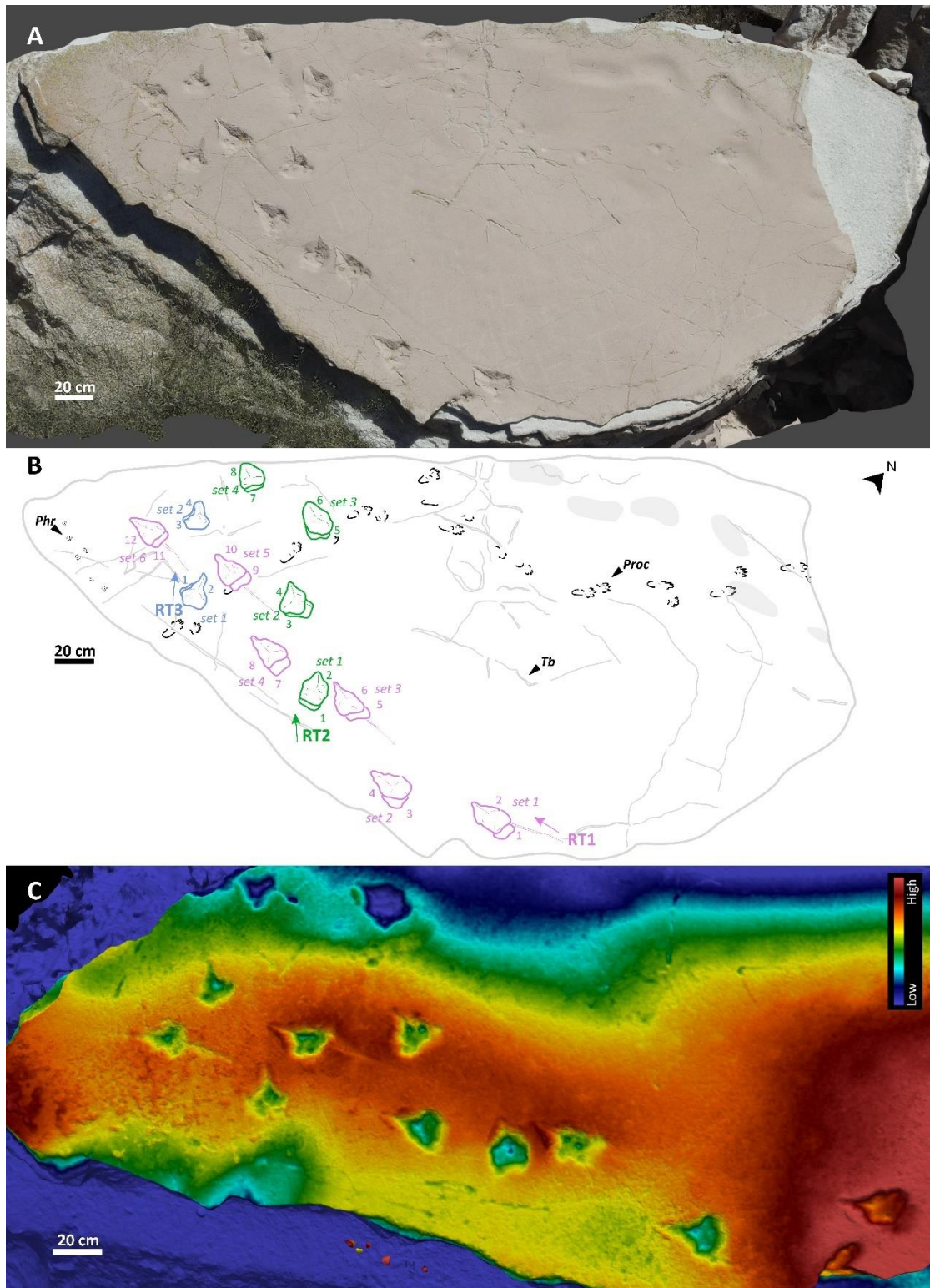


Figura 4.25. Huellas fósiles preservadas en un gran bloque caído correspondiente a niveles de la Formación Andaluza, en las cercanías de la laguna Cotagua (A-S1). **A.** Ortofotografía obtenida del modelo tridimensional generado a través de fotogrametría utilizando sondeo por dron. **B.** Esquema interpretativo de la superficie total. **C.** Mapa de profundidad en color de un sector del bloque: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. *Phr* = pequeñas huellas rodentiformes, *Proc* = huellas de procioides, *Tb* = *Taenidium barreti*.

4.5.1. Huellas tridáctilas

A-S1-RT1

A-S1-RT2

A-S1-RT3

Figs. 4.26, 4.27, Tablas 4.31, 4.32

Material. 3 rastrilladas: la primera compuesta por 12 huellas (A-S1-RT1), la segunda por 8 huellas (A-S1-RT2) y la tercera por 4 huellas (A-S1-RT3). La superficie portadora fue documentada mediante fotografía aérea con dron y registro tridimensional obtenidos con dron. Además, se realizaron dos moldes en silicona: uno correspondiente a RT1-set1 (CPBA-V14272) y otro a RT3-set2 (CPBA-V14273).

Procedencia. Sección inferior de la Formación Andalhuala, en la localidad laguna Cotagua (A-S1). En un nivel interpretado como una planicie de inundación de un sistema fluvial probablemente entrelazado (Vera *et al.*, 2023).

Descripción. Rastrilladas atribuibles a animales cuadrúpedos, aparentemente homópodos y de gran tamaño. Las huellas se disponen en *sets* caracterizados por impresiones parcial a completamente superpuestas, conformando una única estructura de contorno general triangular (Fig. 4.26 y 4.27). Cuando la superposición en los *sets* es parcial, esto sugiere que la pisada superior corresponde a la impresión del pie y la inferior a la de la mano (ej. Fig. 4.26B-E). Las características morfológicas individuales de cada pisada son poco definidas, y se encuentran asociadas a estructuras secundarias (extramofológicas) que sugieren procesos de deformación o modificación del sustrato durante la locomoción del animal productor (Fig. 4.27). Cuando se preservan los márgenes posteriores de las huellas, estos presentan una leve curvatura cóncava, cuya pronunciación varía entre los distintos *sets*. Dicha curvatura se orienta en dirección opuesta a la impresión del dígito III y se encuentra alineada con su eje longitudinal.

En la parte anterior de cada *set* se distingue una estructura triangular formada por dos lóbulos, interpretados como bordes de expulsión de sedimento generados luego del apoyo del pie sobre el sustrato original (Fig. 4.27). En la región central de dicha estructura se observa un surco longitudinal, que se corresponde con el despegue del pie y representa una marca de arrastre, probablemente dejada por el dígito central (Fig. 4.27). En la base de la estructura se distingue una línea transversal que se une al surco formando una “T” invertida, posiblemente originada por el colapso del sedimento o la presión ejercida durante la pisada (Fig. 4.27). En la parte posterior de algunos *sets* se observa un surco elongado, alineado con el eje central de las pisadas, que correspondería a otra marca de arrastre generada por el pie antes de su apoyo sobre el sustrato (Fig. 4.27).

La rastrillada RT1 tiene una extensión de 251 cm, y un ancho externo de 32 cm. Está compuesta por doce huellas organizadas en seis *sets* mano-pie con superposición parcial donde la distancia mano-pie es de 3,8 cm en promedio. En promedio, los *sets* en su totalidad miden 13,6 cm de longitud y 13,4 cm de ancho, y, en conjunto con las estructuras asociadas, la longitud promedio alcanza 23,4 cm. Además, en RT1, se

observan en cada *set* surcos elongados ubicados posteriormente (Fig. 4.27) que miden, en promedio, 22,8 cm de largo. Los *sets* mano-pie se ubican directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 8° en promedio. La longitud del *stride* alcanza un promedio de 91,4 cm, mientras que el ángulo de paso mide 144°. La longitud del paso promedio es de 48,5 cm.

La rastrillada RT2 tiene una extensión de 130,4 cm, y un ancho externo de 40,6 cm. Está conformada por ocho huellas que se organizan en cuatro *sets* mano-pie con superposición parcial (aunque mayor que la que se observa en la RT1), donde la distancia mano-pie es de 1,8 cm en promedio. En promedio, los *sets* miden 11,9 cm de longitud y 13,7 cm de ancho, y, en conjunto con las estructuras asociadas, la longitud promedio alcanza 36,6 cm. En RT2 no se observan surcos posteriores. Los *sets* se ubican directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 19 ° en promedio. La longitud del *stride* alcanza un promedio de 77,1 cm, mientras que el ángulo de paso mide 133°. La longitud del paso promedio es de 43,9 cm.

Por último, la rastrillada RT3 tiene una extensión de 54,5 cm, y un ancho externo de 16 cm. Está conformada por cuatro huellas que se organizan en dos *sets* mano-pie con superposición total. En promedio, los *sets* miden 9,7 cm de longitud y 14,1 cm de ancho, y, en conjunto con las estructuras asociadas, la longitud promedio alcanza 17,1 cm. En esta rastrillada tampoco se observan surcos posteriores. Los *sets* se ubican muy cercanos a la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 11,6° en promedio. La longitud del paso medida es de 39,7 cm.

En esta superficie de pisoteo las huellas fósiles están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue estudiado preliminarmente en Vera *et al.* (2023) y Vera *et al.* (2025).

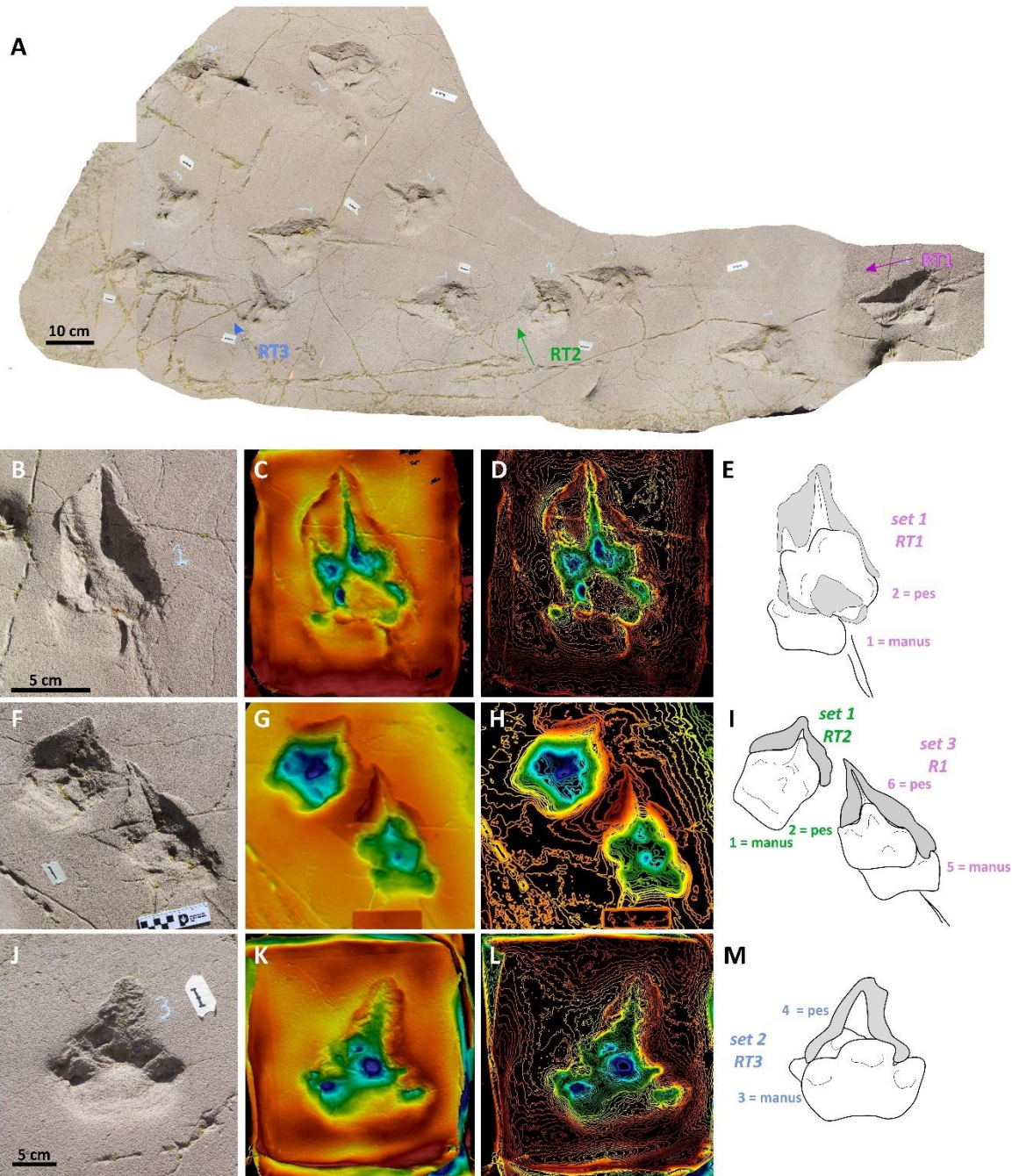


Figura 4.26. Las rastrilladas (A-S1-RT1 – RT3) asignadas a litopternos preservadas en un gran bloque caído en la Formación Andaluza. **A.** Vista en detalle de la ortofoto obtenida a partir del modelo tridimensional generado mediante fotogrametría con dron. **B–E.** Detalles del set 1 de la RT1, donde se observa una superposición parcial de pisadas. Se incluyen el mapa de profundidad en color, el mapa de curvas de y su correspondiente interpretación esquemática. **F–I.** Sector de la superficie donde se intersectan dos rastrilladas: el set 3 de la RT1, con superposición parcial de pisadas, y el set 1 de la RT2, con superposición total. Se presentan los mapas de profundidad y curvas, junto con su esquema interpretativo. **J–M.** Detalles del set 3 de la RT3, donde la superposición de pisadas es total. Se acompaña con el mapa de profundidad, el mapa de curvas y su interpretación esquemática. En E, I y M, las áreas coloreadas en gris claro simbolizan las estructuras extramorfológicas.

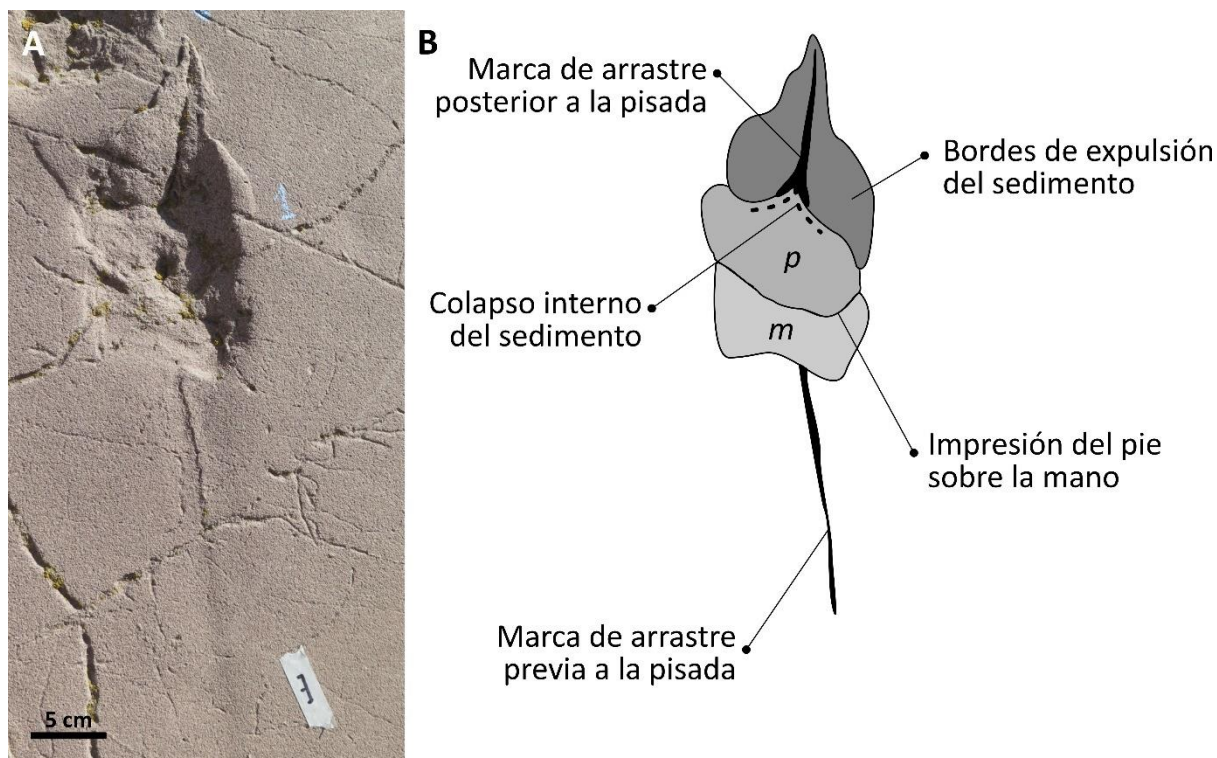


Figura 4.27. Interpretación de las estructuras secundarias asociadas a las huellas fósiles de la Formación Andalhuala. **A.** Ejemplo de un conjunto de huellas (set 1 de la RT1) que presenta diversas estructuras secundarias asociadas. **B.** Esquema interpretativo que ilustra el origen inferido de cada una de las estructuras identificadas.

N° de huella	LT	AT	LT + Estructuras	L surco posterior
RT1-set1	15,7	11,8	24,8	28,2
RT1-set2	11,7	15,7	23,2	-
RT1-set3	14,2	12,5	24,7	19,2
RT1-set4	15,2	14,5	24,2	-
RT1-set5	12,6	13,7	22,4	24,3
RT1-set6	12,1	12,1	21	19,4
\bar{X}	13,6	13,4	23,4	22,8
DE	1,7	1,5	1,5	4,3
Min	11,7	11,8	21,0	19,2
Max	15,7	15,7	24,8	28,2
RT2-set1	13,7	12,7	90	-
RT2-set2	11,9	15,4	19,7	-
RT2-set3	12,3	13,3	20,7	-
RT2-set4	9,8	13,2	16	-
\bar{X}	11,9	13,7	36,6	-
DE	1,6	1,2	35,7	-
Min	9,8	12,7	16,0	-
Max	13,7	15,4	90,0	-

RT3-set1	10,6	14,5	19	-
RT3-set2	8,9	13,7	15,2	-
\bar{X}	9,75	14,1	17,1	-
DE	1,2	0,6	2,7	-

Tabla 4.31. Medidas tomadas para los sets que conforman las rastrilladas A-S1-RT1 – RT3. Abreviaturas: LT = largo total, AT = ancho total, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm.

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT1-1	-	-	-	-	-	251	32
RT1-2	-	-	-	5,3	5		
RT1-3	-	55,4	-	-	-		
RT1-4	-	51,3	-	2,6	12,7		
RT1-5	95,6	49,3	130,7	-	-		
RT1-6	95,1	49,5	138	3,7	5,7		
RT1-7	90,6	45,6	145,4	-	-		
RT1-8	94,4	47,5	154,3	4,9	6,2		
RT1-9	89,1	47	149,6	-	-		
RT1-10	91,2	46,5	147,9	3,9	15		
RT1-11	88,1	46,7	141,5	-	-		
RT1-12	86,8	45,8	141,3	2,4	3,3		
\bar{X}	91,4	48,5	143,6	3,8	8,0		
DE	3,3	3,0	7,4	1,2	4,7		
Min	86,8	45,6	130,7	2,4	3,3		
Max	95,6	55,4	154,3	5,3	15,0		
N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT2-1	-	-	-	-	-	130,4	40,6
RT2-2	-	-	-	2,4	22,6		
RT2-3	-	47,6	-	-	-		
RT2-4	-	46,8	-	1,2	15,4		
RT2-5	86	40,4	158,8	-	-		
RT2-6	85,8	42,5	154,7	1,9	19,7		
RT2-7	68,1	42,8	112,3	-	-		
RT2-8	68,5	43,3	108	1,8	20		
\bar{X}	77,1	43,9	133,5	1,8	19,4		
DE	10,2	2,8	27,0	0,5	3,0		
Min	68,1	40,4	108,0	1,2	15,4		
Max	86,0	47,6	158,8	2,4	22,6		

N° de huella	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT3-1	-	-	-	-	-	54,5	16
RT3-2	-	-	-	0	14,7		
RT3-3	-	-	-	-	-		
RT3-4	-	39,7	-	0	8,5		
\bar{X}					11,6		
DE					4,3		

Tabla 4.32. Medidas tomadas para las rastrilladas A-S1-RT1 – RT3. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.6. Huellas asignables a *Litopterna* en la Formación Rodeo

En la Formación Rodeo, los registros de icnofósiles son escasos, probablemente como resultado del limitado grado de exploración paleontológica en la región. En el marco de esta Tesis se documenta un único hallazgo de rastrilladas fósiles preservadas en la base de un estrato correspondiente a la parte inferior del Miembro Las Flores, en las cercanías del Lago Cuesta del Viento (Sitio R-S1). Las huellas fueron halladas durante un viaje de la Escuela de Campo 2, del Departamento de Ciencias Geológicas, FCEyN, UBA (año 2013). La superficie donde se encuentran impresas se caracteriza por una baja diversidad icnofaunística, representada exclusivamente por rastrilladas paralelas compuestas por huellas tridáctilas preservadas en hiporrelieve convexo (ver Sección 3.6). Estas se encuentran asociadas a escasas grietas de desecación de bordes delgados, así como a estructuras redondeadas interpretadas como pisadas preservadas en niveles suprayacentes (*undertracks*). El esquema estratigráfico donde se señala la posición del nivel con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.7).

4.6.1. Huellas tridáctilas

R-S1-RT1

R-S1-RT2

Fig. 4.28, Tablas 4.33, 4.34

Material. 2 rastrilladas conformadas por 8 huellas cada una (R-S1-RT1 y R-S1-RT2). La superficie portadora fue documentada mediante fotografías y modelos tridimensionales generados por medio de fotogrametría.

Procedencia. Sección inferior del Miembro Las Flores de la Formación Rodeo (R-S1). En un nivel interpretado como un depósito de *playa lake* en un ambiente de barreal.

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcuadrangular, con una escotadura cóncava moderada a profunda ubicada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal, y márgenes laterales rectilíneos a ligeramente escotados. Las impresiones de los dígitos, en general, son elongadas y culminan progresivamente en un ápice redondeado. Las impresiones de los dígitos externos son más cortas que el dígito central y son subiguales en largo y ancho. La

impresión del dígito III es la más prominente, presenta una constricción basal y culmina en un ápice redondeado. En la región central de las huellas se observan notorios surcos interdigitales que corresponden a la separación entre los dígitos.

La rastrillada R1 presenta una longitud total de 173 cm y un ancho externo de 16,5 cm. Está conformada por ocho huellas organizadas en cuatro sets, que no presentan superposición de huellas dentro de cada set, dispuestos de forma alternada (Fig. 4.28A-B). Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican muy próximas o directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 15° en promedio. Las huellas presentan una longitud promedio de 9,4 cm y un ancho promedio de 9 cm. En promedio, la impresión del dígito central mide 8,1 cm de largo y 3,5 cm de ancho, mientras que las impresiones de los dígitos externos alcanzan, en promedio, una longitud de aproximadamente 6,8 cm y un ancho de 2,6 cm para el dígito II, y 6,1 cm de largo y 2,5 cm de ancho para el dígito IV. El ángulo de divergencia total entre los dígitos es, en promedio, de 53°, mientras que los ángulos interdigitales entre los dígitos II y III, y entre IV y III, son de 29° y 28°, respectivamente. La longitud del paso doble alcanza un promedio de 98,5 cm, mientras que el ángulo de paso tiene un promedio de 157°. La longitud del paso promedio es de 50,3 cm.

La rastrillada RT2 comparte las mismas características morfológicas que RT, se ubica de forma paralela a esta, presenta una longitud total de 177 cm y un ancho externo de 16,9 cm. Está conformada también por ocho huellas organizadas en cuatro sets, que no presentan superposición de huellas dentro de cada set, dispuestos de forma alternada. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas también se ubican muy próximas o directamente sobre la línea media, generando una rastrillada estrecha, con un ángulo de rotación respecto de la línea media de 16,3° en promedio. Las huellas presentan una longitud promedio de 10,5 cm y un ancho promedio de 9,7 cm. En promedio, la impresión del dígito central mide 6,4 cm de largo y 3,6 cm de ancho, mientras que las impresiones de los dígitos externos alcanzan, en promedio, una longitud de aproximadamente 6,8 cm y un ancho de 2,6 cm para el dígito II, y 6 cm de largo y 2,4 cm de ancho para el dígito IV. El ángulo de divergencia entre los dígitos es, en promedio, de 47,3°, mientras que los ángulos interdigitales entre los dígitos II y III, y entre IV y III, son de 25° y 23°, respectivamente. La longitud del paso doble alcanza un promedio de 101,7 cm, mientras que el ángulo de paso tiene un promedio de 164°. La longitud del paso promedio es de 51,1 cm.

Las huellas están preservadas como hiporrelieve cóncavo.

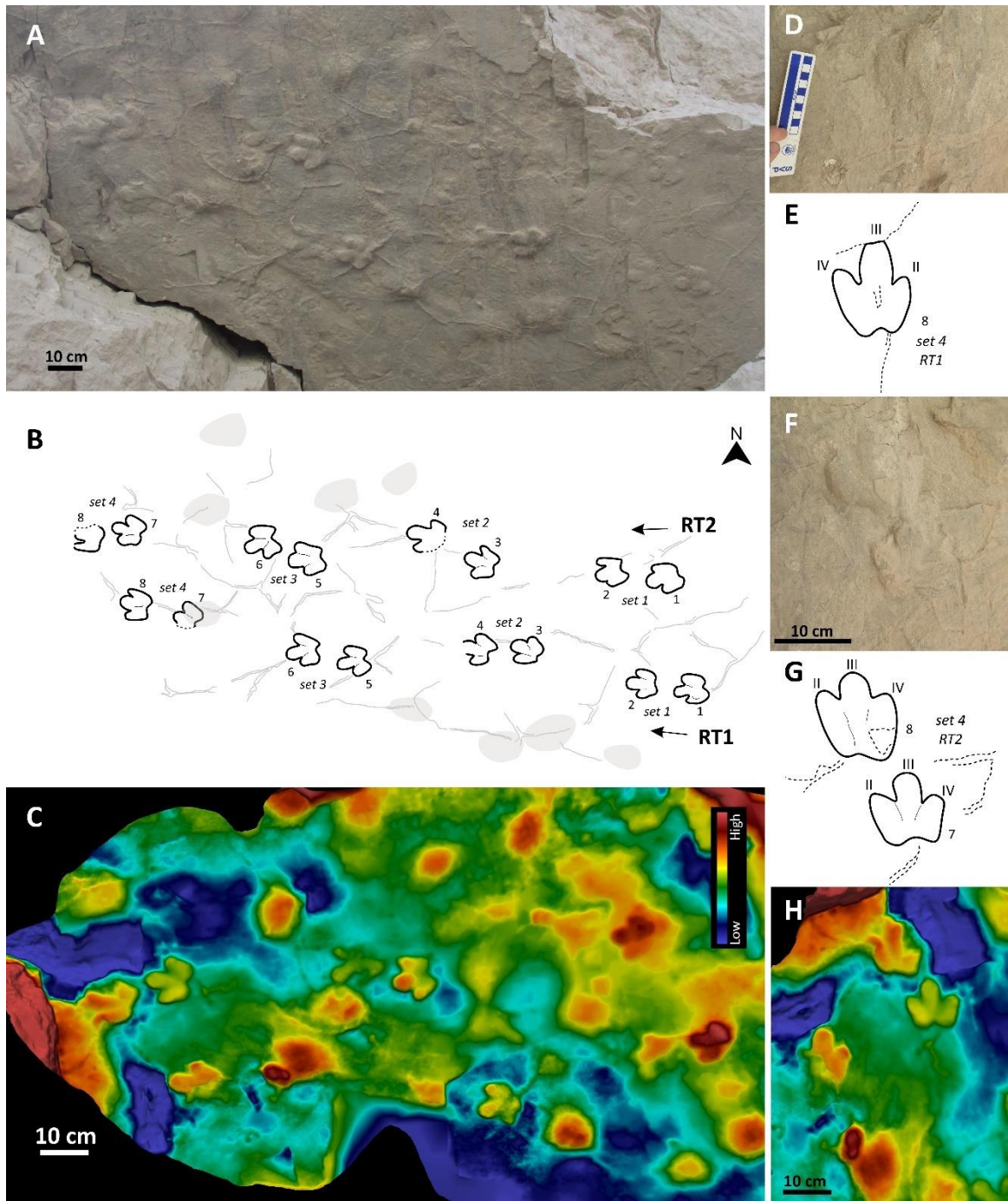


Figura 4.28. Huellas fósiles preservadas en la base expuesta de un estrato correspondiente a la Formación Rodeo, en las cercanías del Lago Cuesta del Viento (R-S1). **A.** Vista general de la superficie que porta las huellas. **B.** Esquema interpretativo de la superficie total, donde se señalan *undertracks* esquematizadas como óvalos de color gris claro. **C.** Mapa de profundidad en color de un sector de la superficie: las tonalidades rojizas indican áreas más elevadas y las azuladas, más deprimidas. **D–E.** Vista detallada de la huella RT1-8 y su esquema interpretativo. **F–G.** Vista en detalle del set 4 correspondiente a la RT2. **H.** Mapa de profundidad de la huella RT1-8 y el set 4 de la rastrillada RT2.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L II	L III	L IV	A II	A III	A IV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT1-1	3	10,3	9,3	42,4	7,2	8,4	6,9	2,8	3,2	2,4	23,7	23,7	51,8

RT1-2	9,3	8,4	51,2	6,1	8,5	6,1	2,1	3,4	2,2	27,5	31,1	47,5	
RT1-3	9,2	9,0	59,8	5,6	8,2	7,1	2,6	3,4	2,7	32,0	27,6	48,2	
RT1-4	9,5	9,4	60,6	6,7	8,1	5,4	3,1	3,7	2,9	28,4	32,1	49,8	
RT1-5	9,4	9,3	57,2	6,7	8,2	5,2	3,0	3,6	2,7	33,9	26,9	47,6	
RT1-6	10,2	9,5	57,2	7,6	8,3	5,7	3,0	3,8	2,5	33,8	26,5	55,7	
RT1-7	8,2	7,8	-	6,5	6,9	-	2,4	3,2	-	29,1	-	-	
RT1-8	9,4	9,2	47,0	7,9	8,0	6,5	2,1	3,8	2,3	23,7	30,0	53,3	
\bar{X}	9,4	9,0	53,6	6,8	8,1	6,1	2,6	3,5	2,5	29,0	28,3	50,6	
DE	0,6	0,6	6,9	0,8	0,5	0,7	0,4	0,2	0,2	4,1	2,9	3,2	
Min	8,2	7,8	42,4	5,6	6,9	5,4	2,1	3,2	2,2	23,7	23,7	47,5	
Max	10,3	9,5	60,6	7,9	8,5	7,1	3,1	3,8	2,9	33,9	32,1	55,7	
N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L II	LIII	L IV	A II	A III	A IV	Ang II-III	Ang III-IV	Área
RT2-1		11,0	9,0	44,0	7,1	6,8	6,7	2,3	4,0	2,6	20,8	20,6	65,0
RT2-2		9,0	9,1	50,0	7,4	6,6	6,0	2,5	4,0	2,4	22,7	25,6	54,6
RT2-3		10,5	9,8	52,0	6,7	6,7	6,4	2,2	4,0	2,6	25,3	27,6	55,6
RT2-4		12,1	10,5	47,1	5,0	5,3	4,1	2,1	3,4	2,6	38,2	25,2	71,1
RT2-5	3	10,1	10,1	46,2	7,4	6,7	6,3	2,9	3,9	2,6	24,0	24,3	66,1
RT2-6		10,5	10,2	46,2	7,5	5,5	5,1	3,4	3,0	2,5	25,6	23,6	66,2
RT2-7		10,0	9,5	45,5	6,6	6,4	6,1	2,5	3,1	2,4	23,1	22,0	56,7
RT2-8		-	-	-	-	6,9	7,3	-	-	1,5	-	21,4	-
\bar{X}		10,5	9,7	47,3	6,8	6,4	6,0	2,6	3,6	2,4	25,7	23,8	62,2
DE		1,0	0,6	2,8	0,9	0,6	1,0	0,5	0,4	0,4	5,8	2,4	6,5
Min		9,0	9,0	44,0	5,0	5,3	4,1	2,1	3,0	1,5	20,8	20,6	54,6
Max		12,1	10,5	52,0	7,5	6,9	7,3	3,4	4,0	2,6	38,2	27,6	71,1

Tabla 4.33. Medidas tomadas para las huellas que componen las rastrilladas R-S1-RT1 – RT2. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, LI = largo del dígito I, LIII = largo del dígito III, LII = largo del dígito II, AI = ancho del dígito I, AIII = ancho del dígito III, AII = ancho del dígito II, Ang I-III = ángulo interdigital entre los dígitos I y III, Ang III-II = ángulo interdigital entre los dígitos III y II, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT1-1	-	-	-	-	20,5	173,0	16,5
RT1-2	-	-	-	14,0	4,3		
RT1-3	-	49,5	-	-	21,0		
RT1-4	-	48,7	-	14,7	17,8		
RT1-5	98,2	51,0	154,8	-	18,2		
RT1-6	99,0	51,3	163,4	15,2	21,4		

RT1-7	97,7	50,0	153,3	-	7,7		
RT1-8	99,0	51,4	156,5	16,0	13,3		
\bar{X}	98,5	50,3	157,0	15,0	15,5		
DE	0,6	1,1	4,5	0,8	6,5		
Min	97,7	48,7	153,3	14,0	4,3		
Max	99,0	51,4	163,4	16,0	21,4		
	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT2-1	-	-	-	-	21,6	177,0	16,9
RT2-2	-	-	-	15,0	16,3		
RT2-3	-	52,7	-	-	11,0		
RT2-4	-	55,0	-	17,6	14,5		
RT2-5	103,8	50,1	168,6	-	22,0		
RT2-6	102,3	47,5	158,4	13,4	19,6		
RT2-7	102,3	51,5	165,7	-	15,1		
RT2-8	98,5	50,0	166,0	12,1	10,4		
\bar{X}	101,7	51,1	164,7	14,5	16,3		
DE	2,3	2,6	4,4	2,4	4,5		
Min	98,5	47,5	158,4	12,1	10,4		
Max	103,8	55,0	168,6	17,6	22,0		

Tabla 4.34. Medidas tomadas para las rastrilladas R-S1-RT1 – RT2. Abreviaturas: αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.7. Huellas asignables a *Litopterna* en la Formación Río Negro

El registro icnológico de la Formación Río Negro es ampliamente reconocido y su documentación ha experimentado un notable crecimiento, impulsado por numerosas investigaciones realizadas en la región (Angulo y Casamiquela, 1982; Melchor *et al.*, 2013, 2023; de Valais *et al.*, 2020). Este registro se distingue por su diversidad y abundancia, con icnofósiles de tetrápodos e invertebrados excepcionalmente preservados, provenientes de todos los miembros de la unidad (ej.: Melchor *et al.*, 2012b, 2015; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024) (ver Sección 3.7). Estos han sido identificados en diversos puntos de los afloramientos distribuidos a lo largo de los acantilados costeros del noreste de la Patagonia, incluyendo la desembocadura del Río Negro. En el marco de esta tesis, se analiza un conjunto de huellas fósiles atribuidas a litopternos, previamente mencionadas en la literatura (Angulo y Casamiquela, 1982; Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). Estos registros han sido reportados en los sitios el balneario El Cóndor (Sitio RN-S1), La Lobería (Sitio RN-S2) y Pozo Salado (Sitio RN-S3), donde se encuentran preservados con distintos tipos de preservación, generalmente presentes en la superficie de bloques caídos provenientes

de los afloramientos (Angulo y Casamiquela, 1982; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). El esquema estratigráfico donde se señala la posición de los niveles con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.8).

4.7.1. Huellas tridáctilas

RN-S1-HT1 – HT2

Fig. 4.29, Tabla 4.35

Material. 2 huellas (RN-S1-HT1 – HT2) registradas en la literatura por medio de fotografías.

Procedencia. Balneario La Boca, actualmente conocido como El Cóndor (RN-S1) (Angulo y Casamiquela, 1982).

Material adicional. Fotografías de series de pisadas poco definidas provenientes de La Lobería (RN-S2) y Pozo Salado (RN-S3).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subcircular; en el ejemplar más completo (HT1) puede reconocerse un patrón tridáctilo, mientras que en HT2 se observa un contorno circular sin diferenciación de impresiones digitales.

En particular, HT1 presenta una longitud total de 14,5 cm y un ancho de 15,8 cm. En el margen posterior se evidencia una leve escotadura cóncava alineada con el eje del dígito medio, mientras que los márgenes laterales son suavemente redondeados. Las impresiones digitales son cortas, anchas, y de terminación anterior roma. La impresión correspondiente al dígito medio es más prominente que las de los dígitos externos, siendo más del doble de larga y casi el triple de ancha, con un extremo anterior como a globular. La longitud de la impresión del dígito II es de 13,4 cm y su ancho de 9,6 cm. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales tanto en longitud como en ancho, con valores de 10,6 cm y 3 cm, respectivamente. El ángulo total de divergencia entre los dígitos es de 42°, mientras que el ángulo medio entre el dígito central y los laterales es de aproximadamente 20°.

Asimismo, se incluyen en esta descripción dos ejemplares adicionales, procedentes del Sitio RN-S2 y del Sitio RN-S3. Sin embargo, debido a la baja resolución de las imágenes disponibles y a la ausencia de una escala clara, sólo es posible observar una morfología general subcircular, sin evidencia discernible de impresiones digitales (Fig. 4.29E-F).

Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue publicado y descrito por Angulo y Casamiquela (1982). En este trabajo de tesis sólo se han tomado las fotografías originales y se han realizado las mediciones pertinentes en los casos en donde las escalas están disponibles.

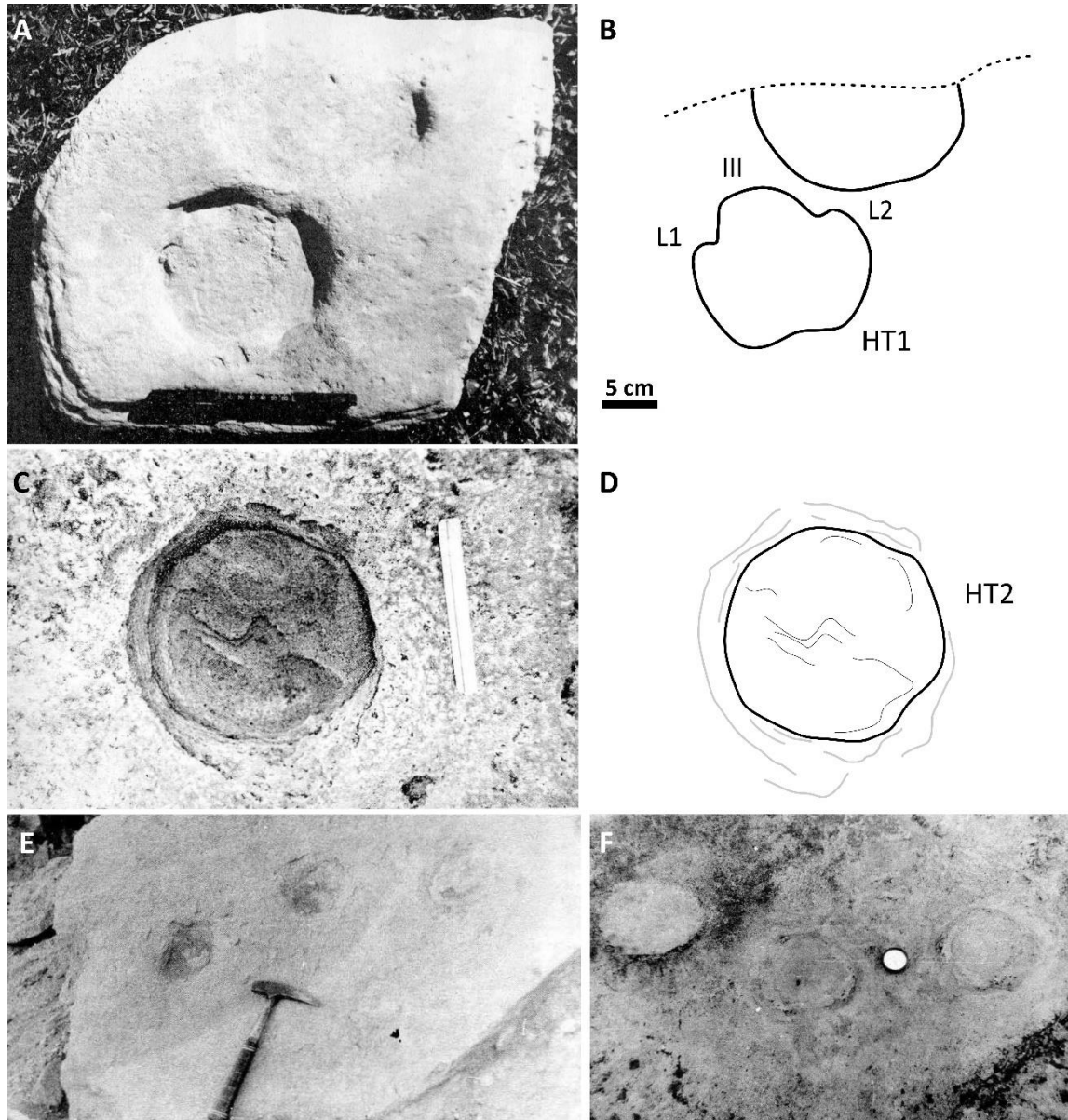


Figura 4.29. Huellas fósiles preservadas en la Formación Río Negro. **A.** Fotografía original del holotipo (aquí RN-S1-HT1) de *Macrauchenichnus rector*, preservado en un bloque caído en el balneario El Cóndor (Sitio RN-S1) (tomado de Angulo y Casamiquela, 1982). **B.** Esquema interpretativo de RN-S1-HT1. **C.** Fotografía de otro ejemplar del mismo sitio (aquí RN-S1-HT2) (tomado de Angulo y Casamiquela, 1982). **D.** Esquema interpretativo de RN-S1-HT2. **E.** Pisadas registradas en La Lobería (RN-S2). **F.** Pisadas registradas en Pozo Salado (RN-S3) (tomado de Angulo y Casamiquela, 1982).

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT1	3	14,5	15,8	42,2	10,6	13,4	10,7	2,6	9,6	3,5	16,3	23,7	164,5

Tabla 4.35. Medidas tomadas para RN-S1-HT1. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

RN-S1-HT3 – HT5
Fig. 4.30, Tabla 4.36

Material. 3 huellas (RN-S1-HT3 – HT5) registradas en la literatura por medio de fotografías (Krapovickas y Vizcaíno, 2016; Rojas-Manriquez *et al.*, 2024).

Procedencia. Balneario El Cóndor (RN-S1). En niveles interpretados como depósitos de llanura lacustre (Rojas-Manriquez *et al.*, 2024).

Descripción. Huellas unguiladas individuales de contorno general subcuadrangular, en el margen posterior se ubica una escotadura cóncava alineada con el eje del dígito medio, y los márgenes laterales son rectilíneos.

La huella HT3 presenta una longitud total de 8,2 cm y un ancho de 10,2 cm. Las impresiones digitales laterales son cortas, anchas, y con terminaciones anteriores subcuadrangulares o subtriangulares. En promedio, estas impresiones miden 5,8 cm de largo por 2,8 cm de ancho. La impresión correspondiente al dígito medio también es corta, con un ápice romo a subcuadrangular, y presenta dimensiones promedio de 7,7 cm de longitud y 3,9 cm de ancho. El ángulo total de divergencia entre los dígitos es de 52°, mientras que el ángulo entre el dígito medio y los laterales es, en promedio, de 25,3°.

En cuanto a las huellas HT4 y HT5, estas presentan características similares a HT3, aunque con algunas diferencias sutiles, tales como ápices digitales claramente redondeados, una leve constricción basal en la impresión del dígito medio, un ángulo de divergencia aparentemente mayor y la presencia de surcos interdigitales dentro de la pisada. Debido a la falta de una escala precisa y a la ligera angulación de la fotografía, no se realizaron mediciones cuantitativas de estas huellas.

Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue publicado por Krapovickas y Vizcaíno (2015) y Rojas-Manriquez *et al.* (2024). En esta tesis se han tomado las fotografías originales y se han realizado las mediciones pertinentes en los casos en donde las escalas están disponibles.

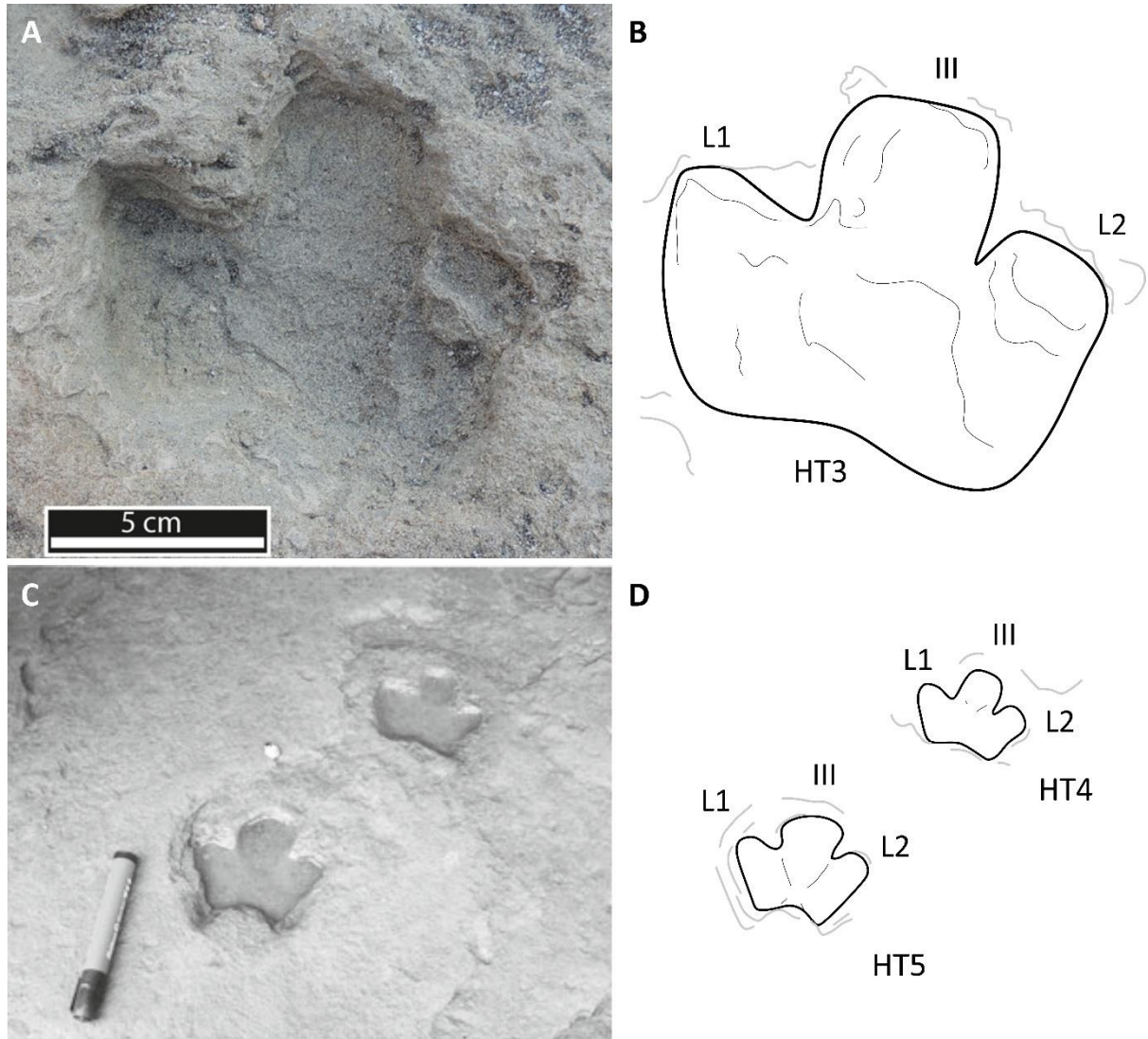


Figura 4.30. Huellas fósiles preservadas en niveles de la Formación Río Negro. **A.** Fotografía original de una huella hallada en las cercanías del balneario El Cóndor (Sitio RN-S1) (tomado de Rojas-Manriquez *et al.*, 2024). **B.** Esquema interpretativo. **C.** Fotografía de otros ejemplares del mismo sitio (tomado de Krapovickas y Vizcaíno, 2016). **D.** Esquema interpretativo.

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT3	3	8,2	10,2	52,2	5,7	7,7	5,9	2,6	3,9	3	28,5	22,2	60

Tabla 4.36. Medidas tomadas para RN-S1-HT3. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

4.7.2. Huellas subcirculares

RN-S1-HC1 – HC2

Fig. 4.31

Material. 2 huellas (RN-S1-HC1 – HC2) registradas en la literatura por medio de fotografías.

Procedencia. Balneario La Boca, actualmente conocido como El Cóndor (RN-S1) Angulo y Casamiquela, 1982).

Descripción. Huellas atribuidas de contorno general subcircular a circular, sin evidencia clara de un patrón digital definido. En el espécimen HC1 se observa un margen relativamente rectilíneo, que podría interpretarse como el borde posterior de la huella (Fig. 4.31B-C). En HC2 se observa en la mitad superior estructuras secundarias interpretadas como rebordes de expulsión del sedimento, generados por el desplazamiento del sustrato al momento de la impresión (Fig. 4.31D). Dado que ambas huellas carecen de una escala precisa, no se efectuaron mediciones cuantitativas.

Las huellas están preservadas como epirrelieve cóncavo.

Comentarios. Este material fue publicado y descrito por Angulo y Casamiquela (1982). En este trabajo de tesis sólo se han tomado las fotografías originales y se han realizado las mediciones pertinentes en los casos en donde las escalas están disponibles.

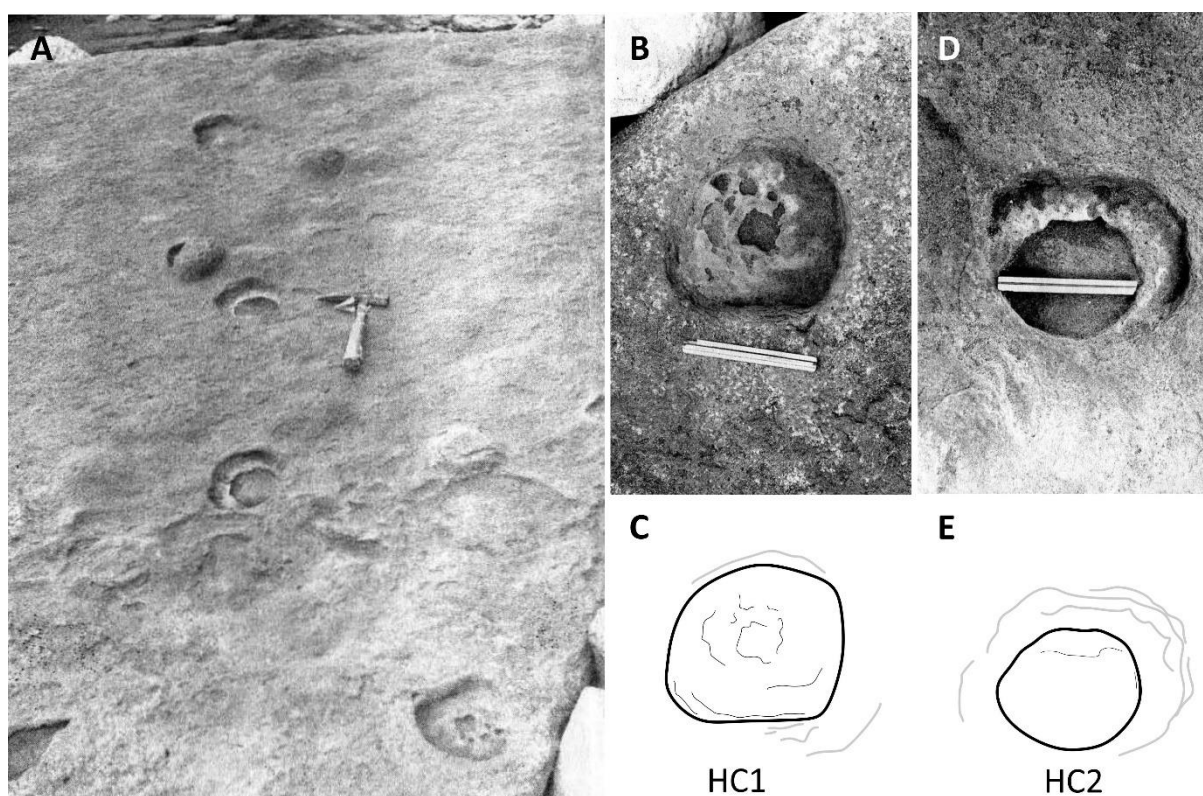


Figura 4.31. Huellas fósiles preservadas en niveles de la Formación Río Negro. **A.** Fotografía original de una rastrillada compuesta por pisadas subcirculares en las cercanías del balneario El Cóndor (Sitio RN-S1) (tomado de Angulo y Casamiquela, 1982). **B–C.** Fotografía de una pisada (HC1) y su esquema interpretativo. **D–E.** Fotografía de una pisada (HC2) y su esquema interpretativo.

4.8. Huellas asignables a *Litopterna* en el Yacimiento Paleocicológico de Pehuen Co

El Yacimiento Paleocicológico de Pehuen Co, ubicado en el sur de la provincia de Buenos Aires, constituye uno de los registros icnológicos más ricos y reconocidos a nivel global. Su relevancia radica tanto en la abundancia como en la diversidad de huellas fósiles preservadas, que incluyen pisadas adjudicadas a diversos vertebrados, principalmente mamíferos y aves, junto con trazas de invertebrados, muchas de ellas en notable estado de preservación (ej.: Aramayo y Manera de Bianco, 1996; Aramayo, S. A. y Manera de Bianco, 2009; Bayón *et al.*, 2011; Feola *et al.*, 2023) (ver Sección 3.8). Este registro ha sido objeto de múltiples estudios desde su descubrimiento, y se encuentra expuesto a lo largo del frente costero de la localidad, ubicado en el Miembro medio de la secuencia Agua Blanca (Sitio PC-S1) (Feola, 2022; Feola *et al.*, 2023).

En el marco de esta tesis, se analiza un conjunto de huellas fósiles provenientes del Sitio S1. El material estudiado en este trabajo ha sido extraído de estudios anteriores, y se encuentra preservado como epirrelieves cóncavos sobre superficies expuestas de sedimentos depositados en planicies fangosas lacustres (Feola *et al.*, 2023). El esquema estratigráfico donde se señala la posición de los niveles con huellas fósiles se encuentra en el Apéndice 2 (Fig. A2.9).

4.8.1. Huellas tridáctilas

PC-S1-HT1 – HT2

PC-S1-RT1

PC-S1-RT2

Fig. 4.32, Tablas 4.37, 4.38

Material. 2 huellas (PC-S1-HT1 – HT2) y 2 rastrilladas (PC-S1-RT1 – RT2) registradas en la literatura por medio de fotografías y moldes de yeso.

Procedencia. Miembro medio de la secuencia Agua Blanca (Sitio PC-S1). En niveles interpretados como cuerpos de agua someros efímeros de origen lacustre (Feola, 2022).

Descripción. Huellas unguiladas de contorno general subredondeado, en el margen posterior se ubica una escotadura cóncava alineada con el eje del dígito medio, y los márgenes laterales son redondeados. En promedio, las huellas presentan un largo total de 23 cm, y un ancho de 24,4 cm. Las impresiones digitales laterales son cortas, anchas, y con terminaciones anteriores subredondeadas, son subiguales en cuanto a sus dimensiones, alcanzando una longitud promedio de 18,3 cm, y un ancho promedio de 4,8 cm. La impresión correspondiente al dígito medio es más prominente que las de los dígitos externos, siendo más del doble de larga y casi el triple de ancha, con un extremo anterior como a globular, su largo promedio es de 22,2 cm, y su ancho

promedio tiene un valor de 13,2 cm. El ángulo total de divergencia entre los dígitos es de 40°, mientras que el ángulo medio entre el dígito central y los laterales es de 21°.

La rastrillada RT1 presenta una longitud total de 196,8 cm y un ancho externo de 49,8 cm (Fig. 4.32H-I). Está compuesta por seis huellas dispuestas en tres *sets*, los cuales muestran una superposición parcial entre las huellas que los conforman y se disponen de forma alternada a lo largo de la línea media. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar. Las huellas se ubican directamente sobre la línea media, generando una rastrillada de configuración estrecha, con un ángulo de rotación promedio respecto de dicha línea de 20°. Las huellas presentan una longitud promedio de 19,3 cm y un ancho promedio de 23,8 cm. El *stride* alcanza un promedio de 155,3 cm, mientras que el ángulo de paso es de 150°. La longitud promedio del paso es de 80,7 cm. Cabe señalar que, debido a que algunas características morfológicas no son fácilmente observables y a la superposición parcial de huellas, no fue posible realizar mediciones precisas en todos los casos, por lo que algunos valores deben considerarse aproximados.

La rastrillada RT2 está compuesta por nueve huellas que no se organizan en *sets* claramente definidos y no presentan superposición entre sí. Las huellas muestran una longitud promedio de 17,4 cm y un ancho promedio de 18,9 cm. Sin embargo, dada la disposición irregular de las pisadas, la preservación ligeramente distinta de algunas pisadas y la ausencia de un patrón claro, no se descarta que hayan sido generadas por más de un individuo, por lo cual se prefiere evitar interpretaciones sobre dinámica locomotora.

Todas las huellas se encuentran preservadas como epirrelieve cóncavo.

Finalmente, se incluye en esta descripción una rastrillada adicional completa (Fig. 4.32A). No obstante, debido a la baja resolución de la imagen disponible y al ángulo de la toma fotográfica, sólo es posible identificar *sets* de huellas tridáctilas con superposición parcial, dispuestos de manera alternada a lo largo de la línea media. En este caso, tampoco se efectuaron mediciones debido a las limitaciones mencionadas.

Comentarios. Este material fue originalmente estudiado por Aramayo et al. (2015) y, más recientemente, por Feola (2022). En esta tesis sólo se han tomado las fotografías originales y se han realizado las mediciones pertinentes en los casos en donde las escalas están disponibles.

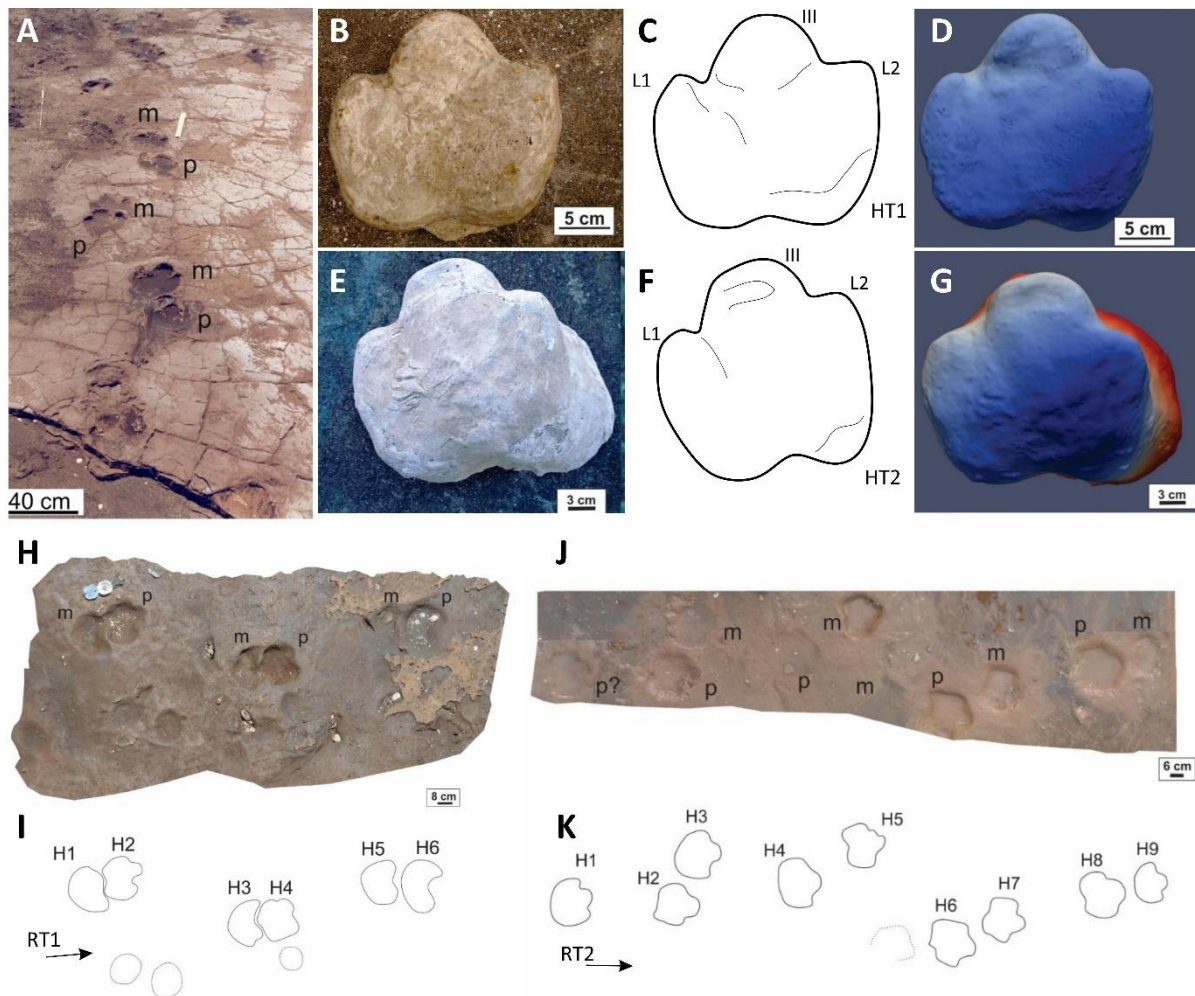


Figura 4.32. Huellas fósiles preservadas en Miembro Superior de la secuencia Agua Blanca (Sitio PC-S1). **A.** Fotografía original de una rastrillada compuesta por al menos diez huellas tridáctilas de gran tamaño, la cual corresponde al holotipo de *Eumacrauchenichnus patachonicus* que se encuentra perdido producto de la erosión marina actual (tomado de Aramayo et al., 2015). **B–D.** Fotografía del molde del ejemplar aquí nominado PC-S1-HT1, su esquema interpretativo y su mapa de profundidad (modificado de Feola, 2022). **E–G.** Fotografía del molde del ejemplar PC-S1-HT2, su esquema interpretativo y su mapa de profundidad (modificado de Feola, 2022). **H–I.** Ortofoto de la rastrillada RT1 y su interpretación esquemática (tomado de Feola, 2022). **J–K.** Ortofoto de la rastrillada RT2 y su interpretación esquemática (tomado de Feola, 2022).

N° de huella	N° D	LT	AT	Div Tot	L1	LIII	L2	A1	A III	A2	Ang 1-III	Ang III-2	Área
HT1	3	20,9	22,2	42	15,6	20	16,4	4,5	11,5	4,5	21,6	23	351,2
HT2		25	26,5	38	20,2	24,3	21	5	14,8	5	20	18,5	524,1
\bar{x}		23,0	24,4	40,0	17,9	22,2	18,7	4,8	13,2	4,8	20,8	20,8	437,7
DE		2,9	3,0	2,8	3,3	3,0	3,3	0,4	2,3	0,4	1,1	3,2	122,3

Tabla 4.37. Medidas tomadas para las huellas PC-S1-HT1 – HT2. Abreviaturas: N°D = número de dígitos, LT = largo total, AT = ancho total, Div Tot = divergencia total, L1 = largo del dígito externo 1, LIII = largo del dígito III, L2 = largo del dígito externo 2, A1 = ancho del dígito externo 1, AIII = ancho del dígito III, A2 = ancho del dígito externo 2, Ang 1-III = ángulo interdigital entre

el dígito externo 1 y III, Ang III-2 = ángulo interdigital entre el dígito III y 1, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar. Los valores están expresados en cm, ° y cm².

N° de huella	LT	AT	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT1-1	20	24,3	-	-	-	-	-	196,8	49,8
RT1-2	20	23	-	-	-	21,1	19		
RT1-3	18	24,7	-	86,3	-	-	-		
RT1-4	20,3	21,4	-	84,8	-	15,8	20,5		
RT1-5	18	23,2	154	75	148,3	-	-		
RT1-6	19,3	26	156,5	76,8	152,1	21,5	-		
\bar{X}	19,3	23,8	155,3	80,7	150,2	19,5	19,8		
DE	1,0	1,6	1,8	5,7	2,7	3,2	1,1		
Min	18,0	21,4	154,0	75,0	148,3	15,8	19,0		
Max	20,3	26,0	156,5	86,3	152,1	21,5	20,5		
N° de huella	LT	AT	Paso doble	Paso	αP	m-p	α	Largo	Ancho ext
RT2-1	17	19,8	-	-	-	-	-	264,6	65
RT2-2	20	17,9	-	-	-	-	-		
RT2-3	20,4	20,4	-	-	-	-	-		
RT2-4	17,2	20,3	-	-	-	-	-		
RT2-5	17	18	-	-	-	-	-		
RT2-6	18	19	-	-	-	-	-		
RT2-7	16,2	19,4	-	-	-	-	-		
RT2-8	17,5	18,2	-	-	-	-	-		
RT2-9	13,6	17	-	-	-	-	--		
\bar{X}	17,4	18,9							
DE	2,0	1,2							
Min	13,6	17,0							
Max	20,4	20,4							

Tabla 4.38. Medidas tomadas para las rastrilladas PC-S1-RT1 – RT2. Abreviaturas: LT = largo total, AT = ancho total, αP = ángulo de paso, m-p = distancia mano-pie, α = divergencia de la mano/pie, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar, Min = mínimo, Max = máximo. Los valores están expresados en cm y °.

4.9. Asignaciones icnotaxonómicas

Todas las huellas fósiles analizadas en esta tesis y atribuidas a la actividad de miembros del orden Litopterna presentan patrones digitales característicos. En particular, aquellas asignadas a la familia Macraucheniidae exhiben una morfología tridáctila que, si bien revela una marcada homogeneidad general, presenta sutiles variaciones en el

contorno general de las huellas, en la morfología de los márgenes laterales, así como en la configuración y forma de los ápices de las impresiones digitales.

Por otro lado, las huellas con patrón monodáctilo, atribuidas a la familia Protheroheriidae, se distinguen por su morfología simple, definida por un contorno completamente ovalado y la ausencia de impresiones digitales laterales u otras estructuras accesorias, lo que sugiere una menor diversidad morfológica en la impresión del autopodio.

Los criterios utilizados para caracterizar los icnotaxones (icnotaxobases) reconocidos en este trabajo incluyen: el número de impresiones digitales en mano y pie; la forma, orientación y el tamaño relativo de las impresiones digitales; el contorno y la morfología general de las huellas; y la relación de tamaño entre la impresión del dígito III y las impresiones laterales.

4.9.1. Huellas tridáctilas

Icnogénero *Macrauchenichnus* Angulo y Casamiquela, 1982

Icnoespecie tipo—*Macrauchenichnus rector* Angulo y Casamiquela, 1982.

Diagnosis original—“Impresiones correspondientes a un mamífero de talla mediana, cuadrúpedo y funcionalmente tridáctilo, aparentemente provisto de una almohadilla plantar (de tipo elefantino), con la que aquellas, en las muestras buenas, muestran un contorno trilobulado, basado en un modelo subcircular hasta oblongo y piriforme.” (Angulo y Casamiquela, 1982, págs. 56–59).

Comentarios—*Macrauchenichnus* es un icnogénero definido a partir de pisadas tridáctilas con un patrón digital lobulado halladas en la Formación Río Negro. Los ejemplares analizados en esta tesis y asignados a este icnotaxón presentan, además de estos rasgos diagnósticos, variaciones en la forma general del contorno, en la pronunciación de la escotadura posterior y en las proporciones de las impresiones de los dígitos. Estas diferencias sugieren una variabilidad morfológica dentro del conjunto de huellas atribuibles a macraucheníidos, posiblemente relacionada con una mayor diversidad de tamaños corporales entre los productores a lo largo del tiempo.

Icnoespecie *Macrauchenichnus rector* Angulo y Casamiquela, 1982

Holotipo—“Lamina VIII. Impresiones de un lote bipedal, en hueco.” Angulo y Casamiquela, 1982, pág. 66.

Material—TN-S1-M1 – M6; RN-S1-HT1 – HT2; RN-HC1 – HC2.

Diagnosis enmendada—Huellas tridáctilas con un contorno subcircular y una escotadura cóncava poco profunda en el margen posterior, centrada sobre el eje del dígito medio. Las impresiones digitales son cortas, anchas y de extremos anteriores

romos. La impresión del dígito medio (III) es más prominente que las de los dígitos externos (II y IV), siendo aproximadamente un 50 % o más más larga, y casi el doble de ancha, con un ápice romo a globular.

Descripción—Huellas tridáctilas con contorno un subcircular a globular. En el margen posterior de las huellas, se observa una ligera escotadura cóncava sobre el eje del dígito medio. En promedio, las huellas presentan una longitud total de 13,1 cm y un ancho total de 14,2 cm. Las impresiones de los dígitos son cortas, anchas y sus extremos anteriores son redondeados. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales en largo y ancho, en promedio presentan valores de 9,6 cm y 3,2 cm respectivamente. La impresión del dígito medio es la más prominente, siendo aproximadamente un 50 % más larga, y casi el doble de ancha, con ápices romos a globulares. En promedio, presenta una longitud total de 12,2 cm y un ancho promedio de 7,8 cm. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 46°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 23°.

Comentarios—Las huellas asignadas a *Macrauchenichnus rector* comparten tanto características morfológicas como patrones digitales (tres dígitos redondeados y robustos, con la impresión del dígito III siendo la de mayor tamaño) y los rangos de tamaño (aproximadamente 13 cm de largo, 14 cm de ancho). Anteriormente, huellas con características similares han sido descritas en otras unidades neógenas de Argentina. Bonaparte (1965) identificó impresiones tridáctilas algo más pequeñas, pero morfológicamente comparables en la Quebrada del Yeso (provincia de La Rioja), mientras que Aramayo (1999) registró formas de tamaño semejante en la costa norte del Golfo San Matías (Formación Río Negro), aunque con una leve elongación anteroposterior. Este último material fue considerado por Krapovickas *et al.* (2009) como asignable a *M. rector*.

Por otra parte, esta revisión icnotaxonómica permite incluir tentativamente dentro de *M. rector* una serie de impresiones de morfología circular a subcircular (RN-HC1 – HC2). Estas huellas exhiben características extramorfológicas (rebarbas y expulsión del sedimento) debidas a las condiciones del sustrato original, lo que habría generado deformaciones y la ausencia de impresiones de dígitos, dificultando su diagnóstico. *Caballichnus impersonalis*, propuesto por Angulo y Casamiquela (1982), es considerado *nomen dubium* por Abbassi *et al.* (2025) debido a su baja calidad de preservación, la ausencia de rasgos diagnósticos consistentes y su carácter extramorfológico. Según Abbassi *et al.* (2025), se trata de huellas transmitidas de mamíferos cuadrúpedos. En esta tesis se considera que los materiales originalmente asignados a *C. impersonalis* podrían considerarse variaciones preservacionales de *M. rector*.

lcnoespecie ***Macrauchenichnus troyana*** Vera y Krapovickas, 2022

Holotipo—R6 en Vera y Krapovickas (2022), equivalente a V-S2-RT1.

Material—V-S1-HT16 – HT17; V-S2-HT19 – HT21; V-S2-HT38 – HT39; V-S2-HT44 – HT47; V-S2-RT1; H-S1-HT5 – HT7; R-S1-RT1 – RT2.

Diagnosis original—“Impresiones de mano y pie unguiladas, homópodas y funcionalmente tridáctilas. Las huellas presentan un contorno subcuadrangular, con una marcada escotadura en el margen posterior y pequeñas escotaduras en cada uno de los márgenes laterales. Los dígitos externos son más cortos que el dígito III y presentan el extremo anterior redondeado y orientado lateralmente. Los dígitos externos alcanzan aproximadamente 3/4 de la longitud y el ancho de la impresión del dígito III. Este último es el más largo y ancho, con un ápice redondeado. Las rastrilladas son muy angostas (ancho promedio: 19,15 cm; mínimo: 15,6 cm; máximo: 22,7 cm), con un ángulo de paso promedio de 141,7° (mínimo de 116,5°; máximo de 154,2°). Las impresiones de los miembros anteriores y posteriores son aproximadamente del mismo tamaño, las manos están posicionadas por delante de los pies. Las huellas presentan un ángulo de divergencia bajo respecto de la línea media. La relación entre la longitud del paso y la longitud de la huella es de 4.” (traducido al español de Vera y Krapovickas, 2022, págs. 6-7)

Descripción—Huellas unguiladas tridáctilas con un contorno general subcuadrangular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales presentan escotaduras desde ligeras a moderadas. En promedio, las huellas presentan una longitud total de 8,5 cm, y un ancho total de 8,9 cm. En general, las impresiones de los dígitos son elongadas con ápices romos. Las impresiones de los dígitos externos son las más cortas y subiguales en términos de morfología y tamaño, y presentan un largo promedio de 5,9 cm y un ancho promedio de 2,5 cm. Por otra parte, la impresión del dígito III es la más larga y ancha, presenta también un ápice redondeado y en algunos casos una leve constricción en su base que varía en su definición. En promedio el dígito central alcanza una longitud de 7,5 cm y un ancho de 3,6 cm. En cuanto a las características de la palma/planta, esta varía en ser lisa o con surcos interdigitales marcados que corresponden a la separación de los dígitos. El ángulo de divergencia total tiene un valor promedio de 49°, y los ángulos interdigitales entre los dígitos externos y el central alcanzan un promedio de 25°.

Las rastrilladas muestran que las huellas se organizan en *sets* mano-pie, sin superposición de pisadas dentro de los mismos, se disponen de forma alternada y muy próximas a la línea media, haciendo que las rastrilladas sean muy estrechas. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar, lo que dificulta la identificación de las impresiones correspondientes a la mano y al pie. Las huellas presentan un ángulo de rotación respecto de la línea media de 16° en promedio. La longitud del paso doble alcanza un promedio de 92,3 cm, mientras que el ángulo de paso mide 155°. La longitud del paso promedio es de 47,1 cm.

Comentarios—*M. troyana* incluye materiales que se diferencian de *M. rector* por características morfológicas, tales como la configuración del contorno (subcuadrangular en *M. troyana*), la proporción relativa entre los dígitos y especialmente por la presencia de una escotadura en los márgenes laterales. En la

mayoría de los ejemplares asignados a *M. troyana*, estos márgenes se presentan pronunciadamente, mientras que, en otros casos son más sutiles.

Iknoespecie **cf. *Macrauchenichnus troyana***

Material—H-S2-HT8 – HT9 ; H-S2-HT10 – HT11 ; H-S2-HT12 – HT15 ; C-S1-RT1, C-S1-HT1.

Descripción—Huellas unguiladas tridáctilas con un contorno general subcuadrangular, con escotaduras cóncavas moderadas ubicadas en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineadas con su eje longitudinal, y márgenes laterales que tienden a ser rectos a levemente redondeados. En promedio, presentan una longitud de 9,6 cm y un ancho total de 8,7 cm. Las impresiones de los dígitos, en general, son elongadas, con bases anchas, y culminan progresivamente en un ápice redondeado a ligeramente semitriangular en pocos casos. Las impresiones de los dígitos externos son subiguales tanto en su morfología como en su tamaño, con una longitud promedio de 6,2 cm y un ancho promedio de 2,1 cm. La impresión del dígito central es la más prominente, en algunos casos presenta una constricción basal y se vuelve más globosa. En promedio alcanza un largo total de 8,1 cm y 3,5 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 45°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 23°. En la región central de las huellas, en la palma/planta, pueden observarse leves surcos interdigitales que corresponden a la separación entre los dígitos (ej.: Fig. 4.24C).

La rastrillada disponible (C-S1-RT1) muestra que las huellas se organizan en *sets* mano-pie, sin superposición de pisadas dentro de los mismos, se disponen de forma alternada y muy próximas a la línea media, estrechando la rastrillada. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior son de tamaño aproximadamente similar, lo que dificulta la identificación de las impresiones correspondientes a la mano y al pie. Las huellas presentan un ángulo de rotación respecto de la línea media de 14,7° en promedio. La longitud del paso doble, alcanza un promedio de 98 cm, mientras que el ángulo de paso mide 154°. La longitud del paso promedio es de 50,5 cm.

En otros casos (H-S2-HT8 – HT9, H-S2-HT10 – HT11), se preservan *sets* mano-pie aislados, sin superposición o con superposición parcial de pisadas.

Comentarios—El material incluido en esta descripción general corresponde a huellas cuyas características se alinean más estrechamente con *M. troyana* que con *M. rector*. Estas huellas presentan un contorno subcuadrangular y dígitos con ápices romos. No obstante, carecen de escotaduras en los márgenes laterales (una característica diagnóstica de *M. troyana*), los cuales se muestran rectos o levemente redondeados. En el marco de esta tesis, este conjunto de ejemplares se asigna como cf. *M. troyana* y se interpreta como una variante morfológica de dicha iknoespecie, caracterizada por la ausencia de la curvatura externa en la impresión de los dígitos externos, rasgo presente

en el holotipo de la Formación Vinchina (Vera y Krapovickas, 2022). En futuras publicaciones científicas, sería recomendable revisar la diagnosis de *M. troyana* para incorporar las huellas de las formaciones Chiquimil y Huayquerías, o bien considerar la erección de una nueva icnoespecie. Sin embargo, con base en las evidencias actuales, es más parsimonioso la primera opción.

Iknoespecie *Macrauchenichnus* isp. A

Material—V-S2-RT2.

Descripción—La descripción completa de este material se encuentra disponible en la Sección 4.1.1., pág. 107.

Comentarios—El ejemplar V-S2-RT2 comparte las características diagnósticas más relevantes del icnogénero, tales como el patrón tridáctilo, la morfología de las impresiones digitales y la presencia de una escotadura posterior. Sin embargo, se diferencia por presentar una relación largo-ancho general distinta, ya que la huella es más alargada y angosta que las previamente reportadas, conformando un contorno subrectangular. Esta mayor longitud podría atribuirse al desplazamiento del animal sobre una superficie resbaladiza. Por otra parte, la rastrillada no exhibe el patrón típico de disposición en *sets*, ya que las huellas no conforman una secuencia ordenada (Fig.4.13A-D). Esto podría interpretarse como la adopción de un estilo de marcha alternativo, o bien como resultado de la superposición completa de las pisadas.

Iknoespecie *Macrauchenichnus* isp. B

Material—A-S1-RT1 – RT3.

Descripción—Los ejemplares A-S1-RT1 – RT3 conforman rastrilladas compuesta por pisadas que carecen de impresiones digitales, pero presentan estructuras secundarias asociadas, interpretadas como resultado tanto de las propiedades del sustrato como de las características locomotoras del productor. Estas huellas se disponen en un patrón que muestra una superposición parcial a total entre las pisadas dentro de cada *set*. La descripción completa se encuentra disponible en la Sección 4.1.1., págs. 141-142.

Comentarios—El material incluido en esta descripción se asigna al icnogénero *Macrauchenichnus* sobre la base de los rasgos morfológicos característicos del icnotaxón. Entre las características diagnósticas se destaca una morfología general subcuadrangular (cuando se excluyen las estructuras deformacionales asociadas), así como la presencia de escotaduras poco profundas en el margen posterior de las impresiones, ambas consistentes con las descripciones de *Macrauchenichnus*.

Iknoespecie *cf. Macrauchenichnus* isp.

Material—V-S3-MB1 – MB4.

Descripción—Los ejemplares V-S3-MB1 – MB4 corresponden a estructuras semicirculares sin patrones morfológicos definidos. La descripción completa se encuentra disponible en la Sección 4.1.1., pág. 114.

Comentarios—En función del contexto tafonómico y de la asociación con la fauna documentada para la Formación Vinchina, las impresiones con deformaciones incluidas en este apartado pueden atribuirse tentativamente a la actividad de un vertebrado de tamaño mediano. Desde el punto de vista tafonómico, estas estructuras presentan similitudes morfológicas, aunque no métricas, con las impresiones atribuidas a saurópodos descritas por Carvalho (2004) y Carvalho y Leonardi (2021) (véase Fig. 2A en este último trabajo). Según dichos autores, este tipo de estructuras puede originarse por la superposición de dos pisadas consecutivas del mismo individuo o por el efecto de succión del sedimento durante la fase de levantamiento del pie. A pesar de las diferencias morfológicas y taxonómicas entre los posibles productores, se considera que el proceso de formación fue análogo, probablemente condicionado por características similares del sustrato al momento de la impresión.

 Icnogénero *Eumacrauchenichnus* Aramayo y Manera de Bianco, 1987

Icnoespecie tipo—*Eumacrauchenichnus patachonicus* Aramayo y Manera de Bianco, 1987.

Diagnosis original—“Pisadas atribuidas a un animal de talla grande, cuadrúpedo, de miembros tridáctilos; cada pisada (mano o pie) es de contorno subcircular. Presenta tres lóbulos en la parte anterior, y una escotadura en el borde posterior, opuesta al dedo medio. La superficie palmar/plantar evidencia la presencia de una almohadilla en el animal que la produjo.” (Aramayo y Manera de Bianco, 1987, pág. 521).

 Icnoespecie *Eumacrauchenichnus patachonicus* Aramayo y Manera de Bianco, 1987

Holotipo—“R de diez icnitas”, Fig. 6A, B en Aramayo y Manera de Bianco (1987).

Material—PC-S1-HT1 – HT2; PC-S1-RT1– RT2.

Diagnosis enmendada—“Rastrillada cuadrúpeda compuesta por grandes huellas tridáctilas equidimensionales, con impresiones de mano y pie de tamaño y forma similares. La relación entre la longitud del paso y la longitud de la huella es de aproximadamente 5, con un elevado ángulo de paso (125–150°). Las huellas de mano y pie un contorno subcircular, con el borde anterior formado por tres ondulaciones anchas correspondientes a dígitos cortos y robustos, siendo el dedo III el más ancho y largo. La superficie de la palma/planta es lisa. La parte posterior de las huellas exhibe una concavidad medial característica en el borde de la impresión.” (traducido al español de Aramayo *et al.*, 2015).

Descripción—Ver Sección 4.8.1., págs. 160-161.

Comentarios—Las huellas asignadas a *E. patachonicus* presentan una morfología convergente con *M. rector*, diferenciándose principalmente por sus mayores dimensiones. En el marco de los criterios icnotaxonómicos actuales, factores no morfológicos como la edad del depósito o la identidad potencial del productor no se consideran fundamentos válidos para la definición de nuevos icnotaxones (Bertling *et al.*, 2006). En este contexto, la distinción entre *Macrauchenichnus* y *Eumacrauchenichnus* carece de respaldo morfológico consistente, y ambas formas podrían corresponder a un único icnogénero (Feola, 2022).

De acuerdo con el principio de prioridad establecido por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), y dado que la propuesta de Angulo y Casamiquela (1982) fue publicada en un medio válido, *Macrauchenichnus* debe considerarse el nombre válido. En consecuencia, *Eumacrauchenichnus* debe ser tratado como sinónimo más moderno (*junior synonym*) de *Macrauchenichnus*.

Previamente, Feola (2022), en su tesis doctoral propuso la combinación *Macrauchenichnus patachonicus*, al reasignar la icnoespecie *patachonicus* al icnogénero *Macrauchenichnus*, manteniendo como tipo el ejemplar originalmente designado. Sin embargo, este holotipo se encuentra actualmente perdido debido a procesos de erosión marina actual. Mientras dicha combinación no sea publicada en un medio que cumpla con los requisitos de disponibilidad establecidos por el ICZN, su validez nomenclatural no puede ser evaluada formalmente.

icnogénero *Llastaya* Vera y Krapovickas, 2022

icnoespecie tipo—*Llastaya yesera* Vera y Krapovickas 2022.

Diagnosis original—“Impresiones de mano y pie unguiladas y funcionalmente tridáctilas; excepcionalmente, cuando la impresión es profunda, las huellas de las manos son tetradáctilas, denotando la presencia de una impresión de un espolón. Las huellas, que varían de tridáctilas a tetradáctilas, presentan un contorno subtriangular, márgenes laterales rectos y una escotadura en el margen posterior. Las impresiones de los dígitos externos son cortas y anchas, con extremos agudos orientados anteriormente. Estos dígitos externos alcanzan hasta 3/4 de la longitud y 1/2 del ancho de la impresión del dígito III. El dígito III es el más largo y ancho, con una terminación roma. Las rastrilladas son muy angostas; las impresiones de las manos son levemente más grandes que las del pie y están ubicadas por delante de estas. Las huellas presentan un ángulo bajo respecto de la línea media y están orientadas anteriormente.” (Vera y Krapovickas, 2022, págs. 7-8).

icnoespecie *Llastaya yesera* Vera y Krapovickas, 2022

Holotipo—CRILAR—Ic36. Una laja con dos sets mano-pie.

Material—V-S1-HT1 – HT3; V-S1-HT4 – HT7, V-S1- HT11 – HT15; CPBA-V14294; CPBA-V14295; CPBA-V14296; CPBA-V14297; CRILAR-IC 35; CRILAR-IC 36; CRILAR-IC 41; V-S2-

HT22 – HT23; V-S2-HT24 – HT37, V-S2-HT40 – HT42; V-S2-RT3; V-S2-HT43; H-S1-HT1 – HT4.

Diagnosis—La misma que la del icnogénero.

Descripción—Huellas unguiladas con un contorno general subcuadrangular. El margen posterior muestra una escotadura cóncava moderada, situada en posición opuesta a la impresión del dígito III y alineada con su eje longitudinal. Los márgenes laterales son rectos. En promedio, presentan una longitud de 7,6 cm y un ancho total de 7,7 cm. Las impresiones de los dígitos externos son cortas, anchas, con un ápice acuminado y subiguales en longitud y ancho, con valores promedio de 5 cm y 2 cm, respectivamente. La impresión del dígito III es la más prominente, con una base ancha y se estrecha progresivamente hacia un ápice redondeado; su longitud y su ancho es aproximadamente un 50 % mayor que los dígitos externos. En promedio alcanza un largo total de 6,7 cm y 3,7 cm de ancho. El ángulo de divergencia promedio entre los dígitos externos es de 48,8°, mientras que los ángulos interdigitales entre estos y el dígito central presentan un valor promedio de 26°.

Las rastrilladas muestran que las huellas se organizan en *sets* mano-pie, sin superposición de pisadas dentro de los mismos, se disponen de forma alternada y muy próximas a la línea media, haciendo que las rastrilladas sean muy estrechas. Las impresiones correspondientes a los miembros anterior y posterior presentan un tamaño aproximadamente similar, lo que dificulta la diferenciación entre manos y pies. Sin embargo, uno de los ejemplares preserva la impresión de un posible cuarto dígito, el cual, en el marco de las interpretaciones icnotaxonómicas y de las asignaciones propuestas para los posibles productores, podría corresponder a una huella del miembro anterior. Las huellas presentan un ángulo de rotación respecto de la línea media de 19,5° en promedio. La longitud del paso doble alcanza un promedio de 60,4 cm, mientras que el ángulo de paso mide 150°. La longitud del paso promedio es de 27,8 cm.

Comentarios—De acuerdo con Vera y Krapovickas (2022), el material aquí reunido puede referirse a *Llastaya yesera*, en función de la presencia de características diagnósticas como los márgenes laterales estrictamente rectos y los dedos laterales cortos, con ápices acuminados, que generan una silueta general triangular. No obstante, en lo que respecta a la identificación anatómica de las impresiones, es decir, si corresponden a manos o pies, se prefiere adoptar una postura cautelosa, debido al alto grado de homopodia que presentan estos animales.

4.9.2. Huellas monodáctilas

icnogénero *Okana* Vera et al., 2025

icnoespecie tipo—*Okana andina* Vera et al., 2025.

Diagnosis original—“Impresiones de manos y pies unguladas, homópodas y funcionalmente monodáctilas. Las huellas presentan una forma general ovalada y son más largas que anchas. La pared la huella es recta, y el margen anterior es más angosto que el posterior. En las rastrilladas, las huellas de los miembros anteriores y posteriores se disponen lateralmente entre sí, la distancia entre manos y pies es corta, comparable a la longitud de la huella; la longitud del paso es aproximadamente seis veces la longitud de la huella y el ángulo de paso tiene un valor promedio de 158°. Se diferencia de otros icnotaxones monodáctilos o funcionalmente monodáctilos por su combinación de características: una impresión digital consistentemente ovalada y elongada, con márgenes lisos y bien definidos; ausencia de impresiones claras de almohadillas o talón; y una impresión anterior angosta.” (Vera *et al.*, 2025).

Comentarios—Las huellas analizadas son comparables con otros icnotaxones conocidos de forma ovalada a subcircular propuestos para describir huellas monodáctilas similares a las de équidos. *Hippipeda* es un icnogénero definido como “huellas unguladas con un arco anterior convexo y márgenes laterales casi rectos” (traducido del inglés de Koufos, 1984), que forman una figura en “U” invertida (Lockley *et al.*, 1994). La icnoespecie tipo, *Hippipeda aurelianus*, mide 40 mm de largo por 34 mm de ancho, dimensiones similares a *Okana andina*, aunque con una forma claramente diferenciada ya que *Hippipeda* suele preservar sólo la impresión del margen anterior de la pezuña. Cuando se conserva el contorno completo (por ejemplo, en las huellas pleistocenas del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co) el margen posterior presenta un contorno curvado hacia el interior que se proyecta hacia adelante dentro de la huella, diferenciándose notablemente de la forma ovalada y bien definida de las huellas de las formaciones Toro Negro y Huayquerías. Las dos características morfológicas clave de *Hippipeda* (un margen anterior redondeado y un margen posterior convexo) contrastan con las aquí estudiadas, que presentan un margen anterior ovalado y un margen posterior cóncavo.

Cabe señalar que no se han registrado, hasta el momento, fósiles de équidos en América del Sur durante el Mioceno, por lo que no resulta posible vincular directamente estas huellas con dicho grupo. Si bien los productores de *Hippipeda* han sido vinculados con équidos tridáctilos con dígitos externos reducidos en depósitos miocenos de Europa y Asia, no existieron productores similares en Sudamérica durante ese período. Por lo tanto, a pesar de cierta semejanza morfológica, las huellas monodáctilas no pueden atribuirse a ningún género o especie conocida de équidos. Su combinación distintiva de un margen anterior ovalado y un margen posterior cóncavo sugiere un productor diferente y, por ende, un icnotaxón distinto.

Otras huellas monodáctilas de unguados han sido reportadas en la Formación Río Negro, Argentina. *Caballichnus impersonalis*, actualmente considerado un icnotaxón inválido, se caracteriza por un contorno subcircular y ancho transversalmente, con dimensiones que oscilan entre 130 y 220 mm de diámetro. Además, se han registrado huellas no asignadas a ningún icnotaxón formal, también en esa unidad, que presentan una forma redondeada y un diámetro de aproximadamente 110 mm. Ambas

ocurrencias icnológicas difieren notablemente del material de aquí estudiado por su mayor tamaño y contorno circular, en contraste con la forma más pequeña, elongada y ovalada que caracteriza a *Okana*.

Iconoespecie ***Okana andina*** Vera et al., 2025

Holotipo—Una rastrillada compuesta por 8 huellas preservadas *in situ*.

Material—TN-S1-HO1 – HO247; TN-S1-RO1; H-S1-HO1 – HO111.

Diagnosis—La misma que la del icnogénero.

Descripción—Huellas monodáctilas con un contorno elíptico cerrado, con el eje longitudinal notablemente más desarrollado que el transversal. En vista plantar, presentan un margen anterior angosto en contraste con un margen posterior considerablemente más ancho. En vista lateral, la región anterior exhibe una mayor profundidad, lo que sugiere una correspondencia con la zona de mayor carga durante la fase de apoyo del autopodio en el sustrato. El eje longitudinal es casi el doble del eje transversal. Las impresiones correspondientes a los miembros anteriores y posteriores son morfológica y dimensionalmente similares, con una longitud promedio de 5,6 cm y un ancho promedio de 3,3 cm.

La rastrillada (TN-S1-RO1) reconocida dentro del conjunto de huellas monodáctilas está compuesta por ocho pisadas, de las cuales dos se presentan de forma individual (una al inicio de la rastrillada y la segunda al final de la misma), y el resto se organizan en tres *sets* mano-pie. Dentro de dichos *sets*, las pisadas no presentan superposición entre sí, se disponen lateralmente una respecto de la otra. La distancia dentro del *set* es corta, con un promedio de 6,2 cm; la longitud del paso es en promedio de 30,7 cm; el paso doble es de 60 cm; y el ángulo del paso presenta un valor medio de 158,2°.

Comentarios—Tanto las huellas que conforman el conjunto de ejemplares TN-S1-HO1 – HO247 como las del conjunto H-S1-HO1 – HO111 no sólo comparten características morfológicas similares, sino que también exhiben un patrón de preservación común: se preservan de forma conjunta en superficies de pisoteo de alta densidad.

4.10. Análisis de diversidad morfológica

Con el objetivo de evaluar de manera cuantitativa la variabilidad morfológica presente en las huellas fósiles tridáctilas, se llevó a cabo un análisis de morfometría geométrica basado en la digitalización de *landmarks* anatómicos homologables. Para este estudio se seleccionaron doce huellas fósiles procedentes de todas las formaciones analizadas, incluyendo Vinchina, Toro Negro, Huayquerías, Chiquimil, Andalhuala, Rodeo, Río Negro y el Yacimiento Paleocnológico Pehuen Co.

La elección de estos ejemplares se basó en criterios de representatividad: en cada caso se optó por las huellas que mejor ejemplifican las morfologías observadas en la

respectiva formación. Sobre cada una de las huellas seleccionadas se identificaron y digitalizaron 18 *landmarks*, distribuidos de manera que capturen de forma precisa los elementos clave de la morfología tridáctila. Los *landmarks* establecidos describen la morfología de las impresiones de los dígitos, incluyendo la extensión en largo y ancho y la forma del ápice; la forma general de los márgenes laterales; y la forma del margen posterior, incluyendo el grado de profundidad de la escotadura en dicho margen (Fig. 4.33).

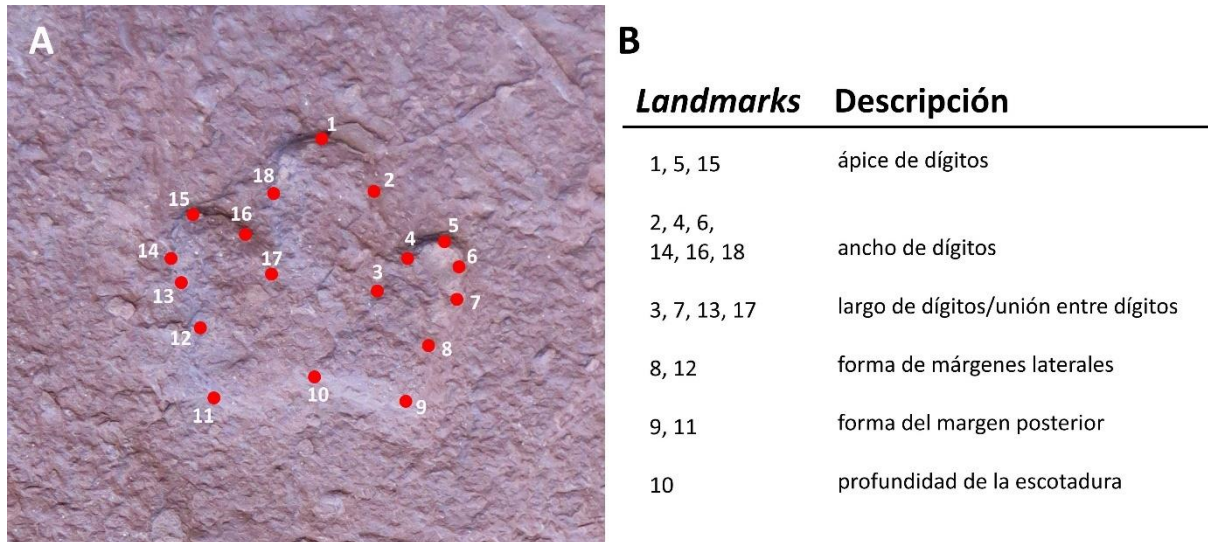


Figura 4.33. Selección de *landmarks* para las huellas tridáctilas. **A.** Ejemplar con los *landmarks* establecidos. **B.** Resumen de los fundamentos de esta selección.

Con el objetivo de evaluar la variación morfológica entre las huellas tridáctilas más representativas de cada formación, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) a partir de 18 *landmarks* homologables definidos en cada uno de los 12 ejemplares seleccionados. Este análisis exploratorio permitió identificar patrones de variación de forma y sintetizar la variabilidad en un espacio morfométrico bidimensional, que representa el 72,7% de la varianza total (PC1 = 55,2%; PC2 = 17,5%).

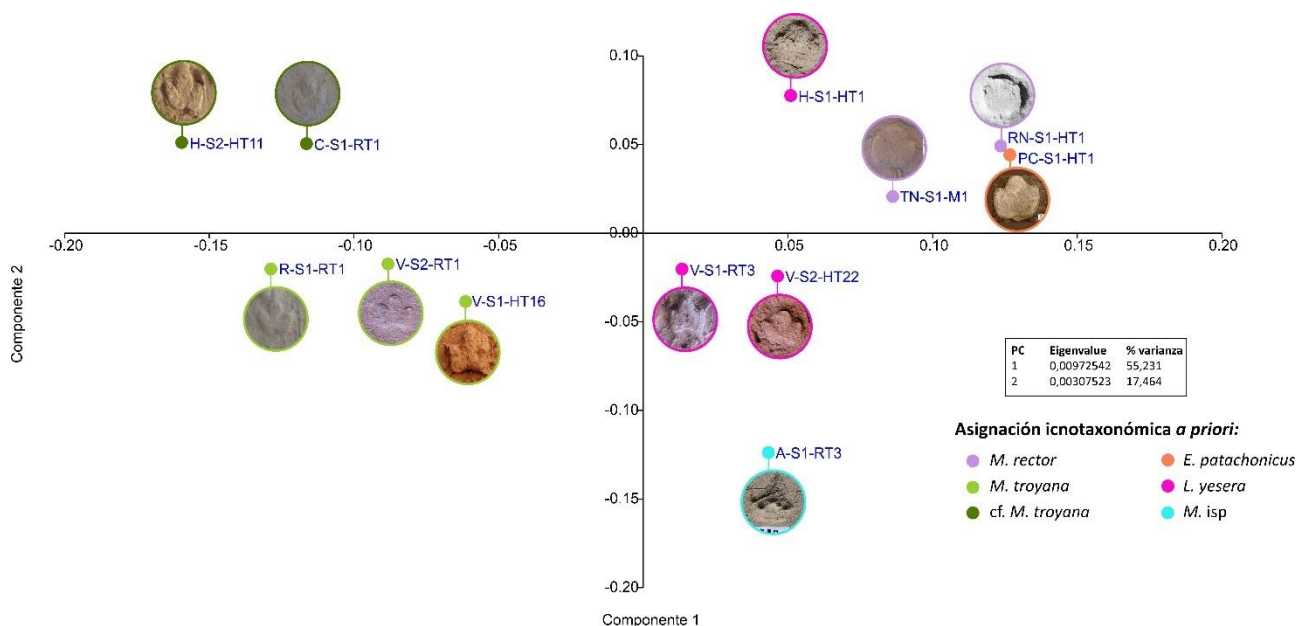


Figura 4.34. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) de la muestra (n = 12) junto con interpretaciones de observaciones establecidas a priori. Donde la variabilidad se explica principalmente a lo largo del PC1.

En el gráfico resultante (Fig. 4.34), las huellas se muestran coloreadas según las agrupaciones morfológicas definidas *a priori* en base a similitudes visuales (ver Sección 4.9) utilizadas para establecer las asignaciones icnotaxonomías.

En el gráfico se observa que las agrupaciones establecidas *a priori* sobre la base de similitudes visuales tienden a corroborarse en el espacio de los componentes principales. Por ejemplo, las huellas PC-S1-HT1 y RN-S1-HT1 (*M. rector* y *E. patachonicus*) se sitúan muy próximas entre sí, indicando una alta similitud morfológica. Del mismo modo, las huellas V-S1-HT16, V-S2-RT1 y R-S1-RT1 (*M. troyana*) forman un conjunto compacto dentro del cuadrante inferior izquierdo, que sugiere una morfología compartida.

En contraste, ciertas huellas aparecen claramente separadas del resto, como A-S1-RT3 (*M. isp* B), que se ubica en el extremo inferior derecho del gráfico, coincidiendo con las interpretaciones previas. Y, por otro lado, H-S2-HT11 (*cf. M. troyana*) ubicada en el cuadrante superior izquierdo, cercanamente a C-S1-RT1 (*cf. M. troyana*), también presentan posiciones que reflejan configuraciones morfológicas divergentes respecto a los demás ejemplares.

En cuanto a V-S1-RT3 y V-S2-HT22 (*L. yesera*), estas se agrupan en el cuadrante inferior derecho, bastante próximas entre sí, sugiriendo una alta similitud morfológica entre ellas dos huellas. La posición de H-S1-HT1 (*L. yesera*), en el cuadrante superior derecho, sugiere que comparte rasgos con las demás huellas de ese sector (TN-S1-M1, RN-S1-HT1 y PC-S1-HT1, asignadas a *M. rector* y *E. patachonicus*), pero presenta alguna particularidad que la distingue, probablemente en la forma general o en el ángulo de divergencia de los dígitos.

La distribución de las huellas en el espacio definido por los dos primeros componentes principales permite interpretar qué aspectos de la morfología son responsables de la mayor parte de la variación observada. El primer componente principal (PC1) es el que explica la mayor proporción de la variación, con un 55,2% de la varianza total, refleja principalmente diferencias en la elongación de la huella (relación largo/ancho) y en el grado de divergencia de los dígitos externos. Las huellas con valores positivos en PC1 tienden a ser más anchas y con dígitos más cortos en relación con el dígito central, mientras que aquellas con valores negativos presentan una morfología más elongada y con dígitos externos más alargados. Por su parte, el segundo componente principal (PC2), que explica el 17,5% de la varianza, está asociado a variaciones en la forma del margen posterior y en la profundidad de la escotadura interdigital central. Las huellas con valores altos en PC2 tienden a mostrar escotaduras poco marcadas, mientras que aquellas con valores negativos presentan escotaduras más profundas.



CAPÍTULO 5: Morfometría de los productores

CAPÍTULO 5: MORFOMETRÍA DE LOS PRODUCTORES

Las huellas fósiles constituyen una herramienta fundamental para el análisis directo de aspectos biológicos, locomotores, biomecánicos y ecológicos de vertebrados extintos. A partir de parámetros mensurables de huellas y rastrilladas, es posible inferir una variedad de atributos anatómicos y funcionales de los organismos productores, incluso en ausencia de restos fósiles óseos (Krapovickas, 2024). Entre las inferencias cuantitativas más relevantes se encuentran las estimaciones de la masa corporal y de la distancia gleno-acetabular (utilizada como un *proxy* del largo del tronco), las cuales, al ser interpretadas en su contexto paleoambiental y temporal adecuado, permiten una aproximación más precisa a las características morfológicas y taxonómicas de los productores responsables de las huellas (ej.: Vera y Krapovickas, 2022; De La Fuente *et al.*, 2025).

La masa corporal representa un parámetro clave para la reconstrucción paleobiológica, dado que se relaciona estrechamente con variables fisiológicas, estrategias tróficas, requerimientos energéticos y dinámicas poblacionales (Vizcaíno *et al.*, 2024). Por su parte, la distancia gleno-acetabular proporciona información sobre la proporción corporal y la modalidad locomotora, contribuyendo a evaluar patrones de desplazamiento y postura (ej.: Leonardi, 1987; Lallensack y Falkingham, 2022). En conjunto, la integración de estos datos morfométricos con rasgos icnológicos cualitativos permite formular hipótesis sobre las afinidades biológicas de los productores, mediante comparaciones con morfologías conocidas en el registro fósil y en analogías con taxones actuales o extintos.

En el presente capítulo se exponen los resultados de los análisis morfométricos realizados sobre el conjunto de huellas fósiles analizadas, con el objetivo de estimar dimensiones corporales y discutir la posible identidad biológica de los animales productores.

5.1. Estimaciones de masa corporal

La estimación de la masa corporal (MC) en organismos extintos no sólo constituye un fin en sí mismo, sino también un punto de partida esencial para la aplicación del paradigma forma-función propuesto por Radinsky (1987), que busca predecir atributos biológicos no conservados en el registro fósil y formular hipótesis paleoecológicas más robustas. A partir de esta perspectiva, la MC adquiere un valor explicativo central en el análisis de estrategias de vida, dinámicas poblacionales y patrones de adaptación en ecosistemas del pasado (Andrews *et al.*, 1979; Reed, 1998; Hopkins y Davis, 2009; Vizcaíno y Bargo, 2021).

La evaluación de las estimaciones de MC ofrece una medida significativa del tamaño de los organismos y permite establecer comparaciones funcionales y ecológicas entre taxones, actuales y fósiles (Vizcaíno *et al.*, 2024). En conjunto con otros atributos como la alimentación y el uso del sustrato, la masa corporal se considera un descriptor básico de los hábitos de vida de los vertebrados extintos (Brown y West, 2000; Hopkins y Davis, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2024).

No obstante, su estimación presenta desafíos metodológicos importantes, ya que la masa corporal no se preserva directamente en el registro fósil y debe inferirse mediante *proxies* morfológicos. En este sentido, la aplicación de relaciones alométricas derivadas de mamíferos actuales ha sido una estrategia ampliamente utilizada para estimar la masa de taxones extintos, como los integrantes del clado Meridiungulata (Vizcaíno *et al.*, 2016, 2024, y trabajos citados allí). Sin embargo, la ausencia de análogos modernos cercanos introduce un margen considerable de incertidumbre en la extrapolación de estos modelos, lo que exige una evaluación crítica de los supuestos metodológicos involucrados (Croft *et al.*, 2020).

Entre los métodos más comúnmente empleados para estimar la MC en mamíferos extintos, se destacan aquellos basados en mediciones craneodentales. Diversos estudios han realizado aproximaciones utilizando proporciones del cráneo como *proxy* para estimar el tamaño corporal en taxones fósiles, particularmente dentro del grupo de los ungulados nativos de América del Sur del Mioceno (ej.: Croft, 2000; Villafañe *et al.*, 2006; Vizcaíno *et al.*, 2010; Cassini *et al.*, 2012; Croft *et al.*, 2020; Solórzano y Núñez-Flores, 2021; Nelson *et al.*, 2023). Por otro lado, también se han desarrollado enfoques más integrales, como la aplicación de ecuaciones alométricas basadas en un conjunto amplio de ungulados actuales, que emplean variables como el tamaño del centroide obtenido a partir de *landmarks* del cráneo y de la mandíbula (Cassini y Vizcaíno, 2012). No obstante, diversos autores han argumentado que los elementos postcraneales pueden ofrecer estimaciones más precisas, dado que están directamente involucrados en el soporte del peso y la locomoción del animal (Damuth y MacFadden, 1990). En esta línea, múltiples estudios han empleado mediciones de la longitud del cuerpo o de las proporciones de los huesos de las extremidades para inferir la MC de mamíferos fósiles (Alexander *et al.*, 1979; Scott, 1990; Farlow *et al.*, 2005; Elissamburu, 2012). Sin embargo, la aplicabilidad de estos métodos se ve limitada por la predominancia de restos craneodentales en el registro fósil de mamíferos, lo que restringe la disponibilidad de datos postcraneales completos.

En icnología, la relación entre las huellas fósiles y la masa corporal del organismo productor ha sido explorada en menor medida en comparación con los métodos basados en restos óseos (ej.: Kubo, 2011; Tanaka, 2015). Dado que las huellas representan evidencia directa de la locomoción, es razonable suponer que ciertos parámetros de la pisada reflejan la masa del organismo. En particular, la superficie de contacto del pie, determinada por la morfología del autopodio, debería estar relacionada con la masa corporal, ya que los miembros soportan el peso del individuo tanto en posición estática como en movimiento. Es así como los estudios en taxones actuales han demostrado la existencia de una correlación entre la superficie de contacto del pie y la masa corporal (Michilsens *et al.*, 2009; Schanz *et al.*, 2013; Melchor *et al.*, 2018). En particular, Michilsens *et al.* (2009) desarrollaron una ecuación basada en una relación isométrica entre la superficie de contacto del pie y la masa corporal en tres tipos de apoyo dinámico determinados: plantiportal, digitigrado y unguliportal.

La relación entre la superficie de contacto del autopodio del productor, equivalente al área de la huella, y la MC ha sido ampliamente utilizada para estimar el peso corporal de especies extintas, incluyendo dinosaurios, pterosaurios, aves, reptiles y mamíferos (Kubo, 2011; Tanaka, 2015; Melchor *et al.*, 2018; Vera y Krapovickas, 2022; Krapovickas *et al.*, 2023a; De La Fuente *et al.*, 2025). El uso del área de la huella como una aproximación del área de contacto del pie ha sido validado en homínidos, mostrando una equivalencia durante la marcha normal, con una leve reducción del área de la huella observada a velocidades más altas (Ruff *et al.*, 2021). La estimación de la masa corporal a partir del área de la pisada ofrece una precisión comparable a la obtenida mediante el análisis de huesos fosilizados, con errores de predicción y errores estándar muy similares a los de las estimaciones basadas en el esqueleto (Kubo, 2011).

En esta tesis se aplicó el método propuesto por Michilsens *et al.* (2009), adaptado para mamíferos unguliporales, con el objetivo de estimar la masa corporal de los productores a partir del análisis de sus huellas fósiles. Este método asume al área de cada huella como equivalente a la superficie de contacto del autopodio con el sustrato, permitiendo inferir el peso corporal del animal que la produjo. Para cada icnotaxón identificado y descrito en el Capítulo 4, se calculó el promedio de masa corporal, la desviación estándar y los rangos de máximos y mínimos con base en todos los ejemplares morfológicamente bien definidos para cada unidad portadora de huellas. Estos datos constituyen una base cuantitativa para evaluar la diversidad de tamaños corporales entre los litopternos registrados en el área de estudio.

Los resultados de las estimaciones de la masa corporal basadas en el área de las huellas de todas las unidades estudiadas y para todos los icnotaxones descritos en el Capítulo 4 están detallados en el Apéndice 3.

5.1.1. Estimaciones en huellas tridáctilas

En la Formación Vinchina, las estimaciones de masa corporal obtenidas para los diferentes icnotaxones de huellas tridáctilas evidencian una considerable variabilidad entre productores. Para *Llastaya yesera*, se obtuvo una MC promedio de 76,66 kg, con un valor mínimo de 28,93 kg y un máximo de 167,13 kg, sobre un total de 53 huellas individuales e integradas en rastrilladas. Además, el coeficiente de variación porcentual ($CV\% = DE/\bar{X} * 100$) es del 48%, lo que indica una alta variabilidad dentro de los valores obtenidos (considerando que <15% es baja, hasta 30% es moderada, hasta 50% es alta, y >50% es muy alta). Las huellas asignadas a *Llastaya yesera* registradas en la Formación Vinchina son, en promedio, menores (Tabla 5.1) que las preservadas en la Formación Huayquerías (Tabla 5.3). Para el caso de *Macrauchenichnus troyana* se obtuvo una estimación de MC promedio de 136,14 kg, con un rango entre 62,06 kg y 240,82 kg, para un total de 24 huellas utilizadas, y un CV de 37,33%, indicando que la variabilidad interna de valores es alta (Tabla 5.1). Por último, el mayor tamaño corporal se obtuvo para el productor de una rastrillada compuesta por 4 pisadas reconocidas como *Macrauchenichnus* isp. (A), con una masa promedio de 386,00 kg, con un valor mínimo de 348,03 kg y un máximo de 419,26 kg (Tabla 5.1).

Formación Vinchina

MC (kg)	<i>L. yesera</i> N = 53	<i>M. troyana</i> N = 24	<i>M. isp A</i> N = 4
\bar{X}	76,66	136,14	386,00
DE	36,87	50,83	35,38
Min	28,93	62,06	348,03
Max	167,13	240,82	419,26
CV%	48,0	37,33	9,16

5.1. Resumen de las masas estimadas para los icnotaxones reconocidos en la Formación Vinchina. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

En la Formación Toro Negro, las estimaciones de MC calculadas para el productor de *Macrauchenichnus rector* indican un tamaño considerablemente mayor respecto a los icnotaxones registrados en la Formación Vinchina. La media obtenida fue de 432,21 kg, con un desvío estándar de 139,53 kg y un CV de 32,28%, lo que sugiere una alta variabilidad de tamaños entre las huellas analizadas (Tabla 5.2).

Formación Toro Negro

MC (kg)	<i>M. rector</i> N = 5
\bar{X}	432,21
DE	139,53
Min	317,99
Max	664,65
CV%	32,28

Tabla 5.2. Resumen de las masas estimadas para las huellas asignadas a *Macrauchenichnus rector* en la Formación Toro Negro. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

Las estimaciones de MC para los productores de las huellas tridáctilas en la Formación Huayquerías revelan tamaños intermedios en comparación con las otras unidades analizadas. En el caso de *Llastaya yesera*, la MC promedio estimada fue de 130,81 kg, con un rango de valores entre 98,98 kg y 174,73 kg, con un CV de 27,78% que refleja relativamente una dispersión moderada entre los valores obtenidos (Tabla 5.3).

Por su parte, las huellas asignadas a *Macrauchenichnus troyana* presentan una masa estimada promedio de 142,22 kg y un rango entre 134,52 kg y 156,51 kg, con un CV de 8,71%, indicando que se trata del taxón con menos variabilidad de valores dentro de la Formación Huayquerías. Finalmente, para los productores de cf. *Macrauchenichnus troyana* se obtuvo un valor promedio similar (127,87 kg), aunque con una alta dispersión de valores (53,09 kg de desvío estándar y CV de 41,52%), y un rango de masas que se extiende desde 49,40 kg hasta 196,11 kg (Tabla 5.4).

Formación Huayquerías

MC (kg)	<i>L. yesera</i> N = 3	<i>M. troyana</i> N = 3	cf. <i>M. troyana</i> N = 6
\bar{X}	130,81	142,22	127,87
DE	36,34	12,39	53,09

Min	98,98	134,52	49,40
Max	174,73	156,51	196,11
CV%	27,78	8,71	41,52

Tabla 5.3. Resumen de las masas estimadas para los productores de las huellas tridáctilas reconocidas en la Formación Huayquerías. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

En la Formación Chiquimil, las estimaciones de MC derivadas de las huellas asignadas a cf. *Macrauchenichnus troyana* reflejan un productor de tamaño medio, con cierta dispersión en los valores estimados. La masa corporal promedio fue de 155,13 kg, calculada para una única rastrillada producida por un solo individuo (Tabla 5.4).

Formación Chiquimil	
MC (kg)	cf. <i>M. troyana</i> N = 12
\bar{X}	155,13
DE	33,01
Min	90,76
Max	198,63
CV%	21,28

Tabla 5.4. Resumen de la masa estimada para la rastrillada hallada en la Formación Chiquimil. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

En la Formación Rodeo, las huellas asignadas a *Macrauchenichnus troyana* permitieron estimar una MC promedio de 142,04 kg, con un desvío estándar de 29,67 kg y un CV de 20,88%, indicando una variabilidad moderada de valores obtenidos, aunque no tan significativa. El rango de valores obtenidos se extiende desde 109,15 kg hasta 199,90 kg, lo que refleja una amplitud moderada en el tamaño de los individuos productores (Tabla 5.5).

Formación Rodeo	
MC (kg)	<i>M. troyana</i> N = 14
\bar{X}	142,04
DE	29,67
Min	109,15
Max	199,90
CV%	20,88

Tabla 5.5. Resumen de las masas estimadas para las rastrilladas de la Formación Rodeo. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

En la Formación Río Negro, los valores estimados a partir de las huellas tridáctilas indican la presencia de uno de los productores de mayor tamaño dentro del conjunto de unidades analizadas. La masa corporal promedio fue de 429,22 kg, con una desviación estándar de 387,86 kg, lo que representa una muy alta dispersión, evidenciada por un CV del 90,36%, vinculada a una escasa cantidad de huellas o a la inclusión de ejemplares de tamaños muy dispares. Los valores extremos observados van desde un mínimo de 154,96 kg hasta un máximo de 703,47 kg (Tabla 5.6).

Formación Río Negro	
MC (kg)	<i>M. rector</i> N = 2
\bar{X}	429,22
DE	387,86
Min	154,96
Max	703,47
CV%	90,36

Tabla 5.6. Resumen de las masas estimadas para las huellas reportadas en la literatura para la Formación Río Negro. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

Las dos huellas atribuidas a *Eumacrauchenichnus patachonicus* en la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co corresponden a los productores de mayor masa corporal estimada para todas las unidades incluidas en este estudio. La masa promedio calculada fue de 2597,26 kg, con una desviación estándar de 569,63 kg, lo que indica una variabilidad moderada (CV = 21,93%) entre las estimaciones realizadas. Las estimaciones oscilaron entre un mínimo de 2194,48 kg y un máximo de 3000,05 kg, lo que sugiere la presencia de megamamíferos (sensu Owen-Smith 1988) como potenciales productores de este icnotaxón (Tabla 5.7).

Secuencia Agua Blanca del YPPC	
MC (kg)	<i>E. patachonicus</i> N = 2
\bar{X}	2597,26
DE	569,63
Min	2194,48
Max	3000,05
CV%	21,93

Tabla 5.7. Resumen de las masas estimadas para las huellas reportadas en la literatura para la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co. En el Apéndice 2 se encuentran los datos completos.

5.1.2. Estimaciones en huellas monodáctilas

En el caso de los productores de *Okana andina* en la Formación Toro Negro, los organismos productores exhiben una masa corporal promedio de 15,24, con un desvío estándar de 4,41 kg, y con un rango estimado entre 6,00 kg y 34,78 kg, con un CV de 28,93% indicando una variabilidad de valores moderada (Tabla 5.8).

Formación Toro Negro	
MC (kg)	<i>O. andina</i> N = 176
\bar{X}	15,24
DE	4,41
Min	6,00
Max	34,78
CV%	28,93

Tabla 5.8. Resumen de las masas estimadas para las huellas monodáctilas de la Formación Toro Negro. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

En contraste, en la Formación Huayquerías se observa un incremento tanto en la media como en la variabilidad de los tamaños corporales: la masa promedio alcanza los 20,95 kg (con un desvío de 8,88 kg, y un CV de 42,38%) con un rango estimado de 7,23 kg a 51,47 kg (n = 101) (Tabla 5.9). Estas diferencias sugieren una tendencia hacia tamaños corporales mayores y más diversos en los productores de huellas registrados en la Formación Huayquerías respecto de aquellos de Toro Negro.

Formación Huayquerías	
MC (kg)	<i>O. andina</i> N = 101
\bar{X}	20,95
DE	8,88
Min	7,23
Max	51,47
CV%	42,38

Tabla 5.9. Resumen de las masas estimadas para las huellas monodáctilas de la Formación Huayquerías. En el Apéndice 3 se encuentran los datos completos.

5.2. Estimaciones de la distancia gleno-acetabular

Desde el punto de vista de las dimensiones lineales, la distancia gleno-acetabular (DGA, por sus siglas en inglés) constituye un estimador del tamaño corporal de los vertebrados cuadrúpedos frecuentemente utilizado (Leonardi, 1987; Lallensack *et al.*, 2018). Este es particularmente útil en estudios icnológicos donde se dispone de rastrilladas bien preservadas. Esta métrica representa la distancia anatómica entre la cintura escapular y la cintura pélvica (largo del tronco) del productor de las huellas, proyectada sobre el plano de locomoción, la cual corresponde a la línea media de la rastrillada (Leonardi, 1987). Sin embargo, la forma en que se estima la DGA a partir de las rastrilladas depende estrechamente del tipo de marcha interpretado sobre las mismas, ya que distintos patrones de apoyo generan relaciones espaciales distintas entre las impresiones de manos y pies (Leonardi, 1987; Lallensack *et al.*, 2018; Lallensack, 2025).

Uno de los patrones de marcha más frecuentes entre anfibios y reptiles es el denominado trote de marcha (*walking trot*). Este tipo de marcha, caracterizado por la alternancia casi simultánea de extremidades contralaterales (por ejemplo, miembro posterior izquierdo y miembro anterior derecho), genera una locomoción estable sin fase de suspensión (Biknevicius y Reilly, 2006). Durante esta marcha, un par de miembros se encuentra en fase de apoyo mientras el otro avanza, produciendo una configuración de huellas relativamente simétrica. Se estima la posición de la cintura escapular a partir de una línea trazada entre las impresiones de ambas manos, asumiendo que cada fosa glenoidea estaría aproximadamente alineada con la impresión de la mano correspondiente. En este contexto, se ha propuesto utilizar la

fórmula A, llamada DGA1 (ver Sección 2.2.4), para estimar el largo del tronco aparente (Leonardi, 1987).

Otro patrón ampliamente documentado, especialmente entre múltiples especies de mamíferos, es la marcha de secuencia lateral con apoyo de una sola extremidad (*lateral sequence single-foot walk gait*, LSSF). En este tipo de marcha, en una determinada fase del ciclo de paso, ambos miembros posteriores y uno anterior están en contacto con el suelo, mientras que el miembro anterior restante avanza (Biknevicius y Reilly, 2006). Esta disposición genera un patrón de huellas que permite estimar la DGA considerando el punto medio del trayecto entre las huellas de los miembros posteriores y el punto más adelantado de la impresión de un miembro anterior. En términos operativos, esta distancia puede expresarse como tres cuartos de la longitud de la zancada más la distancia paralela entre manos y pies, (Leonardi, 1987), en esta tesis designada como DGA2 (ver Sección 2.2.4).

Un tercer patrón de marcha, menos frecuente pero relevante, es el paso o ambladura (*pace gait*), en el que las extremidades ipsilaterales (anterior y posterior del mismo lado) se mueven conjuntamente hacia adelante, mientras el par contralateral permanece en apoyo (Biknevicius y Reilly, 2006). En este caso, la DGA se estima como la distancia entre las impresiones de manos y pies del mismo ciclo de paso. Esta medida puede calcularse como la longitud de la zancada más la distancia *mano-pie* (Leonardi, 1987), y se denomina aquí como DGA3 (ver Sección 2.2.4). Entre los mamíferos que utilizan ocasionalmente el paso se encuentran algunos artiodáctilos, así como algunos carnívoros como hiénidos, cánidos, félidos y ciertas razas de perros domésticos (Hildebrand, 1976; Dietz, 1985; Janis *et al.*, 2002).

A continuación, se presentan los resultados obtenidos a partir del análisis de once rastrilladas identificadas y medidas (de al menos cinco huellas en total), distribuidas a lo largo de las distintas unidades estratigráficas consideradas en esta tesis (Tabla 5.10). Los cálculos se realizaron tanto para las impresiones tridáctilas como las monodáctilas. Para cada una de ellas se aplicaron las tres fórmulas propuestas para estimar la DGA, con el fin de explorar cómo varían los valores obtenidos en función del tipo de marcha asumido:

Nº de muestra	Identificación icnotaxonómica	\bar{X} (S)	\bar{X} (m-p)	DGA1 $S/2 + (m-p)$	DGA2 $\frac{3}{4} S + (m-p)$	DGA3 $S + (m-p)$
Huellas tridáctilas						
V-S2-RT1	<i>M. troyana</i>	76,90	13,50	51,95	71,18	90,40
R-S1-RT1	<i>M. troyana</i>	98,50	15,00	64,25	88,88	113,50
R-S1-RT2	<i>M. troyana</i>	101,70	14,50	65,35	90,78	116,20
C-S1-RT1	cf. <i>M. troyana</i>	98,00	20,90	69,90	94,40	118,90
V-S2-RT2	<i>M. isp A</i>	157,50	42,50	121,25	160,63	200,00
A-S1-RT1	<i>M. isp B</i>	91,40	3,80	49,50	72,35	95,20
A-S1-RT2	<i>M. isp B</i>	77,12	1,82	40,38	59,66	78,94
CRILAR-IC35 - RT1	<i>L. yesera</i>	49,10	9,80	34,35	46,63	58,90

V-S2-RT3	<i>L. yesera</i>	71,80	8,10	44,00	61,95	79,90
PC-S1-RT1	<i>E. patachonicus</i>	155,30	19,50	97,15	135,98	174,80
Huellas monodáctilas						
TN-S1-RO1	<i>O. andina</i>	60,04	6,19	36,21	51,22	66,23

Tabla 5.10. Valores obtenidos a partir de las tres fórmulas disponibles para calcular la distancia gleno-acetabular para las rastrilladas estudiadas en esta tesis. Todos los resultados están expresados en cm. Abreviaturas: S = paso doble, m-p = distancia mano-pie, DGA = distancia gleno-acetabular. Los valores están expresados en cm.

Las rastrilladas identificadas bajo los icnotaxones *M. troyana* (V-S2-RT1, R-S1-RT1, y R-S1-RT2) y cf. *M. troyana* (C-S1-RT1) presentan valores semejantes para la DGA.

La rastrillada V-S2-RT1 exhibe valores de DGA de entre 51,95 cm y 90,40 cm, correspondientes a las tres fórmulas de DGA. Estos son los resultados más bajos para el icnotaxón dentro de las muestras estudiadas.

Por su parte, las rastrilladas de la Formación Rodeo (R-S1-RT1 y R-S1-RT2) presentan valores de entre 64,25 cm y 116,20 cm, de acuerdo con las tres fórmulas utilizadas. Y superan los valores obtenidos para el material de la Formación Vinchina.

En el caso de la rastrillada C-S1-RT1, de la Formación Chiquimil, los valores obtenidos sugieren un largo del tronco estimado de entre 69,9 cm y 118,90 cm, más cercanos a los observados en los ejemplares de la Formación Rodeo que a los obtenidos para los ejemplares de la Formación Vinchina.

Tres de las rastrilladas (R-S1-RT1 – RT2, y C-S1-RT1) presentan longitudes del paso doble similares (98–101 cm), pero difieren en la distancia mano-pie (20 cm vs 15 cm); mientras que las rastrilladas V-S2-RT1 y R-S1-RT1 – RT2 comparten una distancia mano-pie comparable (aproximadamente 14 cm), pero muestran diferencias marcadas en la longitud del paso doble (77 cm vs 98–101 cm) (ver Tabla 5.10). Estas combinaciones sugieren variaciones en el patrón de marcha, posiblemente relacionadas con diferencias en la postura corporal, la coordinación entre extremidades o la velocidad de desplazamiento. Tales factores afectan la disposición espacial de las huellas y, en consecuencia, las estimaciones de DGA, lo que resalta la importancia de considerar el DGA como un rango, al menos hasta que se puedan contrastar hipótesis más específicas sobre el tipo de marcha representado en las rastrilladas

Particularmente para la rastrillada V-S2-RT2, asignada a *M. isp. A*, se obtuvieron valores más elevados entre todas las muestras analizadas (DGA1, DGA2 y DGA3: 121,25 cm, 160,63 cm y 200 cm, respectivamente). Sin embargo, al observar las características de la rastrillada (ver Fig. 4.13 y Tablas 4.15 y 4.16), se advierte que las huellas no se organizan en *sets* claramente definidos (conjuntos mano-pie, o pisadas más próximas entre sí), sino que se disponen de manera espaciada. Esta configuración sugiere un patrón de marcha distinto, posiblemente más irregular, lo cual explicaría los valores atípicos obtenidos.

Por otra parte, las rastrilladas A-S1-RT1 y A-S1-RT2, asignadas a *M. isp. B*, se encuentran preservadas en la misma superficie y comparten características

tafonomías similares. Ambas muestran superposición del pie sobre la mano en cada *set*. Los valores obtenidos de DGA para A-S1-RT1 son desde 49,50 cm a 95,20 cm, rango correspondiente a las tres fórmulas. Para A-S1-RT2, los valores son desde 40,38 cm a 78,94 cm. Las principales diferencias entre ambas rastrilladas se encuentran en la longitud del paso doble y en la distancia mano-pie: A-S1-RT1 exhibe valores más altos en ambos parámetros, lo que se refleja en estimaciones de DGA más elevadas respecto a A-S1-RT2.

Las rastrilladas asignadas a *L. yesera*, identificadas como CRILAR-IC35-RT1 y V-S2-RT3, provienen de la Formación Vinchina pero fueron registradas en localidades distintas. Para la primera rastrillada, los valores estimados de DGA son de 34,35 cm, 46,63 cm y 58,9 cm, correspondientes a las fórmulas DGA1, DGA2 y DGA3, respectivamente. En el caso de la segunda rastrillada, los valores estimados ascienden a 44 cm, 61,95 cm y 79,9 cm, según el mismo orden de fórmulas. Si bien las huellas que componen ambas rastrilladas presentan similitudes morfológicas y tamaños relativos comparables (ver Tablas 4.5 y 4.17), los parámetros espaciales que describen la disposición de las huellas difieren, particularmente en el patrón de huellas dentro de cada *set*. Estas diferencias sugieren que los productores emplearon distintos tipos de marcha, lo que repercute directamente en los valores de DGA resultantes obtenidos mediante las tres fórmulas.

La rastrillada PC-S1-RT1, atribuida a *E. patachonicus*, arrojó valores de DGA desde 97,15 cm a 174,80 cm, correspondientes a las tres fórmulas. Estos valores se encuentran entre los más elevados de las muestras analizadas, lo cual es coherente con el gran tamaño de las huellas (19 cm de largo y 23 cm de ancho aproximadamente) y la considerable longitud del paso doble (155,3 cm), en concordancia con un productor de gran porte, con una masa corporal estimada de 2500 kg en promedio.

Finalmente, para la rastrillada TN-S1-RO1, atribuida a *O. andina*, se obtuvieron algunos de los valores de DGA más bajos del conjunto analizado: desde 36,21 cm a 66,23 cm, correspondientes a las tres fórmulas de la DGA. Estos valores surgen de la relación entre una longitud del paso doble relativamente amplia y una distancia mano-pie comparativamente reducida, indicando que fue producida por un animal de tamaño pequeño.

Dado que el registro fósil rara vez preserva información suficiente para determinar con certeza el tipo de marcha de los productores de huellas, la elección del método de estimación de la DGA (fórmulas 1, 2 o 3) debe fundamentarse en modelos de locomoción derivados de estudios de mecánica corporal en taxones modernos morfológicamente comparables o convergentes. En este sentido, algunas especies actuales de artiodáctilos constituyen un marco de referencia adecuado: aunque no mantienen una relación filogenética directa con los litopternos, comparten con ellos una marcada convergencia morfológica. Ambos grupos presentan, por ejemplo, extremidades elongadas y un número reducido de dígitos funcionales, rasgos que permiten emplearlos como análogos funcionales en términos de plan corporal, en particular al considerar a los macrauquénidos dentro de Litopterna.

Entre los artiodáctilos, los camélidos (llamas, guanacos, alpacas, vicuñas y camellos) constituyen los análogos morfofuncionales más apropiados, ya que ocasionalmente emplean la ambladura (*walking pace*) como tipo de marcha. Esto justifica la utilización de la fórmula DGA3 en el análisis. Por otra parte, el *walking trot* (DGA1) puede descartarse, dado que corresponde a un patrón locomotor característico de reptiles y anfibios, grupos filogenéticamente lejanos de los Meridiungulata. En este marco, resulta más adecuado establecer un rango de valores de DGA comprendido entre DGA2 (*lateral-sequence single-foot walk*), marcha empleada por la mayoría de los mamíferos actuales, y DGA3 (*walking pace*), patrón documentado en taxones con similitudes morfológicas con los litopternos. Este rango refleja de manera más realista los estilos de locomoción plausibles para el productor de las huellas.

Por otra parte, algunos autores han señalado que los proterotéridos presentaban adaptaciones locomotoras altamente especializadas, entre las que se destaca el desarrollo temprano de una monodactilia funcional, en algunos casos incluso más extrema que la observada en los équidos actuales (Soria, 2001). Si bien no comparten una relación filogenética directa con artiodáctilos o perisodáctilos modernos, estas características permiten establecer comparaciones en términos de plan corporal, particularmente con taxones cursoriales como ciertos équidos, cuya locomoción ofrece un marco útil para interpretar las capacidades funcionales de los proterotéridos. En este contexto, y dada la convergencia en aspectos morfológicos, resulta razonable emplear como hipótesis de trabajo la marcha de secuencia lateral con apoyo de una sola extremidad (*lateral sequence single-foot walk*), que es común en diversos mamíferos cursoriales. Por lo tanto, la fórmula DGA2 se presenta como una opción parsimoniosa para estimar la distancia gleno-acetabular en rastrilladas atribuibles a este grupo.

5.3. Afinidades biológicas

5.3.1. Huellas tridáctilas

Tradicionalmente, los litopternos macrauchenídeos han sido considerados los principales productores de las huellas tridáctilas de ungulados registradas en depósitos cenozoicos de América del Sur. Bonaparte (1965) ya había mencionado la presencia de este tipo de impresiones en la provincia de La Rioja, y más tarde Angulo y Casamiquela (1982) realizaron las primeras descripciones formales, asignando las huellas al icnogénero e icnoespecie *Macrauchenichnus rector*, interpretadas como impresiones producidas por macrauchenídeos. Posteriormente, Aramayo y Manera de Bianco (1987) describieron *Eumacrauchenichnus patachonicus*, atribuyéndolo de manera exclusiva a *Macrauchenia patachonica*, una de las especies más emblemáticas del Pleistoceno tardío.

El análisis exhaustivo de las huellas fósiles y las rastrilladas realizado en esta tesis permite afirmar que fueron producidas por ungulados cuadrúpedos homópodos con autopodios mesaxónicos en concordancia con las interpretaciones clásicas. Entre los ungulados nativos sudamericanos que prosperaron durante el Cenozoico, sólo los

litopternos macrauchenídeos y los notoungulados toxodóntidos poseían extremidades anteriores y posteriores funcionalmente tridáctilas, lo que restringe el espectro de posibles productores a estos dos grupos.

Productores de *Macrauchenichnus rector*

Dentro del orden Litopterna, la familia Macrauchiidae (Oligoceno temprano a tardío–Pleistoceno tardío; Schmidt y Ferrero, 2014) agrupa herbívoros de tamaño mediano a grande incluyendo megamamíferos (véase Cassini *et al.*, 2012), caracterizados por extremidades largas, delgadas y fuertemente homópodas. Cuando se preservan elementos apendiculares, se observa como rasgo común la presencia de autopodios mesaxónicos, funcionalmente tridáctilos, con tres dígitos de longitud y grosor similares, aunque el dígito III suele ser ligeramente más desarrollado (Scott, 1910).

En particular, los productores de huellas tridáctilas con contornos redondeados e impresiones digitales cortas y redondeadas, identificadas como *Macrauchenichnus rector* y registradas en las formaciones Toro Negro (Mioceno Tardío – Pleistoceno Temprano) y Río Negro (Mioceno Tardío), presentan un rango de masa corporal estimado entre 154,96 kg y 703,47 kg (i.e., grandes ungulados sensu Cassini *et al.*, 2012). Los valores promedio calculados para el material de cada formación son de 432,21 kg (Formación Toro Negro) y 429,22 kg (Formación Río Negro). Entre los macrauchenídeos documentados en el registro geológico (Tabla 5.11), algunas especies pueden ser razonablemente descartadas como potenciales productores de las huellas analizadas. *Macrauchenia patachonica*, uno de los últimos representantes del clado, poseía una masa corporal estimada entre 830 y 1100 kg (Fariña *et al.*, 1998; Fariña y Vizcaíno, 2024), considerablemente superior a la estimada para *M. rector*. Además, su cronología (Pleistoceno Tardío – Holoceno Temprano) es significativamente más reciente que la de las formaciones donde se han identificado *Macrauchenichnus troyana* y cf. *M. troyana*. Una situación comparable se observa en *Macrauchenioptis ensenadensis*, un taxón pleistocénico con una masa estimada cercana a los 1200 kg (Vizcaíno *et al.*, 2012a), lo que también permite excluirlo como posible productor (Fig. 5.3).

En este contexto, los géneros *Huayqueriana* y *Promacrauchenia* se destacan por ser frecuentes en el registro fósil y por presentar rangos de masa corporal, estimados a partir de restos óseos, comparables con los valores obtenidos para *M. rector*. Si bien no se cuenta con descripciones detalladas del esqueleto apendicular para estos taxones, las estimaciones basadas en medidas dentales y craneales sugieren masas corporales promedio de aproximadamente 250 kg para *Huayqueriana* (Forasiepi *et al.*, 2016) y alrededor de 400 kg para *Promacrauchenia* (Vizcaíno *et al.*, 2012a), lo que refuerza su potencial como productores de las huellas asignadas a *Macrauchenichnus rector* (Fig. 5.3). Al comparar estos valores con los obtenidos en esta tesis, se observa que, aunque los rangos son en parte coincidentes, las estimaciones basadas en las huellas son más amplias. Cabe destacar que los valores obtenidos para ambos taxones se basan en un solo ejemplar, a partir de medidas lineales de *Huayqueriana* (Forasiepi *et al.*, 2016) y

para *Promacrauchenia* mediante similitud geométrica con *Macrauchenia* (Vizcaíno *et al.*, 2012a). Además, es posible la presencia de una mayor diversidad de tamaños corporales entre los productores, incluyendo subadultos y juveniles, por ejemplo, o bien reflejar las limitaciones propias del método utilizado para estimar masa aplicado a las huellas.

Desde un punto de vista cronoestratigráfico y geográfico, *Huayqueriana* representa un candidato sólido como posible productor de *Macrauchenichnus rector*, al menos para las huellas registradas en la Formación Toro Negro. Esto se debe a su proximidad espacial y a la coincidencia temporal, ya que el Miembro Inferior de la Formación Toro Negro ha sido asignado tentativamente al intervalo de las Edades Mamífero Huayqueriense–Montehermosense (Messiniense), mientras que *Huayqueriana* está claramente registrada en niveles huayquerienses de la Formación Huayquerías.

Por su parte, *Promacrauchenia* es un taxón recuperado con mayor frecuencia de depósitos del Plioceno (Edad Mamífero Montehermosense) de la provincia de Buenos Aires (Fernández de Álvarez, 1940), lo que reduce su plausibilidad como productor directo de las huellas registradas en la Formación Toro Negro, aunque resulta más compatible con las huellas provenientes de la Formación Río Negro. Asimismo, existen registros adicionales atribuidos a *Promacrauchenia* en los clásicamente denominados “Estratos Araucanos” del Valle de Santa María (Rovereto, 1914), cuya cronología abarca desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno (Edad Mamífero Chasicense–Montehermosense). Esta evidencia sugiere una mayor longevidad temporal y una distribución geográfica más amplia para el género, lo cual no permite descartar su vinculación con las huellas analizadas.

En este sentido, las estimaciones de masa corporal muestran una mayor coincidencia con las calculadas para *Promacrauchenia*, lo que la constituye en un candidato plausible como productor de las pisadas. No obstante, *Huayqueriana* también se presenta como una alternativa válida, dada su presencia en niveles cercanos a los portadores de las huellas y dentro de la misma cronología. En consecuencia, esta asignación se propone como una hipótesis tentativa, sin descartar otras posibilidades.

Productores de *Macrauchenichnus troyana* y cf. *Macrauchenichnus troyana*

Los miembros de la familia Macraucheniidae presentan autopodios funcionalmente tridáctilos, con falanges ungueales cortas, robustas y de morfología subnodular (Scott, 1910), lo cual concuerda con las impresiones digitales observadas en *M. troyana* y cf. *M. troyana*, que exhiben ápices redondeados y un dígito III marcadamente más prominente y elongado que los dígitos externos.

Entre los macraucheníidos conocidos en el registro fósil, y considerando únicamente aquellos presentes en unidades geológicas cuya cronología resulta compatible con las formaciones portadoras de las huellas (Tabla 5.11), se restringe la comparación a aquellos taxones cuyas estimaciones de masa corporal coinciden con el rango calculado para *M. troyana* (62,06–240,82 kg) y cf. *M. troyana* (49,4–189,6 kg), estimado para los ejemplares de las formaciones Vinchina, Huayquerías, Chiquimil y Rodeo.

En este contexto, *Lullataruca shockeyi* McGrath *et al.*, 2018, constituye uno de los macrauquénidos más pequeños conocidos, con una masa corporal estimada entre 35,3 y 54,6 kg (McGrath *et al.*, 2018). El hallazgo de este taxón ha extendido significativamente la distribución temporal del linaje, previamente considerado ausente antes del Mioceno Temprano, y sugiere una persistencia prolongada del clado en latitudes tropicales, donde habría sobrevivido al menos 7 millones de años más que en la Patagonia (McGrath *et al.*, 2018). Aunque *L. shockeyi* ha sido registrado en el sur de Bolivia, su edad geológica (Edad Mamífero Colloncureense a Laventense; Langhiense a Serravalliense) resulta compatible con, al menos, la de la edad de la Formación Vinchina. Además, su morfología apendicular presenta notables similitudes con la de *M. troyana*, al mostrar impresiones homópodas y tridáctilas, con ápices redondeados y una impresión del dígito III más desarrollada (Fig. 5.1A). Sin embargo, su masa corporal es considerablemente inferior a la estimada para *M. troyana* (McGrath *et al.*, 2018), lo que dificulta su atribución como productor.

Otro taxón recientemente descrito que puede considerarse como posible productor de las huellas asignadas a *M. troyana* y cf. *M. troyana* es *Micrauchenia saladensis* Püschel *et al.*, 2023, un macrauquénido del Mioceno Tardío (Edad Mamífero Huayqueriense; Tortoniense–Messiniense), identificado a partir de restos procedentes de la Formación Bahía Inglesa, en el norte de Chile (Fig. 5.1B). A este taxón se le estimó una masa corporal entre 53 kg y 102,52 kg, siendo otro de los macrauquénidos más pequeños documentados (Püschel *et al.*, 2024). Considerando que las huellas estudiadas provienen de unidades estratigráficas parcialmente coetáneas, como las formaciones Vinchina, Huayquerías, Chiquimil y Rodeo, junto con su masa corporal, que se encuentra dentro del rango estimado para *M. troyana* y cf. *M. troyana* (49,4–240,82 kg), y su ubicación en el margen occidental de América del Sur, *M. saladensis* podría ser considerado como un potencial productor para las huellas de menor tamaño atribuidas a dicho icnotaxón. Si bien las barreras orográficas presentes durante el Mioceno, principalmente la Cordillera de los Andes en pleno levantamiento, actuaban como un límite geográfico, no puede descartarse una eventual conexión faunística entre las regiones costeras y del interior.

Por otro lado, entre los macrauquénidos más frecuentes y estudiados, el género *Theosodon* Ameghino, 1887 se destaca como un candidato plausible para la autoría de *M. troyana* o cf. *M. troyana*, dado que presenta una anatomía apendicular morfológicamente similar a la de *Macrauchenia patachonica*, aunque de menor tamaño (Fig. 5.1C). Sin embargo, diversos autores han señalado que *Theosodon* podría constituir un 'wastebasket taxon' (McGrath *et al.*, 2018, y referencias allí citadas), lo que ha derivado en que numerosos restos de macrauquénidos del Mioceno Medio no sean asignados a un género específico o hayan sido incluidos provisionalmente dentro de *Theosodon* (McGrath *et al.*, 2018). Una característica notable reconocida en ejemplares de *Theosodon* es la morfología nodular de las falanges ungueales (Scott, 1910), un rasgo que coincide notablemente con las impresiones digitales observadas en *M. troyana*. Las estimaciones de masa corporal para las especies de *Theosodon* oscilan entre 45,6 kg y 170 kg (Croft, 2000; Cassini *et al.*, 2012a,b; Vizcaíno *et al.*, 2012),

valores que se encuentran dentro del rango estimado para *M. troyana* y cf. *M. troyana* (62–240 kg) para todas las unidades estudiadas en donde están presentes. En términos geográficos y cronológicos, *Theosodon* fue un taxón ampliamente distribuido en América del Sur (McGrath *et al.*, 2020b). Entre los registros más relevantes, en Argentina, se ha registrado desde la Edad Mamífero Colhuehuapense (Burdigaliense, Mioceno Temprano) (Soria, 1981b), siendo la mayoría de los ejemplares conocidos provenientes de la Edad Mamífero Santacrucense (Burdigaliense, Mioceno Temprano tardío) de Patagonia (Scott, 1910; Tauber, 1999). Además, algunos elementos postcraneales han sido referidos a niveles correspondientes a las Edad Mamífero Friasense o Colloncureense (Langhiense, Mioceno Medio temprano) (Forasiepi *et al.*, 2011). También, en Chile se han documentado algunos especímenes en depósitos correspondientes a la Edad Mamífero Santacrucense (Croft *et al.*, 2004; McGrath *et al.*, 2020b). Finalmente, existen restos asignados a *Theosodon* provenientes de la Edad Mamífero Laventense de Perú (Tejada-Lara *et al.*, 2015), que parecen ser contemporáneos con los registros de Bolivia y Colombia (McGrath *et al.*, 2018; Defler, 2019). Otro registro documentado es *Theosodon hystatus* Cabrera y Kraglievich, 1931, que fue reevaluado y referido a *Paranauchenia* Ameghino, 1904, por Schmidt y Ferrero (2014) a partir de la Edad Mamífero Chasicense (Tortonense; Mioceno Tardío) de Buenos Aires; aunque no hay estimaciones publicadas de masa corporal disponibles en la literatura para compararlo.

Por otra parte, el rango superior de las estimaciones de masa corporal para *M. troyana* y cf. *M. troyana* son comparables a las calculadas para *Huayqueriana cristata* (entre 250 kg y 400 kg; Forasiepi *et al.*, 2016), registrado en afloramientos de la Formación Huayquerías, misma unidad donde huellas asignadas a cf. *M. troyana* fueron reconocidas (Romano *et al.*, 2023). Si bien estas estimaciones coinciden con el rango calculado para las huellas analizadas en esta tesis (49,4–240,82 kg), *Huayqueriana* se ubica únicamente en el extremo superior de ese rango, lo que hace menos probable que haya sido productor de las huellas.

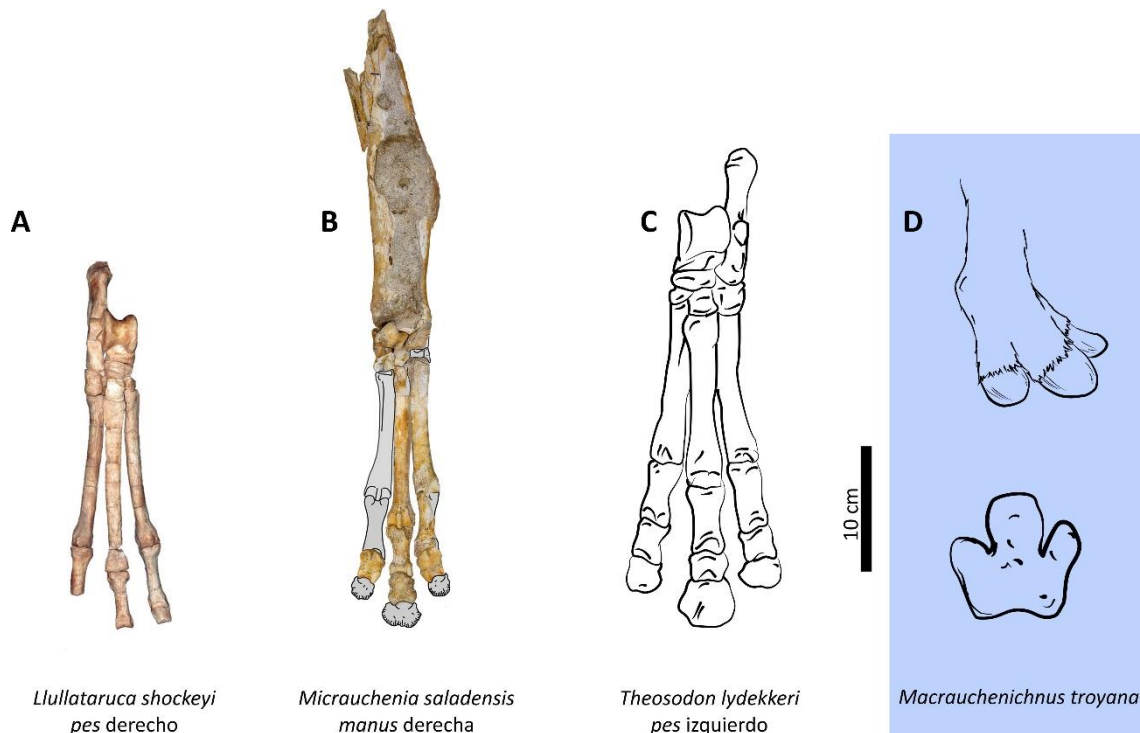


Figura 5.1. Comparación entre la anatomía apendicular de distintos macrauquénidos del Mioceno y *Macrauchenichnus troyana*. **A.** Autopodio posterior en vista dorsal de *Lullataruca shockeyi*, tomado de McGrath *et al.* (2018). **B.** Autopodio anterior en vista dorsal de *Micrauchenia saladensis*, tomado y modificado de Püschel *et al.* (2024). **C.** Autopodio posterior en vista dorsal de *Theosodon lydekkeri*, tomada de Scott (1910). **D.** Aspecto general de *Macrauchenichnus troyana* y una reconstrucción del autopodio del productor.

El productor de las huellas *M. troyana* y cf. *M. troyana* puede atribuirse con confianza a un litopterno macrauquénido, en base a la morfología apendicular inferida (ungulado tridáctilo nodular), a la masa corporal estimada (entre 49,4 kg y 240,82 kg) y su contexto estratigráfico (Mioceno Medio–Mioceno Tardío). Dentro de este grupo, las especies de mayor tamaño de *Theosodon* muestran la mayor coincidencia con dichas variables. En menor medida, también podrían considerarse taxones como *Lullataruca shockeyi* y *Micrauchenia saladensis*, aunque su menor masa corporal representa una diferencia significativa respecto a los valores inferidos para el productor de estas huellas (Figs.5.1 y 5.3).

Edad Mamífero	Taxones de Macrauquénidos	Masa corporal estimada (kg)	Fuente
Lujanense	<i>Macrauchenia patachonica</i>	988	
	<i>Macrauchenopsis</i>	1200	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012a, 2012b
Ensenadense	<i>Macrauchenopsis</i>	1200	
	<i>Macrauchenia patachonica</i>	830–1100	Fariña <i>et al.</i> , 1998
Chapadmalalense	<i>Promacrauchenia</i>	400	
	<i>Promacrauchenia</i>	400	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012a, 2012b

	<i>Huayqueriana</i> cf. <i>H. cristata</i>	400	
Huayqueriense	<i>Huayqueriana</i>	250	Forasiepi <i>et al.</i> , 2016
	<i>Micrauchenia saladensis</i>	53–102,52	Püschel <i>et al.</i> , 2024
Laventense	<i>Lullataruca shockeyi</i>	35,3–54,6	McGrath <i>et al.</i> , 2018
	<i>Theosodon</i>	45,6–170	Croft, 2000, 2016; Vizcaíno <i>et al.</i> , 2010; Cassini <i>et al.</i> , 2012
Santacrucense	<i>T. garretorum</i>	158,04	
	<i>T. gracilis</i>	121,55	Cassini <i>et al.</i> , 2012a
	<i>T. lydekkeri</i>	130,93	
	<i>T. garretorum</i>	113,09	Cassini <i>et al.</i> , 2012b
	<i>T. lydekkeri</i>	46,04	Croft, 2000
	<i>Theosodon</i>	95,61	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012b
	<i>T. lallemanti</i>	125–170	Croft, 2016
	<i>Theosodon</i>	95,61–130	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2010

Tabla 5.11. Resumen de las masas corporales estimadas para algunos taxones de macrauquénidos, calculadas en base a restos óseos.

Productores de *Macrauchenichnus* isp. A

La rastrillada identificada bajo el icnotaxón *Macrauchenichnus* isp. A, preservada en la Formación Vinchina, está compuesta por cuatro pisadas que no están organizadas en *sets* definidos. La característica más conspicua, además de la morfología tridáctila en las huellas, es el contorno algo elongado, el cual puede interpretarse como resultado de un probable deslizamiento del animal sobre un sustrato blando, resbaladizo o con pendiente, que indujo al animal a tomar un estilo de marcha alternativo.

Dada la masa corporal promedio estimada de 386,2 kg en conjunto con las características mencionadas, pueden descartarse como posibles productores los toxodóntidos *Toxodon* (1100–2200 kg; Fariña *et al.*, 1998; Dantas, 2022) y *Nesodon* (500–800 kg; Cassini *et al.*, 2012 a,b) y *Adinotherium* (60–130; Cassini *et al.*, 2012a,b), debido a la marcada diferencia en tamaño corporal. Por otro lado, la notable similitud morfológica con *M. troyana* y *M. rector*, al menos en la porción anterior de las huellas, sugiere que el productor más probable fue un macrauquénido de características similares a los propuestos para *M. troyana* (Fig. 5.3 y Tabla 5.11).

Productores de *Macrauchenichnus* isp. B

En la Formación Andalhuala se registraron tres rastrilladas asignadas a *Macrauchenichnus* isp. B. Estas presentan un patrón distintivo respecto de los demás especímenes identificados en las distintas unidades estratigráficas consideradas en esta tesis (ver Sección 4.5). Dicho patrón incluye un cierto grado de superposición entre las huellas dentro de cada *set*, que varía desde una superposición parcial hasta una total dependiendo de la rastrillada. Además de las huellas fósiles, se preservan estructuras

accesorias asociadas a la deformación del sustrato original, producto tanto del movimiento de los animales como de las características físicas del sedimento (Vera *et al.*, 2023b). Como consecuencia, las condiciones del sustrato y la superposición de pisadas impidieron la preservación fiel de la morfología intrínseca de los miembros de los productores. Por este motivo, el área de cada huella no fue considerada un reflejo confiable del área plantar o palmar de los animales que las generaron, y no se realizaron estimaciones de masa corporal a partir de estas huellas. En consecuencia, la identificación de los posibles productores quedó restringida a la vinculación con el registro fósil óseo.

En la región, los macrauquénidos están representados por escasos hallazgos en afloramientos históricamente referidos como “Araucanenses”. La especie *Promacrauchenia calchaquiorum* ha sido registrada a partir de un cráneo casi completo de aproximadamente 40 cm de longitud (Rovereto, 1914; Bonini, 2014, Fig. V-5). Además, Riggs y Patterson (1939) mencionaron restos atribuibles a *P. antiqua* y *P. calchaquiorum*, destacando que ambos provenían del “horizonte Corral Quemado”, en áreas próximas a la localidad de Puerta de Corral Quemado, hacia el suroeste de la localidad de Villa Vil. Por otro lado, los trabajos más recientes no han documentado nuevos hallazgos de macrauquénidos en niveles de Edad Mamífero Huayqueriense de la Formación Andalhuala (Schmidt *et al.*, 2022).

Al considerar únicamente la morfología principal de las huellas de la Formación Andalhuala, y sin contemplar las estructuras secundarias producto de la deformación del sustrato, se observa que su tamaño promedio ronda los 13 cm tanto de largo como de ancho. Estas dimensiones resultan comparables a las registradas en otras unidades: entre 11 y 12 cm en la Formación Toro Negro y alrededor de 15 cm en la Formación Río Negro. Esta similitud sugiere que los posibles productores de las huellas de la Formación Andalhuala habrían sido morfológica y funcionalmente comparables a los propuestos para dichas unidades, como *Promacrauchenia*, respaldado por el registro fósil de la región, o *Huayqueriana*, por analogía morfológica con las huellas atribuidas a este taxón anteriormente.

Productores de *Eumacrauchenichnus patachonicus*

Este icnotaxón comprende huellas tridáctilas con contornos redondeados y con tamaños distintivamente mayores que los icnotaxones previos, y ha sido clásicamente vinculado a *Macrauchenia patachonica* (Aramayo y Manera de Bianco, 1987). Según el registro osteológico de la región pampeana *M. patachonica* representa el único macrauquénido de edad pleistocena (ej.: Fariña *et al.*, 1998; Bond, 1999; Ferrero *et al.*, 2007) y con estructura apendicular funcionalmente tridáctila, un rasgo considerado diagnóstico dentro del grupo. Este patrón morfológico también ha sido observado en *Promacrauchenia*, un género que no ha sido registrado en unidades más modernas que el Plioceno (Bonaparte, 1965). En función de estas evidencias y de las características morfológicas de las huellas aquí incluidas, se considera que *Macrauchenia patachonica* constituye el productor más probable de las huellas asignadas a *E. patachonicus*.

En cuanto a las estimaciones de masa corporal para *Macrauchenia patachonica*, estudios basados en restos osteológicos indican un rango comprendido entre 830 y 1100 kg (Fariña *et al.*, 1998). No obstante, las estimaciones obtenidas a partir de las huellas asignadas a *E. patachonicus* arrojaron valores considerablemente más elevados, que oscilan entre 2194 kg y 3000 kg, y con promedio de 2597,26 kg. A pesar de esta discrepancia, *M. patachonica* constituye el único macrauquénido registrado para el Pleistoceno tardío en Argentina, convirtiéndolo, hasta el momento, en el único candidato conocido como posible productor del icnotaxón (Fig. 5.3 y Tabla 5.11).

Productores de *Llastaya yesera*

Entre los ungulados nativos sudamericanos que prosperaron durante el Cenozoico, únicamente los litopternos macrauquénidos y los notoungulados toxodóntidos presentaban autopodios funcionalmente tridáctilos en sus extremidades, lo que acota significativamente el espectro de posibles productores a estos dos clados. En este contexto, la asignación de un productor para las huellas asignadas a *Llastaya yesera* resulta particularmente compleja, no sólo por las diferencias morfológicas con respecto a *Macrauchenichnus troyana*, sino también por la presencia de un dígito vestigial, o de parte de este, conservado en el molde natural profundo (Vera y Krapovickas, 2022), lo que sugiere una variación morfológica que podría corresponder a otro tipo de ungulado con miembros tridáctilos.

Dentro del orden Toxodontia, los homalodoterios pueden descartarse como posibles productores debido a su condición pentadáctila (Elissamburu, 2012). En contraste, algunos géneros de leontínidos y notohíppidos presentan miembros tetradáctilos, pero funcionalmente tridáctilos (Shockey *et al.*, 2012), una condición que podría coincidir con ciertas características observadas en *L. yesera* (Fig. 5.2A-C).

Por su parte, los leontínidos fueron grandes mamíferos que habitaron América del Sur hasta el Mioceno Medio (Cerdeño y Vera, 2015; Croft *et al.*, 2020), con una masa corporal estimada entre 316,6 y 1404,4 kg (Elissamburu, 2012). Esta magnitud contrasta significativamente con el rango de tamaño inferido para las huellas de las formaciones Vinchina y Huayquerías (28,93–174,73 kg), lo que los descarta como productores de *L. yesera*. Por otro lado, los notohíppidos comparten ciertas características con las huellas estudiadas. Según Dozo y Martínez (2016), su registro se extiende desde el Oligoceno Temprano hasta el Mioceno Temprano, y presentan una masa corporal estimada entre 85 y 119 kg. Además, exhiben una reducción del dígito V y la pérdida del dígito I (Shockey, 1997). No obstante, los metacarpos y falanges de notohíppidos conocidos son relativamente más delgados y alargados que las impresiones digitales observadas en *L. yesera*.

Los toxodóntidos (Oligoceno tardío–Holoceno temprano; MacFadden, 2005) constituyen un clado de ungulados de tamaño mediano a grande, incluyendo megamamíferos que alcanzaron su mayor diversidad en el Mioceno, convirtiéndose en uno de los grupos con mayor riqueza taxonómica en ese período (Bond *et al.*, 2006). Diversos taxones de toxodóntidos pueden considerarse posibles productores de *L.*

yesera, dado que los taxones del clado ya presentaban miembros funcionalmente tridáctilos para el Mioceno temprano tardío (Fig. 5.2D-F). En los taxones de mayor tamaño, las proporciones de las extremidades se mantuvieron relativamente constantes a lo largo del Cenozoico (Croft y Lorente, 2021).

Toxodon Owen, 1846, un género registrado para unidades del Pleistoceno exhibe características compatibles con las huellas analizadas. Sin embargo, su masa corporal estimada elevada (1000–2200 kg; Croft, 2016; Croft *et al.*, 2020; Dantas, 2022) y la notable diferencia en edad geológica permiten descartar su participación como productor de *L. yesera*. Durante el Mioceno temprano a medio, los toxodóntidos estaban representados por taxones de linaje temprano como *Nesodon* Owen, 1846, *Adinotherium* Ameghino, 1887, y *Proadinotherium* Ameghino, 1894, previamente agrupados en "Nesodontinae", aunque actualmente considerados parafiléticos (Forasiepi *et al.*, 2015; Ferrero *et al.*, 2021). Diversas características sugieren que estos taxones constituyen los candidatos más probables como productores de *L. yesera*. Descripciones exhaustivas de Scott (1912) indican que sus extremidades eran relativamente cortas y robustas, con autopodios atípicamente pequeños en proporción al tamaño corporal. Estos géneros eran funcionalmente tridáctilos, pero conservaban un quinto metacarpiano rudimentario en el autopodio delantero y presentaban una simetría mesaxónica.

Nesodon fue uno de los géneros más abundantes en el registro continental del Mioceno y es el taxón cuya anatomía pedal es mejor conocida, junto con *Adinotherium* (Fig. 5.2E-F). Sus autopodios eran inusualmente pequeños y poco desarrollados en relación con el tamaño del animal (Scott, 1912). Su metacarpo poseía tres dígitos funcionales, con falanges cortas y ungueales en forma de casco, y quinto metacarpiano vestigial representado por un nódulo pequeño e irregular. El autopodio era notablemente menor en proporción al resto de la extremidad y al tamaño total del animal. La masa corporal estimada para *Nesodon* oscila entre 293 kg y 800 kg (Croft, 2000; Cassini *et al.*, 2012a; Vizcaíno *et al.*, 2012a), lo que lo convierte en un candidato poco probable, dado que *L. yesera* se encuentra en un rango de 28,93 y 174,73 kg (Fig. 5.3 y Tabla 5.12).

Los autopodios de *Adinotherium* son muy similares a los de *Nesodon*, con pocas diferencias más allá del tamaño general de los miembros. Sus falanges son más pequeñas y relativamente más gráciles que las de *Nesodon*. El dígito III y su falange ungueal son más anchos, deprimidos y simétricos, mientras que los metatarsianos son significativamente más pequeños que los metacarpianos (Scott, 1912).

Adinotherium es un taxón guía de Edad Mamífero Santacrucense y se ha registrado en los estratos del Mioceno Temprano tardío de Argentina y Chile (Scott, 1912; Madden, 1990; Croft *et al.*, 2003, 2004; Forasiepi *et al.*, 2015), siendo especialmente abundante en las secciones tipo de la Formación Santa Cruz, Patagonia (Croft *et al.*, 2004; Shockey y Anaya, 2008), datadas en 17,4–15,6 Ma (Kay *et al.*, 2021). Su presencia en el norte de América del Sur tras el Mioceno Temprano es incierta, aunque materiales fragmentarios hallados en Brasil, Colombia y Venezuela sugieren una posible

persistencia hasta el Mioceno Tardío (Stirton, 1953; Paula Couto, 1982; Sánchez-Villagra y Aguilera, 2006). Más recientemente, se ha reportado material identificado como cf. *Adinotherium* en depósitos del Mioceno medio a tardío en Venezuela, lo que podría representar el primer registro de un toxodóntido de linaje temprano en esa región (Rincón *et al.*, 2016).

Según la literatura, estimaciones previas han calculado una masa corporal de 24–135 kg para *Adinotherium* (Croft, 2000; Cassini *et al.*, 2012a,b; Vizcaíno *et al.*, 2012a), un rango que se solapa con las estimaciones para *L. yesera* (28,93–174,73 kg) (Fig. 5.3). En conclusión, las huellas identificadas como *Llastaya yesera* en las formaciones Vinchina y Huayquerías fueron probablemente producidas por pequeños toxodóntidos que conservarían una estructura apendicular próxima a la condición ancestral del clado, comparable a la observada en *Nesodon* y *Adinotherium*. Esta hipótesis se ve reforzada por el rango de masa corporal estimada, morfología general de las huellas estudiadas y la coincidencia parcial en la edad geológica (Fig. 5.4). Las características morfológicas incluyen ápices acuminados de los dígitos externos y un cuarto dígito en el molde natural profundo que podría interpretarse como la impresión de un metacarpiano V vestigial, a modo de espolón, cuya marca sólo se conservaría en huellas excepcionalmente profundas formadas sobre sustratos blandos y saturados en agua (Vera y Krapovickas, 2022).

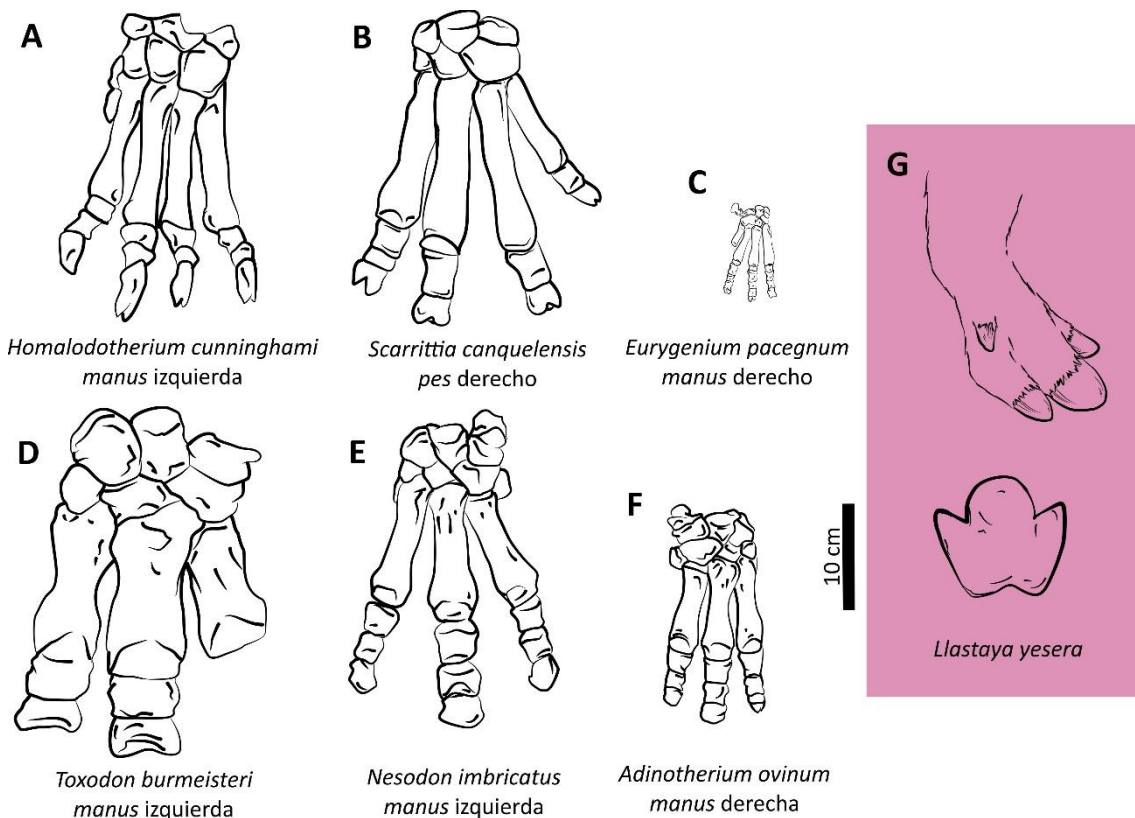


Figura 5.2. Comparación entre la anatomía apendicular de distintos toxodóntidos del Mioceno y *Llastaya yesera*. **A.** Esquema basado en un autopodio delantero, en vista dorsal de *Homalodotherium cunninghami*, tomado de Elissamburu (2010). **B.** Esquema de autopodio posterior en vista dorsal de *Scarrittia canquelensis*, tomado de Shockey *et al.* (2012). **C.** Autopodio anterior en vista dorsal de *Eurygenium pacegnum*, tomado de Shockey (1997). **D-F.**

Esquemas del autopodio anterior en vista dorsal de *Toxodon burmeisteri*, *Nesodon imbricatus* y *Adinotherium ovinum*, tomados de Scott (1910). G. Aspecto general de *Llastaya yesera* y una reconstrucción interpretativa del autopodio del productor.

Edad (SALMA)	Taxones de Toxodóntidos	Masa corporal estimada (kg)	Fuente
	<i>Toxodon</i>	1642	Fariña <i>et al.</i> , 1998
Chapadmalalense a Lujanense	<i>Toxodon platensis</i>	1000–12000	Croft, 2016
		1946–2725	Dantas, 2022
Santacrucense	<i>Adinotherium ovinum</i>	100,29	
	<i>Adinotherium robustum</i>	126,24	Cassini <i>et al.</i> , 2012a,b
	<i>Nesodon imbricatus</i>	637,51	
	<i>Adinotherium ovinum</i>	33,75	
	<i>Adinotherium robustum</i>	24,32	Croft, 2000
	<i>Nesodon imbricatus</i>	293,66	
	<i>Nesodon</i>	500–800	Cassini <i>et al.</i> , 2012
	<i>Adinotherium</i>	100	

Tabla 5.12. Resumen de las masas corporales estimadas para algunos taxones de toxodóntidos, calculadas en base a restos óseos.

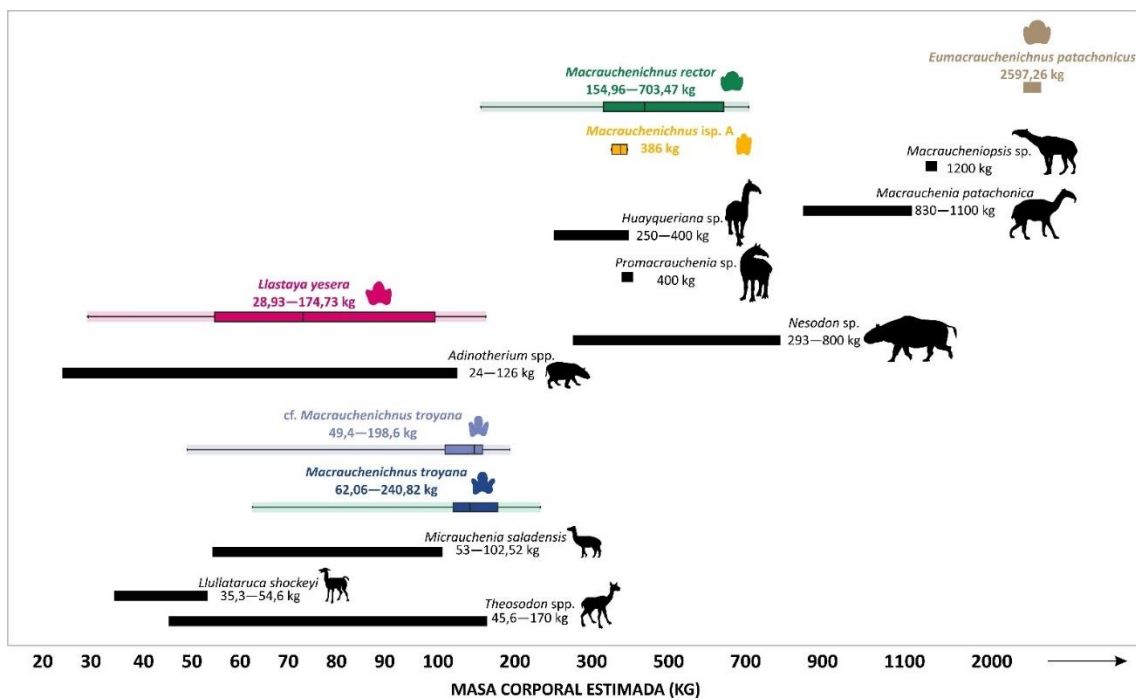


Figura 5.3. Representación gráfica de la masa corporal estimada en esta tesis para los icnotaxones reconocidos (indicados en distintos colores), con sus respectivos diagramas de caja (donde se encuentran graficados los máximos, mínimos y medias), y las estimaciones para los

posibles productores inferidas a partir de restos óseos por otros autores (representadas con siluetas en negro pleno).



Figura 5.4. Reconstrucción en vida de los posibles productores de *Macrauchenichnus* y *Llastaya* en un antiguo paisaje de la Formación Vinchina (Mioceno Medio – Tardío). Ilustración de la autora.

5.3.2. Huellas monodáctilas

Productores de Okana andina

La morfología de las huellas fósiles y el patrón de las rastrilladas de las formaciones Toro Negro y Huayquerías sugieren firmemente que fueron producidas por animales cuadrúpedos homópodos con autopodios funcionalmente monodáctilos. Las huellas presentan una estructura simple, caracterizada por una impresión única carente de impresiones en posición lateral, lo que indica que los productores no presentaban dígitos externos lo suficientemente desarrollados como para originar impresiones en el sustrato.

En cuanto a las estimaciones de masa corporal basadas en el área palmar/plantar, los valores obtenidos abarcan un amplio rango (6–51,47 kg), lo que respalda la interpretación de que las huellas fueron producidas por mamíferos de tamaño mediano (10–100 kg, siguiendo el concepto de Cassini *et al.*, 2012a,b).

Al considerar los posibles productores, la participación de équidos puede excluirse, dado que hasta el momento no se ha documentado evidencia fósil que respalde su presencia en América del Sur durante el Mioceno. Según el registro disponible, su ingreso al continente tuvo lugar con posterioridad, tras el Gran Intercambio Biótico

Americano, durante el Plioceno, lo que establece una brecha temporal significativa entre su aparición y los depósitos miocenos analizados en esta tesis. La característica más distintiva revelada por las huellas identificadas como *Okana andina* es que sus productores poseían extremidades con una marcada condición monodáctila (Vera *et al.*, 2025). Entre los ungulados que habitaron el continente en el Mioceno, sólo la familia Protheroheriidae (Litopterna) exhiben similitudes con las huellas estudiadas. Las descripciones históricas indican que los proterotéridos desarrollaron una tendencia "similar a los caballos" hacia la monodactilia, con un metápodo III alargado, la pérdida de los dígitos I y V, y la reducción de los dígitos externos II y IV (Scott, 1910; Bond *et al.*, 2001; Soria, 2001).

Los proterotéridos de la Edad Mamífero Santacrucense (Burdigaliense, Mioceno Temprano tardío) son ampliamente conocidos gracias a su abundancia en las unidades patagónicas más productivas. Estos animales poseían autopodios tridáctilos, aunque funcionalmente monodáctilos, una condición morfológicamente comparable a la de los caballos anchitherinos de América del Norte (Scott, 1910; Patterson y Pascual, 1968; Simpson, 1980). Sin embargo, el caso más extremo de monodactilia estructural dentro del grupo es el género *Thoatherium*, cuyos dígitos externos II y IV estaban aún más reducidos que en *Equus* (Scott, 1937; Soria, 2001).

Los proterotéridos fueron un grupo ampliamente distribuido en América del Sur, con un registro fósil especialmente abundante en Argentina. Según el registro geológico, durante el Mioceno, su diversidad alcanzó dos picos: uno en la Edad Mamífero Santacrucense, con siete géneros y trece especies, y otro en la Edad Mamífero Huayqueriense (Messiniense), con siete géneros y diez especies (Villafañe *et al.*, 2006; Ubilla *et al.*, 2011). Entre las unidades argentinas que albergan fósiles de proterotéridos a partir del Mioceno Tardío, y equivalentes en edad a los niveles portadores de *Okana andina*, se encuentran las formaciones Cerro Azul (provincias de La Pampa y Buenos Aires), Ituzaingó (provincia de Entre Ríos), Andalhuala y Corral Quemado (provincia de Catamarca), Salicas (provincia de La Rioja) y Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires). Los géneros registrados incluyen *Diplasiotherium*, *Brachytherium*, *Neobrachytherium*, *Eoauchenia*, *Epecuenia*, *Diadiaphorus* y *Protheroherium* (ver tabla 2 en Schmidt *et al.*, 2022). Además, en la parte inferior del Miembro inferior de la Formación Toro Negro se han hallado restos de *Eoauchenia* (Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006), mientras que en la sección superior de la Formación Huayquerías se han identificado proterotéridos que aún se encuentran bajo estudio (Romano *et al.*, 2023).

Los taxones de proterotéridos del Mioceno Tardío no presentaban autopodios estructuralmente monodáctilos, aunque sí mostraban una reducción significativa en el número y tamaño de los dígitos externos, además de poseer miembros esbeltos (Soria, 2001). En contraste, *Okana andina* exhibe una condición monodáctila estricta y bien definida, sin evidencia de estructuras accesorias que indiquen la presencia de impresiones digitales laterales (Vera *et al.*, 2025). Hasta ahora, el registro de taxones con autopodios con monodactilia extrema se limitaba a la Edad Mamífero

Santacrucense, pero la presencia de *Okana* sugiere que al menos algunos proterotéridos del Mioceno Tardío también pudieron haber desarrollado extremidades funcionalmente monodáctilas.

En apoyo de esta interpretación, los datos osteológicos disponibles indican que la tercera falange (dígito III) de *Thoatherium minusculum*, un proterotérido extremadamente derivado, mide aproximadamente 1,8 cm de largo en vista plantar, con un ancho máximo de 1,6 cm (Scott, 1910), reflejando únicamente el componente óseo del miembro (Fig. 5.5A). En ungulados actuales, sin embargo, la pared córnea del casco de la pezuña y los tejidos blandos circundantes amplían considerablemente la huella resultante más allá del hueso, contribuyendo a menudo con hasta 2 cm tanto hacia la región anterior como hacia atrás (Cripps y Eustace, 1999; Vera *et al.*, 2025). En el caso de las pisadas identificadas como *Okana andina* en esta tesis, la longitud promedio de la huella es de aproximadamente 5,5 cm y el ancho de alrededor de 3 cm, dimensiones que probablemente reflejan el tamaño combinado de la falange distal y sus estructuras córneas y de tejido blando asociadas (Fig. 5.5B).

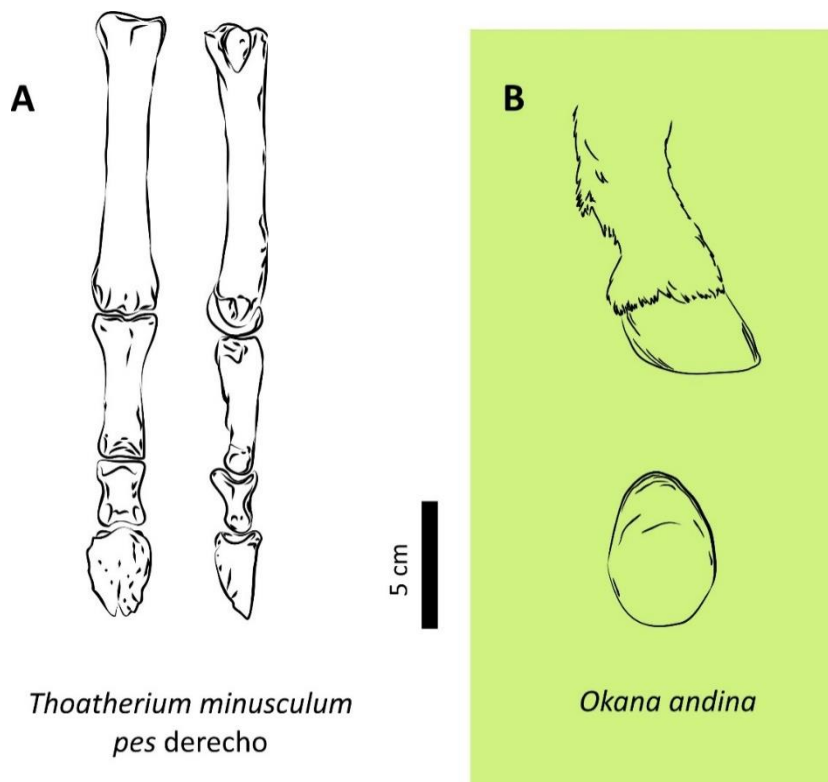


Figura 5.5. Comparación entre la anatomía apendicular de un proterotérido del Mioceno y *Okana andina*. **A.** Esquema basado en un autopodio posterior, en vista dorsal y lateral de *Thoatherium minusculum*, tomado de Scott (1910). **B.** Aspecto general de *Okana andina* y una reconstrucción interpretativa del autopodio del productor.

En términos de masa corporal, las estimaciones calculadas para *Okana andina* presentan un amplio rango de valores que coincide con las calculadas para taxones miocenos como *Diadiaphorus*, *Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Licaphrium*, *Thoatherium* y *Lambdaconus*, todos estos géneros pertenecientes a depósitos de edades más jóvenes que las formaciones Toro Negro y Huayquerías (Tabla 5.13). Sin embargo, al

analizar las frecuencias más altas en ambas formaciones, se observa una marcada concentración de datos entre 10 y 25 kg, aproximadamente (Fig. 5.6A). Al examinar los casos por separado, es evidente que en la Formación Toro Negro la mayor concentración se encuentra entre 11 y 20 kg, coincidiendo con los valores estimados para *Thoatherium* en la bibliografía (Vizcaíno *et al.*, 2010). En contraste, en la Formación Huayquerías, la concentración de datos se desplaza hacia valores más elevados, entre 14 y 26 kg, lo que coincide con los rangos de masa corporal estimados para *Thoatherium* y *Licaphrium* (Vizcaíno *et al.*, 2010; Cassini *et al.*, 2012a,b).

Edad Mamífero	Taxones de Proterotéridos	Masa corporal estimada (kg)	Fuente
			Vizcaíno <i>et al.</i> , 2010
	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	47,49–98,31	Cassini <i>et al.</i> , 2012a,b
			Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012
	<i>Anisolophus australis</i>	36,61	
Santacrucense	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	33,09–50,34	
	<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	29,50	Cassini <i>et al.</i> , 2012a,b
	<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	29,50–43,82	
	<i>Licaphrium floweri</i>	18,14	
	<i>Thoatherium minusculum</i>	15–28	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2010 Croft, 2016
Deseadense a Laventense	<i>Neodolodus colombianus</i>	10	Hoffstetter y Soria, 1986
Huayqueriense a Montehermosense	<i>Diplasiotherium robustum</i>	395	Ortiz-Jaureguizar <i>et al.</i> , 2003 Villafañe <i>et al.</i> , 2006

Tabla 5.13. Resumen de las masas corporales estimadas para algunos taxones de proterotéridos, calculadas con base en restos óseos.

Considerando la monodactilia exhibida por las huellas identificadas bajo el icnotaxón *Okana andina* y su rango de masa corporal estimado, las comparaciones más precisas apuntan a los proterotéridos como los productores más probables, mostrando características observadas en representantes más antiguos que vivieron durante el Mioceno temprano. Según McGrath *et al.* (2020a), tras el pico inicial de diversidad del grupo, los proterotéridos experimentaron un declive progresivo hasta el Pleistoceno tardío, manteniendo un rango de tamaño corporal constante y sin tendencias claras a lo largo de su filogenia. La mayoría de los proterotéridos del Plioceno y Pleistoceno presentaban tamaños similares a los de sus precursores que vivieron durante Mioceno temprano (Villafañe *et al.*, 2006). En este contexto, es razonable proponer que las

huellas monodáctilas asignadas a *Okana andina* fueron producidas por proteroteridos de tamaño mediano con extremidades funcionalmente monodáctilas, morfológicamente similares a los taxones registrados en los afloramientos de Edad Mamífero Santacrucense del sur de América del Sur, particularmente formas como *Thoatherium*, *Licaphrium* o, potencialmente, *Eoauchenia*, el cual es el taxón conocido más próximo documentado en la Formación Toro Negro, aunque no se han realizado estimaciones de masa para esta especie (Fig. 5.6 y Fig. 5.7).

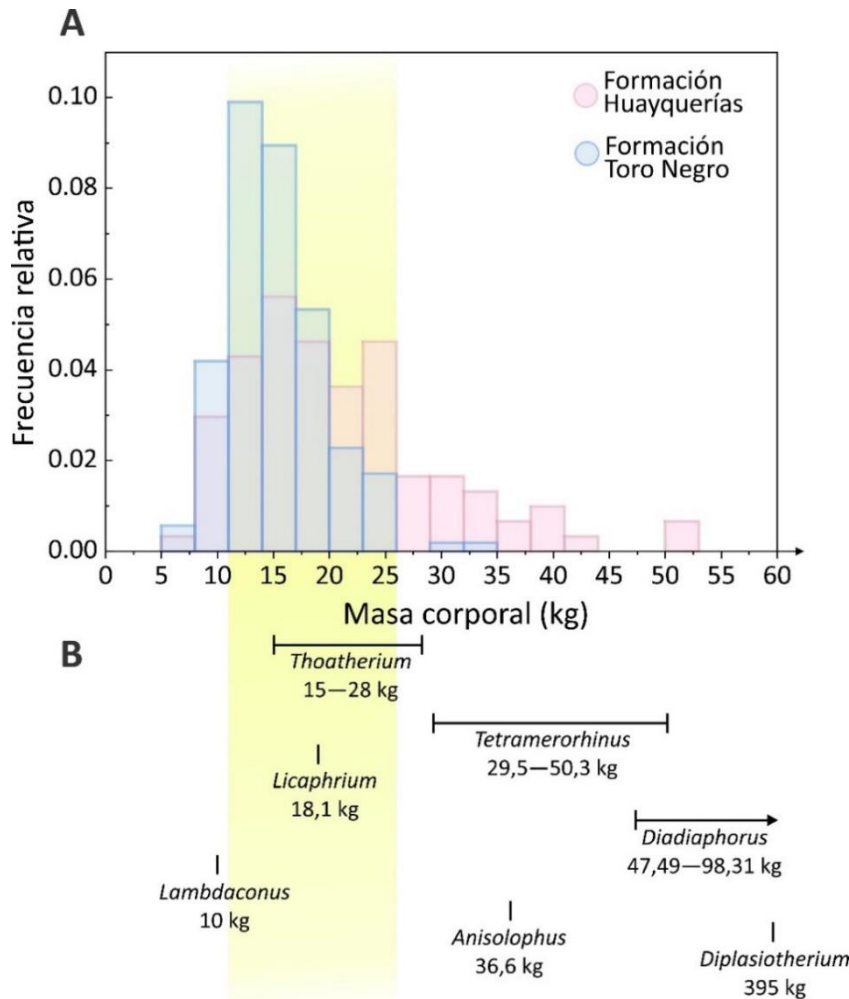
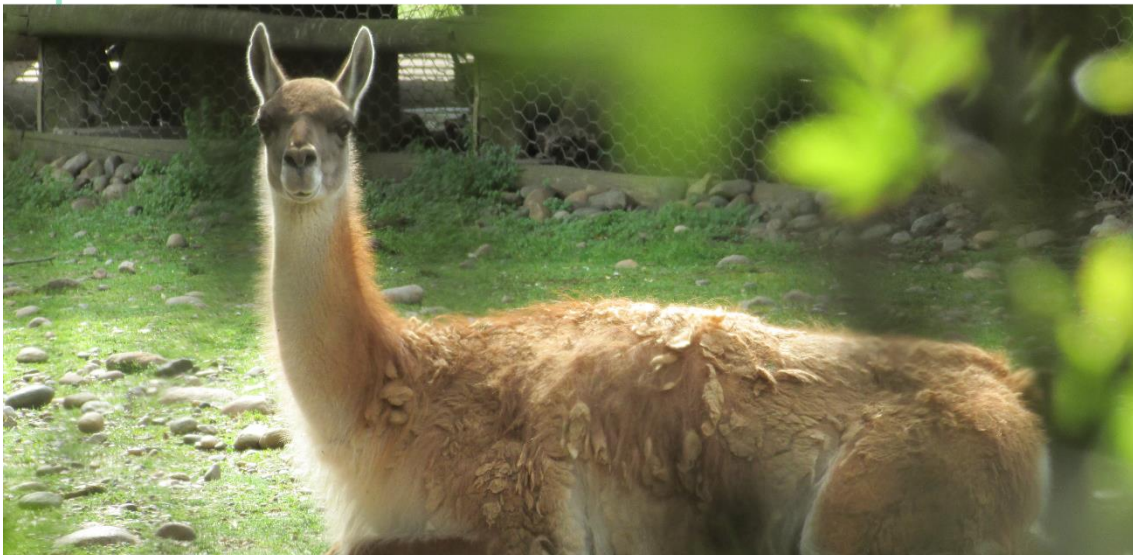


Figura 5.6. Distribución y comparación de la masa corporal en taxones de Proterotheriidae. **A.** Gráfico de distribución de frecuencia que muestra las masas corporales estimadas a partir de huellas fósiles en las formaciones Toro Negro (azul) y Huayquerías (rosa). El eje X representa la masa corporal (kg) y el eje Y indica la frecuencia relativa. **B.** Rangos comparativos de masa corporal para distintos taxones de Proterotheriidae estimados a partir de restos óseos fósiles por otros autores, con el área en tono amarillo indicando la superposición entre los valores de masa corporal calculados a partir de las huellas y aquellos estimados a partir de restos óseos. Tomado y modificado de Vera *et al.* (2025).



Figura 5.7. Reconstrucción de los productores de *Okana andina* en un paisaje fluvial del Mioceno. Ilustración de la autora.



CAPÍTULO 6:
Inferencias locomotoras en
Macraucheniidae

CAPÍTULO 6: INFERENCIAS LOCOMOTORAS EN MACRAUCHENIIDAE

Las rastrilladas fósiles constituyen una fuente de información clave para la reconstrucción de aspectos locomotores en vertebrados extintos, ya que permiten inferir patrones de marcha y estilos de desplazamiento a partir del registro directo de sus movimientos sobre el sustrato (ej.: Alexander, 1976; Renders, 1984; Lallensack y Falkingham, 2022; Polet y Hutchinson, 2022). En Argentina, hasta la fecha se han documentado rastrilladas completas atribuibles a macrauquénidos en las siguientes unidades geológicas del Neógeno, que forman parte los análisis llevados a cabo en esta tesis: las formaciones Vinchina (Vera y Krapovickas, 2022), Rodeo, Chiquimil (Armella *et al.*, 2025) y Andalhuala (Vera *et al.*, 2023b; Vera *et al.*, 2025), así como en la Secuencia Agua Blanca del Sitio Paleontológico de Pehuen Co de edad pleistocena tardía (Aramayo *et al.*, 2015; Feola, 2022).

Con el fin de interpretar los estilos de marcha reflejados en dichas rastrilladas fósiles, se desarrolló un enfoque neoiológico basado en la comparación cuantitativa con huellas de ungulados actuales que presentan un plan corporal análogas. El análisis se centra en el estudio de la organización de las pisadas dentro de las rastrilladas, a partir de comparaciones con especies modernas representativas de diferentes estilos de locomoción generales. En este contexto, *Lama guanicoe* (guanaco) fue utilizado como modelo de desplazamiento ipsilateral (movimiento secuencial de las extremidades del mismo lado del cuerpo) (Fig. 6.1A), mientras que *Equus ferus caballus* (caballo) representa un patrón de marcha contralateral (movimiento con apoyo cruzado entre miembros opuestos) (Fig. 6.1B).

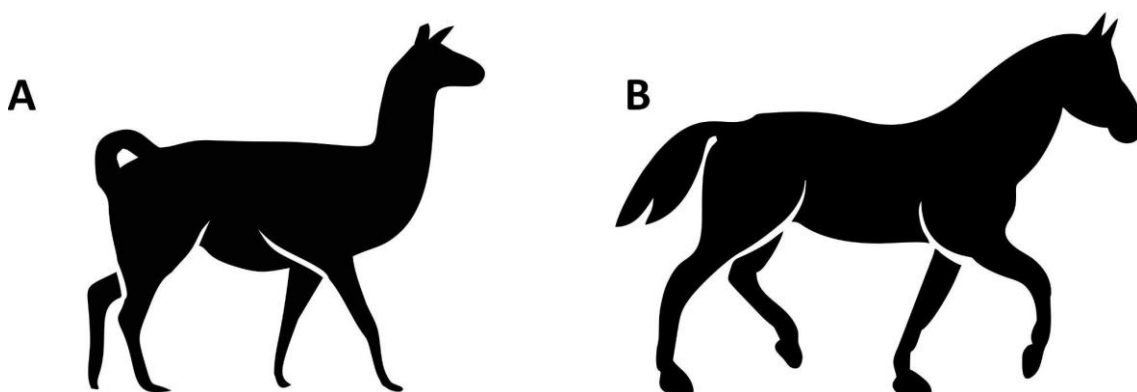


Figura 6.1. Ejemplos de desplazamientos generales. **A.** Caminata ipsilateral, donde el soporte del desplazamiento es sobre las extremidades del mismo lado del cuerpo. **B.** Caminata contralateral, donde el soporte se da en base a miembros diagonales.

6.1. Aportes de la neoiología al estudio de la locomoción

Las huellas y rastrilladas constituyen registros excepcionales que capturan, de forma directa, un momento efímero en la vida de un animal. A través de ellas es posible acceder a aspectos del comportamiento y de la locomoción que difícilmente se

preservan en otros tipos de fósiles (ej.: Renders, 1984; Castanera *et al.*, 2024; Vera *et al.*, 2025). En este sentido, el análisis detallado de sus patrones espaciales permite interpretar los tipos de marcha empleados por los productores al momento de dejar las huellas (ej.: Kienapfel *et al.*, 2014). Sin embargo, esta interpretación no está exenta de dificultades. La variabilidad natural de la locomoción, junto con las limitaciones propias del registro icnológico, como la composición y humedad del sedimento, los tipos de marcha, la superposición de pisadas o el grado de meteorización posterior, puede dificultar la distinción entre estilos de marcha diferentes. En muchos casos, estos estilos generan patrones de pisadas morfológicamente similares (Krapovickas, 2024), lo que representa un desafío a la hora de reconstruir con precisión los estilos locomotores de los animales extintos con posturas cuadrúpedas.

Para abordar estas dificultades, se han desarrollado enfoques cuantitativos que analizan variables como la longitud de los pasos, los ángulos entre ellos y los patrones de superimpresión de pisadas, ya que diferencias en estos parámetros pueden reflejar variaciones en el tipo de marcha (Pfau *et al.*, 2011; Kienapfel *et al.*, 2014; Vincelette, 2021). Un ejemplo clásico que demuestra la utilidad de estas herramientas es el estudio de las rastrilladas atribuidas a *Hipparion* sp. de Christol, 1832 en Laetoli (Tanzania), donde, mediante la comparación con huellas de caballos domésticos, se interpretó qué tipo de marcha usaban estos animales hace 3.5 Ma (Renders, 1984). Asimismo, se ha propuesto que la variación en las estimaciones de la distancia glenoacetabular puede ser útil para discriminar entre estilos de locomoción similares, como el trote y el paso lateral, al menos en el caso de dinosaurios saurópodos (Lallensack y Falkingham, 2022).

En años recientes, la integración de herramientas cuantitativas con enfoques multidisciplinarios ha permitido reconstrucciones aún más detalladas. Un ejemplo destacado es el caso de *Orobates pabsti*, un amniota basal cuya locomoción fue inferida a partir de un enfoque combinado de análisis morfológico, biomecánico y modelado tridimensional y robótico, basado en una correspondencia precisa entre una rastrillada fósil y su supuesto productor (Nyakatura *et al.*, 2019). Este tipo de reconstrucciones, si bien poco replicables de manera sistemática, ilustran el potencial de combinar distintas líneas de evidencia para abordar la locomoción de organismos extintos con un alto grado de resolución.

En este contexto, la neoicnología representa una herramienta clave para la inferencia de aspectos locomotores, paleobiológicos y paleoecológicos, ya que aporta un marco empírico para interpretar la información registrada en las huellas fósiles (Hasiotis *et al.*, 2007). Una de las aplicaciones más frecuentes de la neoicnología es la observación de animales modernos para identificar a los productores de huellas fósiles. Estos estudios suelen correlacionar la morfología de las huellas con la anatomía esquelética de los posibles productores, lo que constituye el método más común para establecer dicha correspondencia (ej.: Smith y Farlow, 2003; Voigt *et al.*, 2007; Krapovickas *et al.*, 2023). Además, numerosos trabajos han abordado los procesos de formación y preservación de huellas fósiles mediante dispositivos experimentales, recurriendo frecuentemente al

uso de análogos actuales como referencia (ej.: Gatesy *et al.*, 1999; Manning, 2004; Milàn y Bromley, 2006; Genise *et al.*, 2009; Platt *et al.*, 2012; Falkingham y Gatesy, 2014). Otros estudios han empleado observaciones detalladas sobre la formación de huellas, su preservación, distribución espacial y propiedades del sedimento en ambientes lacustres salinos, con el fin de evaluar la información paleobiológica, incluido el comportamiento, que puede inferirse a partir de las huellas y rastrilladas fósiles (ej.: Cohen *et al.*, 1993; Scott *et al.*, 2007; Melchor *et al.*, 2012; Melnyk *et al.*, 2022).

Por otro lado, los enfoques experimentales que emplean análogos modernos como *proxies* para estudiar la locomoción animal desde una perspectiva icnológica han sido escasamente desarrollados, a pesar de la amplia disponibilidad de investigaciones sobre locomoción (Krapovickas, 2024). La mayoría de estos estudios no incorpora los patrones de las rastrilladas generadas tras el desplazamiento, lo que limita la posibilidad de correlacionar los parámetros temporales de la marcha con los patrones espaciales registrados en el sustrato (Jenkins, 1971; Pfau *et al.*, 2011). En este contexto, la implementación de experimentos diseñados bajo un marco conceptual controlado que contemple la disponibilidad de recursos, la estandarización de variables y la replicabilidad de las condiciones con animales actuales constituye una herramienta valiosa para fortalecer las interpretaciones paleobiológicas a partir del registro icnológico. Múltiples ensayos se hicieron con la intención de comprender en profundidad la morfología de pisadas resultantes bajo determinadas condiciones de sustrato o preservacionales (ej.: Milàn y Bromley, 2006; Davis *et al.*, 2007). Hasta el momento, son escasos los estudios experimentales en tetrápodos que integran observaciones neoicnológicas con un seguimiento sistemático del animal productor, con el objetivo de establecer una relación directa entre las características morfológicas de las rastrilladas y los parámetros locomotores del organismo (ej.: Diedrich, 2005; Platt *et al.*, 2012; Falk *et al.*, 2017). Este tipo de estudios también se realizan habitualmente en ambientes naturales, donde pueden ofrecer ventajas desde una perspectiva paleoecológica, donde las huellas se generan bajo condiciones ambientales reales, de modo que el registro resultante refleja la interacción entre factores biológicos y fisicoquímicos involucrados en su formación y preservación (ej.: Scott *et al.*, 2007; Marty *et al.*, 2009; Melchor *et al.*, 2012).

En particular, dado que los macraquénidos no poseen representantes vivos (Buckley, 2015; Welker *et al.*, 2015; Westbury *et al.*, 2017; Lobo *et al.*, 2024), el estudio de sus estilos de marcha requiere el uso de modelos análogos basados en especies morfológicamente similares. Actualmente, la familia Camelidae se conforma por los géneros *Camelus* Linnaeus, 1758, *Lama* y *Vicugna* Lesson, 1842 y si bien presentan una historia evolutiva muy distinta a la de los macraquénidos, ambos grupos poseen importantes similitudes en términos de morfología corporal como extremidades elongadas, postura erecta y reducción digital, hábitos y hábitos alimentarios, entre otros, haciendo que puedan considerarse a los camélidos como un modelo análogo para evaluar hipótesis sobre la paleobiología de esta fauna extinta. Por otro lado, la familia Equidae está conformada por un único género, *Equus*, que también posee una

historia evolutiva diferente a la de los camélidos y macrauquénidos, sin embargo, las características corporales también pueden ser comparables.

Comúnmente, se asume que los miembros actuales de la familia Camelidae poseen la capacidad natural de marchar ipsilateralmente (paso o ambladura, o *pace* en inglés) (es decir, mover los miembros del mismo lado del cuerpo en una secuencia casi sincrónica) y que prefieren este patrón de apoyo por sobre otros, especialmente a velocidades bajas o moderadas (Webb, 1972; Hildebrand, 1976; Fowler, 1998; Janis *et al.*, 2002). Incluso se ha vinculado el éxito adaptativo de los camélidos con esta forma de locomoción y su asociación con hábitats abiertos (Webb, 1972). No obstante, esta hipótesis ha sido cuestionada por Dagg (1974), quien argumentó que sólo los camellos emplean rutinariamente el paso. En esta línea, mediante evidencias empíricas se ha observado que las alpacas no emplean el paso, lo que refuerza la idea de que esta forma de marcha no es universal ni ancestral dentro del grupo (Pfau *et al.*, 2011). A diferencia de los camélidos, los équidos presentan estilos locomotores más complejos y diversos, los cuales varían en función tanto de las características naturales de cada especie como de las modificaciones derivadas de la domesticación (Hildebrand, 1965, 1976; Hoyt y Taylor, 1981; Robilliard *et al.*, 2007).

6.2. Estilos de marcha

Durante la locomoción, puede darse una repetición cíclica o rítmica de una misma secuencia de movimientos que permiten el desplazamiento del animal. Sin embargo, la locomoción también puede ser acíclica, como en los saltos (Hildebrand y Goslow, 2004). En ambos casos, y en particular en los tetrápodos que se desplazan en medios terrestres, las secuencias de apoyo de las extremidades definen los estilos de marcha (Vizcaíno *et al.*, 2016, 2024, y referencias allí citadas).

En general, las marchas se consideran patrones discretos de apoyo de las extremidades y se clasifican en simétricas o asimétricas, según la secuencia y sincronía de los apoyos (Hildebrand, 1965, 1976, 1989). Cada tipo de marcha recibe una denominación específica de acuerdo con el patrón de apoyo que la caracteriza y la velocidad alcanzada, el cual puede ser natural o influido por la domesticación en especies domesticadas.

Marchas simétricas

En las marchas simétricas, como la marcha de secuencia lateral (*lateral sequence walk*), la marcha de secuencia diagonal (*diagonal sequence walk*), el trote (*trot*) y el paso o ambladura (*pace*), entre otras, cada extremidad en bípedos, o cada par de miembros anteriores o posteriores en cuadrúpedos, se utiliza de manera equivalente, con una cinética similar (duración de la fase de apoyo, duración de la fase de vuelo, ángulo de oscilación) (Hildebrand, 1989). En estos casos, los contactos de los miembros izquierdos y derechos con el suelo ocurren a intervalos regulares (Vizcaíno *et al.*, 2016, 2024).

Las pisadas de los pares de manos o pies están espaciadas de forma uniforme en el tiempo, y la proporción de la duración de la zancada durante la cual un miembro permanece en contacto con el sustrato se denomina factor de apoyo o seguridad (*duty factor*; Alexander, 1984). En este tipo de marcha, los miembros de cada par (anterior y posterior) se mueven con una fase de 0,50, lo que indica que sus apoyos están separados por la mitad del intervalo de zancada, es decir, ocurren a intervalos temporales regulares (Alexander, 1984). Se llama simétrica porque al trazar una línea en el tiempo, los movimientos de izquierda y derecha son el espejo uno del otro.

Marchas asimétricas

A diferencia de las marchas simétricas, en las marchas asimétricas las extremidades se utilizan de manera diferenciada, generando fuerzas distintas, y los contactos de los pies con el sustrato no ocurren a intervalos regulares en el tiempo. Ejemplos típicos de este tipo de marcha en cuadrúpedos son el medio galope (*canter* o *transverse gallop*), el galope completo (*rotary gallop*) y el salto ligado (*bound*) (Hildebrand, 1989). El patrón no es un espejo entre los lados derecho e izquierdo, y puede haber secuencias más rápidas de apoyo y suspensión.

En estas marchas, los miembros anteriores presentan una fase más próxima entre sí que con los posteriores, y viceversa. Es decir, los apoyos no están espaciados de forma equidistante en el tiempo. Cuando un par de miembros se aproxima al sustrato, el miembro anterior (*leading limb*) siempre toma contacto después, pero lo hace por delante del miembro posterior (*trailing limb*).

Las marchas asimétricas pueden ser menos estables que las simétricas, pero se caracterizan por incluir una fase aérea (suspensión), durante la cual ningún miembro está en contacto con el suelo. En ese momento, el factor de apoyo (o de seguridad) equivale a 0. Esta fase permite incrementar significativamente la longitud de la zancada (Hildebrand, 1989; Vizcaíno *et al.*, 2016).

6.3. Estilos de marcha en *Lama guanicoe*

Con el objetivo de reconocer los estilos de marcha empleados por camélidos sudamericanos y establecer comparaciones funcionales con rastrilladas fósiles atribuidas a macrauquénidos, se llevaron a cabo observaciones sistemáticas sobre un grupo de ocho hembras adultas de guanaco (*Lama guanicoe*) que habita en el Bioparque Temaikén, en condiciones de cautiverio, pero con espacio suficiente para desplazarse libremente, incluso a velocidad de carrera.

Se implementó un protocolo experimental no invasivo que consistió en el registro fílmico de su locomoción durante múltiples jornadas distribuidas a lo largo de tres meses (ver Capítulo 2). Los animales fueron inducidos a caminar de forma libre y voluntaria, uno a la vez, sobre una superficie especialmente seleccionada y acondicionada, con control de variables como humedad, limpieza y tamaño de grano. Cada sesión involucró a un solo individuo, con el fin de evitar interferencias entre animales y asegurar la claridad en el registro de las rastrilladas generadas.

Dado que los guanacos son animales gregarios que forman grupos sociales estables (Aba *et al.*, 2010), el diseño experimental se orientó a minimizar las perturbaciones asociadas al aislamiento. Asimismo, se procuró reducir el estrés mediante una presencia discreta del personal y el emplazamiento cuidadosamente planificado de las cámaras, de modo de favorecer un comportamiento lo más natural posible (ver Capítulo 2).

Los camélidos sudamericanos presentan distintos tipos de marcha, entre los que se incluyen la caminata (*walk*), el trote (*trot*), el galope (*gallop*) y el *stot* o *pronk*. Sin embargo, se distinguen del resto de los mamíferos por emplear de forma natural la ambladura o *pace* como patrón locomotor principal (Janis *et al.*, 2002; Aba *et al.*, 2010; Pfau *et al.*, 2011). Este tipo de marcha impide que las extremidades ipsilaterales interfieran entre sí durante el desplazamiento a mayor velocidad, lo que permite una zancada más extensa y, en consecuencia, un modo de locomoción más rápido y eficiente que el trote (Janis *et al.*, 2002).

En estas especies pueden distinguirse tres tipos de paso: paso lento, en la que el animal puede mantener contacto con las cuatro extremidades durante una parte del ciclo de marcha; paso medio, en la que el apoyo se limita a dos extremidades por vez; y paso rápido, en la que existen momentos en los que ninguna extremidad está en contacto con el sustrato (Janis *et al.*, 2002). Aunque el paso representa la marcha más adaptada para el desplazamiento en hábitats abiertos y planos, presenta dos desventajas principales: una menor estabilidad lateral y una maniobrabilidad reducida. Compensando estas limitaciones, los camélidos sudamericanos han desarrollado una serie de adaptaciones anatómicas también asociadas al desplazamiento sobre sustratos arenosos: la longitud de los miembros, pies anchos con dígitos separados, ligamentos robustos que refuerzan la estructura del pie, disposición de las extremidades próximas a la línea media del cuerpo, y una posición baja y adelantada del cuello. El peso del cuello y la cabeza contribuye a contrarrestar el movimiento oscilante lateral del cuerpo durante el *pace*, favoreciendo así la estabilidad postural durante el desplazamiento (Fowler, 1998; Janis *et al.*, 2002; Aba *et al.*, 2010).

Existe una amplia literatura centrada en aspectos veterinarios, en el uso por parte del humano, así como en la biología y las características locomotoras de las especies domesticadas o domesticables de camélidos, como camellos, alpacas y llamas (Webb, 1972; Dagg, 1974; Fowler, 1998; Van der Sluijs *et al.*, 2010; Clemente *et al.*, 2020). Sin embargo, los estudios específicos sobre guanacos, una especie silvestre, son comparativamente escasos. Se asume que los guanacos exhiben un patrón locomotor característico de los camélidos. Se ha planteado la hipótesis de que tanto guanacos como llamas presentan un comportamiento locomotor similar al de las alpacas y llamas, prefiriendo una marcha de secuencia lateral a velocidades bajas y medias (Aba *et al.*, 2010; Pfau *et al.*, 2011).

Las observaciones sistemáticas realizadas durante el desarrollo de esta tesis permitieron registrar que, al menos en el contexto experimental bajo condiciones controladas de cautiverio, los individuos analizados emplean una marcha simétrica con

un patrón predominantemente ipsilateral. Este estilo de marcha, caracterizado por el movimiento coordinado de las extremidades del mismo lado del cuerpo, se manifestó principalmente durante desplazamientos a baja velocidad, lo que sugiere que marchas del tipo *pace* constituyen la forma locomotora habitual de la especie en este tipo de entorno (ver Sección 6.3.1).

Cuando los guanacos incrementaron su velocidad, especialmente al intentar regresar al recinto donde se encontraba el resto del grupo, se observó una transición hacia patrones locomotores más rápidos. Durante carreras a velocidad media, considerando que los guanacos pueden alcanzar velocidades significativamente mayores, los individuos adoptaron una marcha asimétrica, conocida como medio galope o *canter* (ver Sección 6.3.2). Este tipo de marcha se caracteriza por el movimiento coordinado de extremidades contralaterales en diagonal que se apoyan el suelo al mismo tiempo (por ejemplo, el miembro anterior derecho junto con el posterior izquierdo, y viceversa), seguido por el apoyo de un miembro anterior y seguido por una fase de suspensión. El medio galope presenta tres apoyos diferenciados por zancada y se sitúa, en términos de velocidad, entre el trote y el galope completo. Debido a las limitaciones impuestas por el diseño experimental, particularmente el espacio disponible para las observaciones no fue posible registrar desplazamientos a velocidades máximas.

6.3.1. Rastrilladas producidas durante el paso

En la literatura especializada, la descripción de los distintos tipos de marcha se basa principalmente en la variación de la secuencia de apoyo de las extremidades (*footfall sequence*) a lo largo del tiempo. Por otro lado, las rastrilladas registran la distribución espacial de las pisadas, mientras que el tiempo constituye un factor desconocido. Una de las diferencias entre el trote y el *pace* se manifiesta justamente en el patrón espacial de los apoyos (Kienapfel *et al.*, 2014). El paso es un tipo de marcha simétrica que tiene un ritmo de dos tiempos (dos “golpes” por ciclo, en inglés *2-beat rhythm*), similar al trote, pero con apoyos laterales en lugar de diagonales.

En el grupo de guanacos analizado en esta tesis, la secuencia general de apoyos observada indica que los miembros del mismo lado del cuerpo (miembros laterales) se despegan del suelo y avanzan casi simultáneamente. En algunas ocasiones, ambos miembros laterales aterrizan al mismo tiempo, configurando un ritmo de dos tiempos. En estos casos, la secuencia de apoyos es la siguiente (Fig. 6.2):

- pie izquierdo + mano izquierda (primer tiempo)
- pie derecho + mano derecha (segundo tiempo)

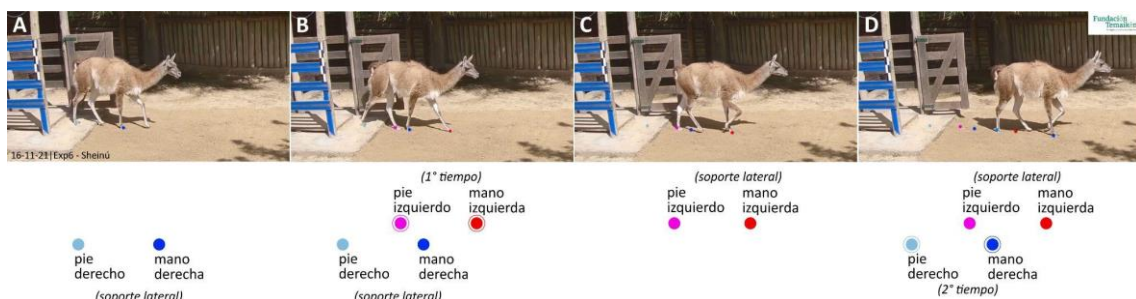


Figura 6.2. Secuencia de apoyos durante el paso en guanacos a un ritmo de dos tiempos. **A.** Avance de los miembros laterales izquierdos en simultáneo, mientras los miembros derechos se mantienen en el suelo como soporte. **B.** Miembros izquierdos aterrizando en el sustrato y realizando el primer “golpe”. **C.** Despegue y avance de los miembros laterales derechos, mientras los izquierdos funcionan de soporte. **D.** Miembros derechos realizan el segundo “golpe” en el suelo, mientras que el par ipsilateral izquierdo comienza el despegue y avance.

Sin embargo, cuando el desplazamiento ocurre a una velocidad ligeramente mayor, los apoyos no son completamente simultáneos: el miembro posterior toca el suelo justo apenas antes que el anterior, lo que genera una marcha de cuatro tiempos (cuatro “golpes” por ciclo, en inglés *4-beat rhythm*), conocida como paso a cuatro tiempos o *stepping pace* (Vincelette, 2022). La secuencia de apoyos es (Fig. 6.3):

- pie izquierdo (primer tiempo)
- mano izquierda (segundo tiempo)
- pie derecho (tercer tiempo)
- mano derecha (cuarto tiempo)

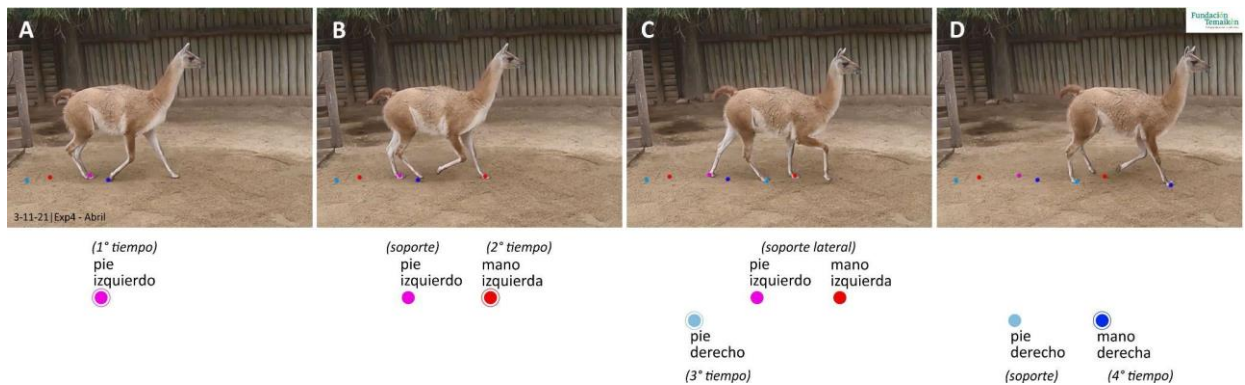


Figura 6.3. Secuencia de apoyos durante el paso a cuatro tiempos en guanacos a un ritmo de cuatro tiempos. **A.** Primer “golpe” dado por el pie izquierdo. **B.** Aterrizaje de mano izquierda, que completa el apoyo del par ipsilateral. **C.** El miembro posterior derecho realiza el tercer “golpe” en el suelo, mientras que el par ipsilateral izquierdo funciona de soporte lateral, y comienza el despegue. **D.** Último apoyo dado por la mano derecha, mientras el pie derecho funciona de soporte y el par ipsilateral izquierdo comienza el avance.

En relación con las rastrilladas generadas por las secuencias de apoyo registradas durante el paso o paso a cuatro tiempos, se observan rastrilladas estrechas en las que los pares ipsilaterales forman filas aproximadamente paralelas (Fig. 6.4). Las huellas se disponen en conjuntos (*sets*), aunque no corresponden a pares mano-pie del mismo lado. Por el contrario, las huellas más próximas entre sí corresponden a combinaciones cruzadas: mano derecha con pie izquierdo, y mano izquierda con pie derecho. Dentro de cada *set*, la huella de la mano se ubica sistemáticamente por delante de la del pie. Además, no se registró superposición entre pisadas, y la distancia entre huellas se mantiene prácticamente constante, siendo ligeramente menor dentro de cada *set*.

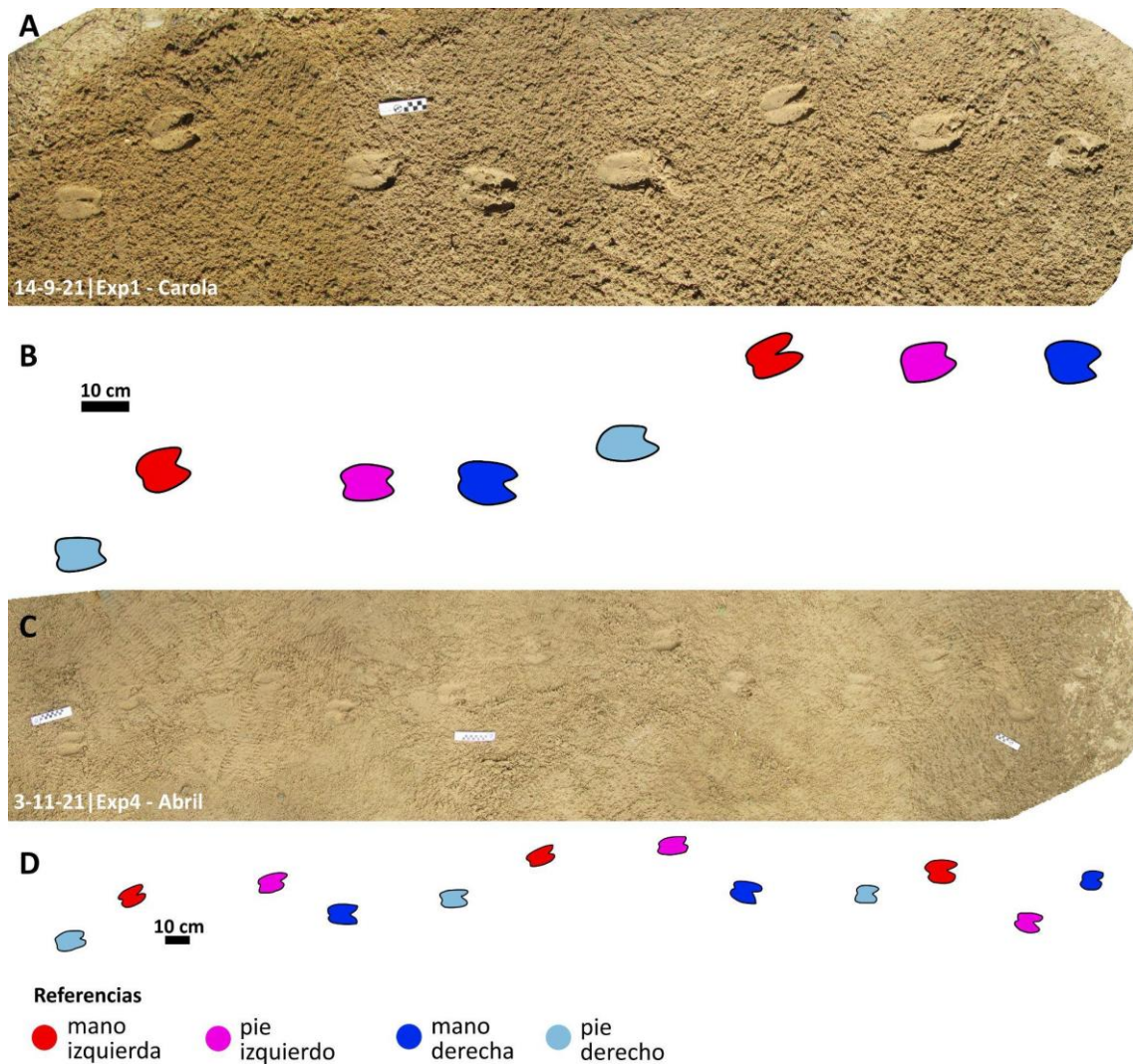


Figura 6.4. Ejemplos de ortofotos obtenidas mediante fotogrametría de rastrilladas producidas por guanacos durante las experiencias neocnológicas, realizadas sobre un sustrato de arena fina humedecida. **A.** Ortofoto de una rastrillada generada durante una marcha tipo paso. **B.** Dibujo esquemático correspondiente a las pisadas. **C.** Ortofoto de una rastrillada generada durante una marcha tipo paso a cuatro tiempos. **D.** Dibujo esquemático correspondiente a las pisadas.

6.3.2. Rastrilladas producidas durante el medio galope

El medio galope es una marcha asimétrica caracterizada por un ritmo de tres tiempos (tres “golpes” por ciclo, en inglés *3-beat rhythm*), en la que se suceden tres apoyos secuenciales por ciclo. Se distingue por un movimiento oscilante, acompañado de una serie de rebotes y una fase de suspensión durante la cual ninguna extremidad está en contacto con el suelo. Durante esta marcha, el animal puede llevar guía derecha o izquierda, dependiendo de cuál extremidad sea la última en despegar del suelo y, por ende, lidere el movimiento. Se reconocen tres variantes del medio galope, asociadas a diferentes rangos de velocidad (baja, normal y alta; Kienapfel *et al.*, 2014), y a medida que la velocidad aumenta, se incrementan las distancias entre todas las pisadas.

El medio galope registrado en el grupo de guanacos analizado en esta tesis ocurre a velocidades bajas a normales (no se registraron a velocidades máximas) y presenta una

secuencia de apoyos característica. En esta, una extremidad posterior inicia el movimiento, seguida por el avance secuencial del resto de las extremidades, culminando en una fase de suspensión. La secuencia general de apoyos observada para el caso de guía izquierda es la siguiente (en el caso de guía derecha, el patrón se invierte, Fig. 6.5):

- pie derecho (primer tiempo)
- pie izquierdo + mano derecha (segundo tiempo)
- mano izquierda (tercer tiempo)
- fase de suspensión

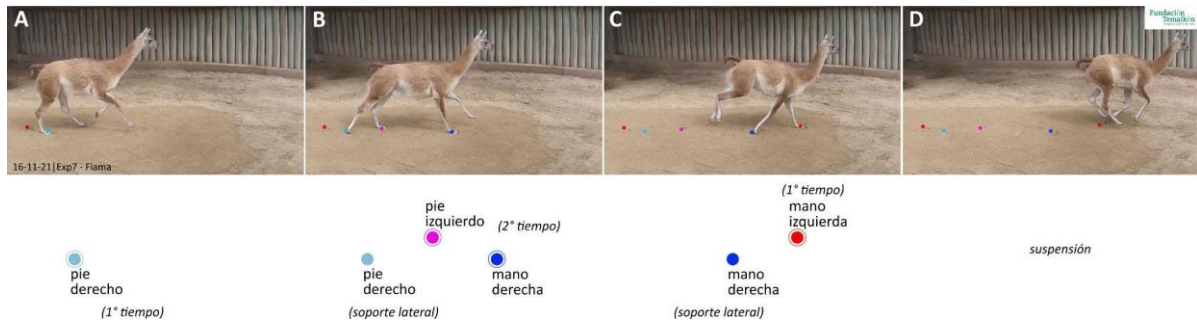


Figura 6.5. Secuencia de apoyos durante el medio galope en guanacos a un ritmo de tres tiempos. **A.** Pie derecho marcando el primer “golpe” del ciclo. **B.** El miembro posterior derecho constituye un soporte lateral, mientras el par contralateral (pie izquierdo + mano derecha) aterrizan en el suelo y dan el segundo “golpe”. A continuación, se establece un soporte de tres apoyos muy breve. **C.** La mano izquierda aterriza en el suelo (tercer “golpe”) mientras los miembros posteriores se elevan y la mano derecha funciona de soporte lateral. **D.** Luego del impulso ejecutado por la mano izquierda, ocurre la fase de suspensión.

El patrón de huellas en las rastrilladas producidas durante un medio galope difiere significativamente del observado en el *pace*, y varía en función de la velocidad, lo que afecta el patrón y la separación entre las impresiones (Kienapfel *et al.*, 2014). En términos generales, las huellas se disponen en *sets* que alternan entre dos configuraciones: un *set* con huellas próximas y otro con huellas distantes (Fig. 6.6).

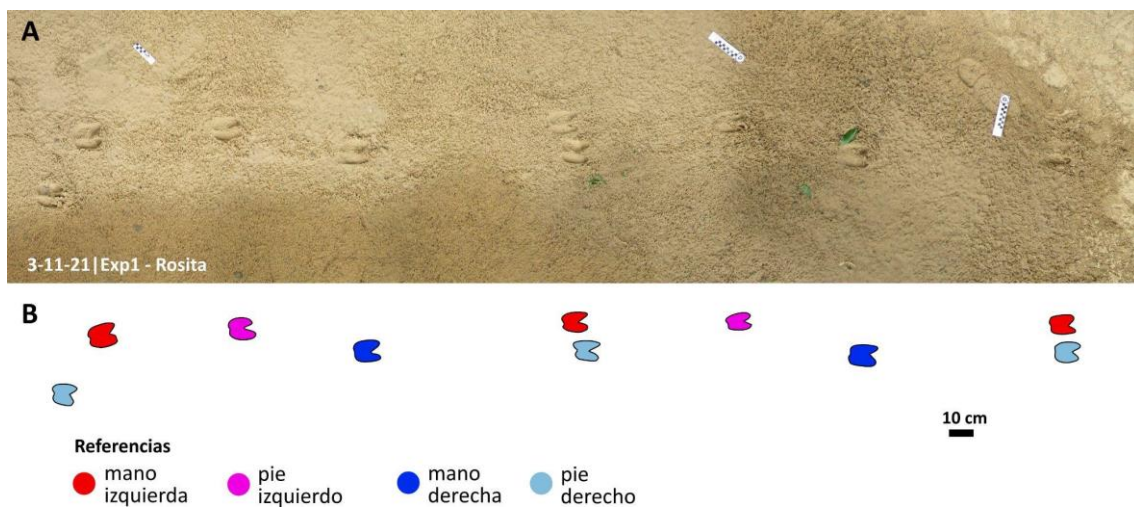


Figura 6.6. Ejemplo de las ortofotos obtenidas mediante fotogrametría de rastrilladas producidas por guanacos durante las experiencias neocinológicas, realizadas sobre un sustrato de arena fina humedecida. **A.** Ortofoto de una rastrillada generada durante una marcha tipo medio galope. **B.** Dibujo esquemático correspondiente a las pisadas.

Los *sets* de huellas próximas corresponden a impresiones de extremidades contralaterales, en los cuales la extremidad posterior precede a la anterior en la rastrillada. En contraste, los *sets* de huellas distantes también incluyen extremidades contralaterales, pero con la impresión de la extremidad anterior por delante respecto de la posterior.

A velocidades bajas del medio galope, las distancias entre las huellas, tanto en los *sets* próximos como en los distantes, tienden a ser menores. Sin embargo, con el incremento de la velocidad, se observa una reducción en la separación entre las huellas de los *sets* próximos, mientras que las distancias en los *sets* distantes se mantienen constantes o aumentan.

6.4. Estilos de marcha en *Equus ferus caballus*

Con el objetivo de contar con un modelo de marcha contrastante respecto al estilo tipo *pace* observado en camélidos, se amplió el análisis mediante la incorporación de observaciones en caballos domésticos. Para ello, se trabajó con dos ejemplares alojados en el Hípico de San Isidro. El procedimiento se llevó a cabo siguiendo la misma metodología aplicada en los guanacos, con la salvedad de que resultó más sencillo, dado que los caballos no requirieron un período de entrenamiento previo. En cada sesión, un cuidador guió al animal a través del sustrato, induciendo tanto la marcha como la carrera. Cada ensayo se realizó con un solo individuo por vez, a fin de evitar interferencias entre animales y asegurar la nitidez del registro de las rastrilladas generadas (ver Capítulo 2).

Entre los mamíferos, los caballos se destacan por la notable diversidad de sus patrones locomotores. Esta variedad de marchas y su temperamento dócil, favoreció su temprana domesticación con fines de monta y acarreo (Levine, 2005). Además, en la actualidad, los caballos tienen una participación central en diversas disciplinas deportivas, como la doma, el salto y las carreras.

La elección del tipo de marcha responde a múltiples factores funcionales, como la necesidad de estabilidad, equilibrio, maniobrabilidad, eficiencia energética y velocidad, todo ello condicionado por la configuración anatómica del animal. Además, los caballos ajustan sus patrones locomotores según las características del sustrato (Renders y Vincelette, 2023). A las marchas denominadas naturales con un patrón diagonal estándar como la caminata, el trote, el paso y el paso a cuatro tiempos, se suman otras marchas consideradas artificiales, propias de ciertas razas de caballos seleccionadas específicamente para realizarlas. Estas marchas se caracterizan por una coordinación lateral de las extremidades e incluyen variantes como la andadura *fox trot*, el trote largo (*running walk*) y el *rack* (Hildebrand, 1965; Robilliard *et al.*, 2007). No sólo resultan eficientes desde el punto de vista biomecánico, sino que además permiten un

desplazamiento suave para el jinete y ofrecen ventajas en términos de estabilidad postural, especialmente sobre sustratos irregulares o poco firmes.

Las observaciones realizadas durante este estudio permitieron registrar que los individuos analizados emplean una marcha simétrica con un patrón predominantemente contralateral. Este estilo de locomoción, caracterizado por el movimiento coordinado de extremidades ubicadas en lados opuestos del cuerpo, se utilizó principalmente durante desplazamientos a baja velocidad. En este contexto, la marcha contralateral parece constituir la forma locomotora habitual en los caballos observados. Se basa en el avance simultáneo de los pares diagonales de extremidades, es decir, una extremidad anterior y su opuesta posterior avanzan al mismo tiempo mientras las otras dos impulsan el cuerpo hacia adelante. A velocidades superiores, inducidas por el cuidador, se observó que los caballos adoptan una marcha simétrica conocida como trote, donde cada par de miembros diagonales golpea el suelo en intervalos separados e intercalados por una fase de suspensión. Dadas las limitaciones del diseño experimental, no se registraron marchas asociadas a velocidades mayores.

6.4.1. Rastrilladas producidas durante la caminata

La caminata es la marcha más común tanto en caballos como en la mayoría de los mamíferos. Se trata de una marcha simétrica, de cuatro tiempos, llevada a cabo a baja velocidad. Se caracteriza por la secuencia de cuatro apoyos por ciclo, con intervalos levemente desfasados, de modo que siempre hay al menos dos o tres extremidades en contacto con el suelo. Durante la caminata, los miembros posteriores se alternan en el apoyo, reemplazando a los anteriores del mismo lado, y luego se repite el patrón en el lado opuesto. En el momento de transición entre un apoyo y otro, el animal queda brevemente sustentado sobre sólo dos extremidades.

En el conjunto de caballos analizado en esta tesis, la secuencia general de apoyos observada muestra que los miembros ubicados en lados opuestos del cuerpo (miembros contralaterales) se despegan del suelo y avanzan casi simultáneamente, aunque el contacto con el sustrato ocurre en tiempos levemente desfasados, manteniendo un ritmo de cuatro tiempos. En este experimento se emplearon dos caballos de distinto tamaño corporal (ver Capítulo 2), y en ambos casos se registró la misma secuencia de apoyos. La secuencia típica fue la siguiente (Fig. 6.7):

- pie izquierdo (primer tiempo)
- mano izquierda (segundo tiempo)
- pie derecho (tercer tiempo)
- mano derecha (cuarto tiempo)

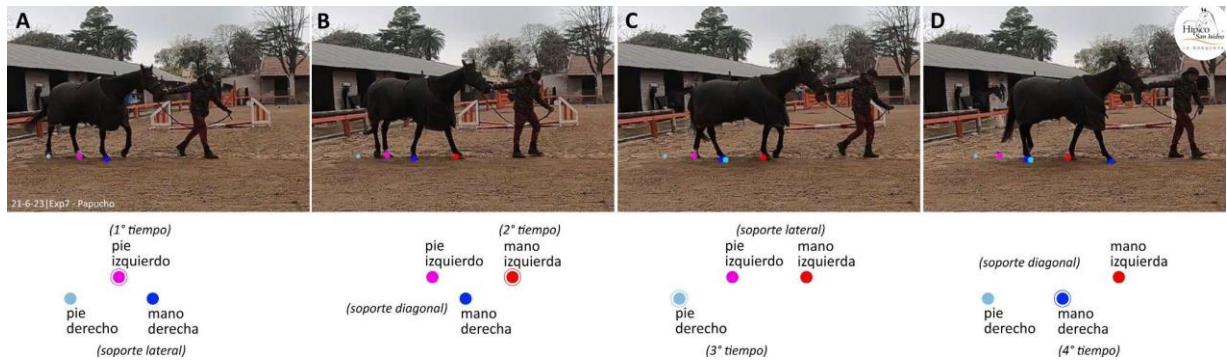


Figura 6.7. Secuencia de apoyos durante la caminata en caballos a un ritmo de cuatro tiempos.

A. Pie izquierdo marcando el primer “golpe” del ciclo, mientras el par ipsilateral derecho funciona de soporte. **B.** El miembro anterior izquierdo realiza el segundo “golpe”, mientras el par contralateral (pie izquierdo + mano derecha) funcionan de soporte diagonal y el pie derecho se eleva. **C.** El pie derecho aterriza en el suelo (tercer “golpe”) mientras el par ipsilateral izquierdo funciona de soporte lateral y la mano derecha se eleva. **D.** La mano derecha aterriza mientras el pie izquierdo se eleva, y el par contralateral (pie derecho + mano derecha) cumple el rol de soporte diagonal.

Con respecto a las rastrilladas generadas por las secuencias de apoyo registradas durante la caminata en caballos, se observaron rastrilladas estrechas, organizadas en *sets* mano-pie claramente distinguibles y espaciados entre sí (Fig. 6.8). Las huellas que integran cada *set* corresponden a la mano y el pie del mismo lado del cuerpo (par ipsilateral). En este tipo de marcha, se reconocen ciertas variantes en el patrón de pisadas que dependen del tamaño corporal del animal y de la longitud del paso, la cual, a su vez, se encuentra influenciada tanto por el tamaño como por la velocidad de desplazamiento (Kienapfel *et al.*, 2014).

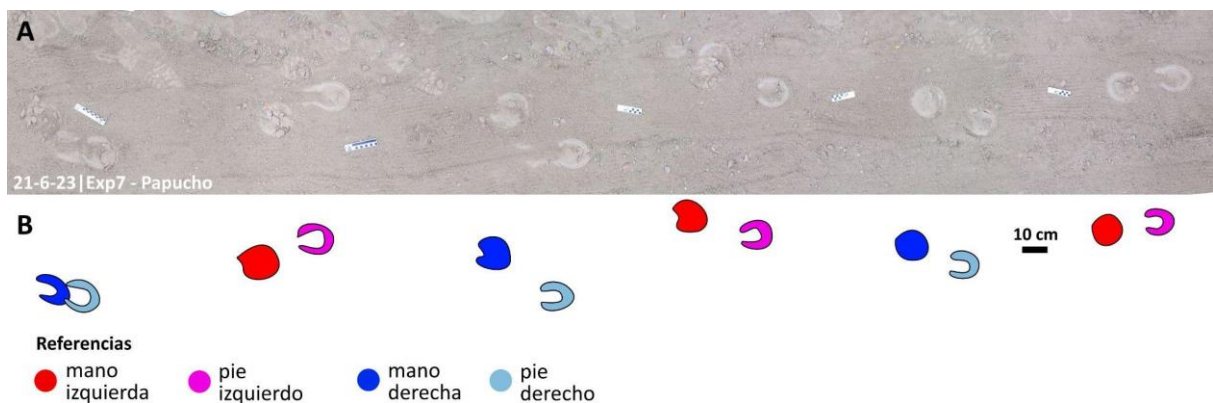


Figura 6.8. Ejemplo de las ortofotos obtenidas mediante fotogrametría de rastrilladas producidas por los caballos durante las experiencias neocnológicas, realizadas sobre un sustrato de arena fina. **A.** Ortofoto de una rastrillada generada durante la caminata. **B.** Dibujo esquemático correspondiente a las pisadas.

En el caso analizado, las rastrilladas generadas durante la caminata por el caballo de menor tamaño se caracterizan por presentar *sets* mano-pie donde la impresión del pie se ubica ligeramente por delante de la impresión de la mano. Sin embargo, ambas se

ubican en una posición muy próxima, y en muchos casos la impresión del pie cubre total o parcialmente la de la mano (*capping*; Thompson *et al.*, 2007).

Por otro lado, el caballo de mayor tamaño generó, durante la caminata, rastrilladas de disposición similar al caso anterior, pero con una configuración más consistente. Los *sets* mano-pie se presentan con impresiones claramente separadas y sin superposición. En todas las rastrilladas registradas, la impresión del pie se encuentra en posición adelantada con respecto a la de la mano (*overstepping*; Thompson *et al.*, 2007).

6.4.2. Rastrilladas producidas durante el trote

El trote es una marcha simétrica y rápida, caracterizada por un ritmo de dos tiempos. Se define por una secuencia de dos apoyos por ciclo, en la cual cada par de miembros contralaterales (es decir, mano y pie opuestos) toca el suelo de forma simultánea, seguido de un período de suspensión. En este tipo de marcha, en todo momento hay dos o ningún miembro en contacto con el suelo.

De los caballos utilizados en este estudio, sólo el ejemplar de menor tamaño corporal empleó el trote para desplazarse sobre el sustrato. La secuencia general de apoyos observada indica que los miembros contralaterales se despegan del suelo y avanzan simultáneamente, y que el contacto con el sustrato ocurre de manera simultánea, a un ritmo de dos tiempos. La secuencia típica registrada fue la siguiente (Fig. 6.9):

- pie izquierdo + mano derecha (primer tiempo)
- fase de suspensión
- pie derecho + mano izquierda (segundo tiempo)
- fase de suspensión

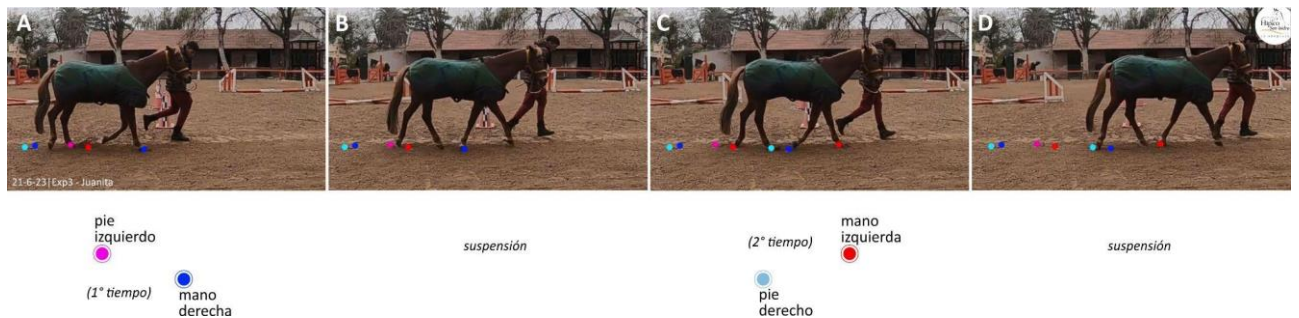


Figura 6.9. Secuencia de apoyos durante el trote en caballos a un ritmo de dos tiempos. **A.** Un par contralateral (pie izquierdo y mano derecha) hacen el primer “golpe” de forma simultánea. **B.** Luego del impulso ejecutado, ocurre una breve fase de suspensión. **C.** El par contralateral (pie derecho y mano izquierda) opuesto se apoyan en el sustrato dando el segundo “golpe” **D.** Ocurre una segunda fase de suspensión breve.

Con respecto a las rastrilladas generadas por las secuencias de apoyo registradas durante el trote, se observaron rastrilladas estrechas, organizadas en *sets* mano-pie claramente distinguibles y espaciados entre sí (Fig. 6.10). Las huellas que conforman cada *set* corresponden a la mano y el pie al par ipsilateral del cuerpo del individuo.

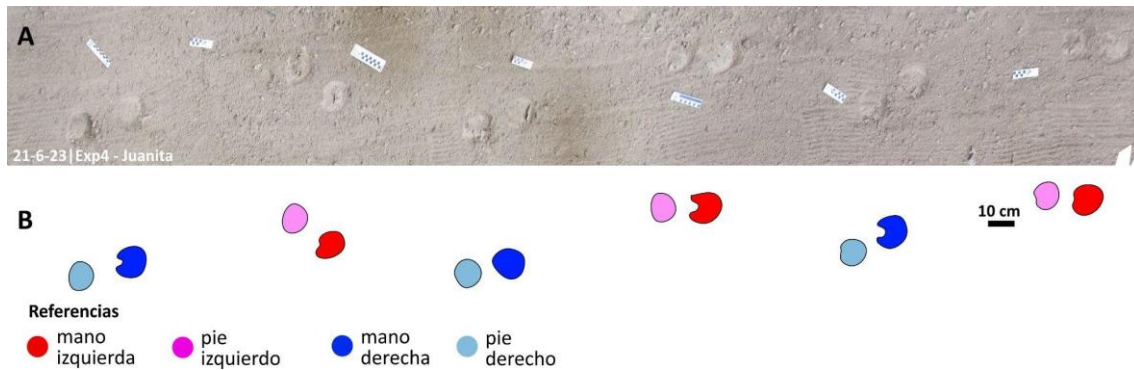


Figura 6.10. Ejemplo de las ortofotos obtenidas mediante fotogrametría de rastrilladas producidas por los caballos durante las experiencias neocnológicas, realizadas sobre un sustrato de arena fina. **A.** Ortofoto de una rastrillada generada durante una marcha tipo trote. **B.** Dibujo esquemático correspondiente a las pisadas.

En el caso analizado, las rastrilladas producidas durante el trote por el caballo de menor tamaño se caracterizan por sets en los que la impresión de la mano se ubica por delante de la impresión del pie. Las impresiones dentro de cada set se presentan claramente diferenciadas, sin evidencia de superposición, y mantienen una distancia considerable y constante a lo largo de toda la rastrillada.

6.5. Análisis de estilos de marcha en rastrilladas fósiles asignadas a *Macraucheniidae*

El análisis comparativo entre los datos obtenidos a partir de experiencias neocnológicas y aquellos derivados de las características de las rastrilladas fósiles constituye una base sólida para la interpretación de los estilos de marcha a partir de los patrones de pisadas, en este caso aplicados a macrauquénidos.

Los experimentos neocnológicos llevados a cabo con guanacos, en el Bioparque Temaikén, y caballos, el Hípico de San Isidro, bajo condiciones controladas permitieron identificar variaciones atribuibles a diversos factores intrínsecos, tales como el tamaño corporal, la velocidad de desplazamiento (dada por la disponibilidad de espacio en guanacos, y por la docilidad en caballos) y las capacidades locomotoras asociadas a las particularidades morfofuncionales de cada grupo. Estas diferencias se ven reflejadas en los patrones de pisadas registrados para cada tipo de marcha reconocido.

Además de los parámetros descriptivos clásicos que se consideran en el estudio de las rastrilladas fósiles (ver Capítulo 2), se observó que la distancia entre huellas consecutivas también varía en función del estilo de marcha empleado. Dicha distancia resulta más variable en marchas que presentan patrones irregulares de pisadas, como aquellos con secuencias de apoyo contralaterales, mientras que en marchas más regulares tiende a mantenerse más constante. Es así como la distancia entre huellas sucesivas puede considerarse, al menos en el marco de este análisis, como un nuevo parámetro con potencial para inferir el tipo de marcha representado en las rastrilladas.

Este enfoque resulta particularmente útil en rastrilladas que presentan alta homopodia, es decir, en las que las huellas de manos y pies son morfológicamente indistinguibles, como ocurre en los macrauquénidos, así como también en los guanacos y caballos. En estos casos, la identificación de la secuencia de apoyos y, por ende, la reconstrucción del patrón de marcha, depende de la correcta asignación de la identidad del miembro que imprimió cada huella. La medición de la distancia entre pisadas consecutivas en las rastrilladas se desprende directamente de este desafío y aporta una herramienta adicional potencial para la identificación de estilos de marcha en icnotaxones con homopodia.

En Argentina, el registro fósil de huellas atribuidas a macrauquénidos es relativamente amplio en términos de abundancia y distribución geográfica (ver Capítulo 3); sin embargo, la documentación de rastrilladas completas es considerablemente más escasa. De hecho, algunas de las rastrilladas analizadas en este trabajo se dan a conocer por primera vez en esta tesis. Para llevar a cabo un análisis detallado de los estilos de marcha, y especialmente de su variación, resulta fundamental contar con un registro abundante y bien preservado de rastrilladas extensas. En este estudio se incluyeron las siguientes siete rastrilladas fósiles (Fig. 6.11):

- Una rastrillada asignada a *Macrauchenichnus troyana*, compuesta por catorce huellas organizadas en siete *sets*, procedente de la Formación Vinchina.
- Dos rastrilladas paralelas, también identificadas como *Macrauchenichnus troyana*, que presentan ocho huellas dispuestas en cuatro *sets* cada una, registradas en la Formación Rodeo.
- Una rastrillada asignada como cf. *Macrauchenichnus troyana*, integrada por once huellas organizadas en cinco *sets*, quedando una huella sin par, proveniente de la Formación Chiquimil.
- Dos rastrilladas perpendiculares asignadas a *Macrauchenichnus* isp. B, una conformada por doce huellas (seis *sets*) y la otra por ocho huellas (cuatro *sets*), ambas registradas en la Formación Andalhuala.
- Una rastrillada correspondiente al icnotaxón *Eumacrauchenichnus patachonicus*, compuesta por seis huellas dispuestas en tres *sets*, procedente de la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co.

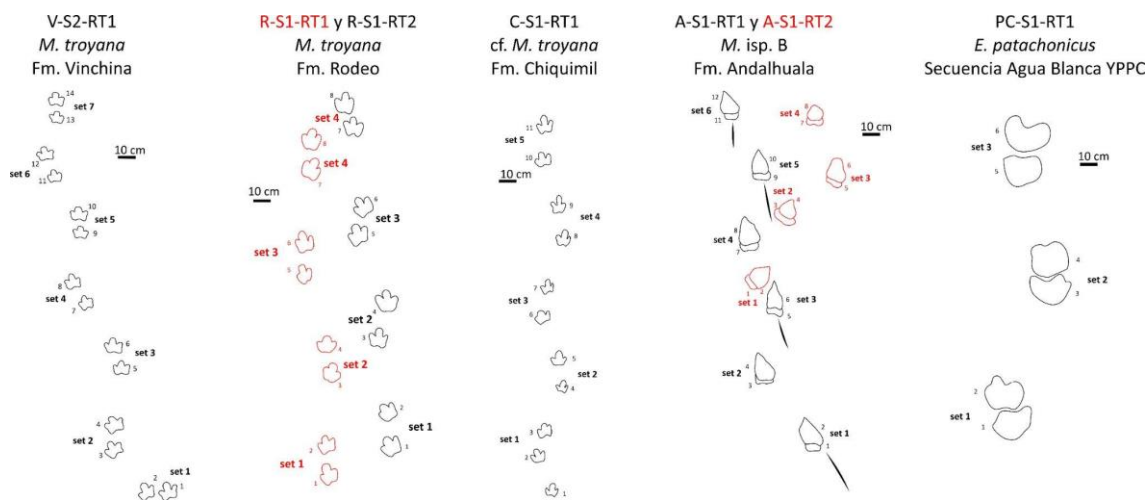


Figura 6.11. Esquema comparativo de las rastrilladas fósiles atribuidas a macrauquénidos utilizadas en este estudio. El color rojo es empleado para diferenciar las rastrilladas que se preservan en la misma superficie.

Con el objetivo de llevar a cabo un análisis cuantitativo comparativo, se integraron datos obtenidos a partir de experiencias neoiológicas con guanacos y caballos, junto con aquellos tomados para las rastrilladas fósiles atribuidas a macrauquénidos. Para cada una de las muestras consideradas, se relevaron las distancias entre pisadas consecutivas (distancia huella a huella) (Tabla 6.1). En este estudio, dicha asignación se realizó considerando la disposición espacial y la continuidad direccional de las pisadas en cada rastrillada (ver Capítulo 2).

Rastrilladas fósiles							
	V-S2-RT1	R-S1-RT1	R-S1-RT2	C-S1-RT1	A-S1-RT1	A-S1-RT2	PC-S1-RT1
Nº de huella	Distancia h - h						
1							
2	12,6	16,5	20	22	4,4	3,7	18,2
3	29,6	42,2	45	15,5	43,5	40	65,6
4	14	16,5	23	27,5	2,4	4,5	17,5
5	31,3	44,3	43	17,6	37,7	32	55
6	13,7	19,8	16	25,6	4	3,4	21
7	28,7	43,3	48	18	37,5	34	
8	14,2	17,4	15	30	3,6	3,2	
9	26,8			20	37,8		
10	10,9			28	4,2		

11	25,3			21	35,5		
12	13,9				3,6		
13	21,1						
14	10,5						
\bar{X}	19,4	28,6	30,0	22,5	19,5	17,3	35,5
DE	7,9	13,8	14,7	5,0	18,2	17,1	23,0

Tabla 6.1. Medidas de las rastrilladas fósiles atribuidas a macrauquénidos utilizadas para el análisis de dispersión. Abreviaturas: Distancia h-h = distancia huella a huella consecutiva, \bar{X} = promedio, DE = desvío estándar. Los valores están expresados en cm.

Si bien la distancia entre huellas consecutivas puede estar influida por el tamaño corporal del productor, esta métrica refleja directamente la disposición espacial de las pisadas en la rastrillada y puede utilizarse, al menos como un *proxy* inicial, para explorar patrones locomotores representados en el rastro. Aunque el tamaño corporal puede influir en las distancias entre huellas, en futuros análisis se incorporarán variables como la longitud de la huella, la masa corporal y/o la altura estimada de la cadera para mejorar el control sobre este factor.

Sobre esta base, se calcularon los valores de las medias y los desvíos estándar correspondientes a cada rastrillada, con el fin de evaluar la variabilidad interna asociada a cada tipo de marcha. A partir de estos datos, se construyó un gráfico de dispersión que permite visualizar y contrastar la magnitud y consistencia de las distancias relativas entre huellas, con el propósito de identificar patrones que puedan estar vinculados a diferencias en el estilo de marcha representado.

Dado que existe solapamiento en los valores métricos entre distintos tipos de marcha, este gráfico no permite una clasificación inequívoca, pero sí sugiere agrupamientos consistentes con diferencias locomotoras observadas en los modelos actuales. Si bien la distancia entre huellas puede verse afectada por factores tafonómicos como la cohesión del sustrato, la pendiente o la preservación diferencial, en este análisis se parte del supuesto de que tales efectos son comparables entre las rastrilladas seleccionadas y no dominan la señal registrada.

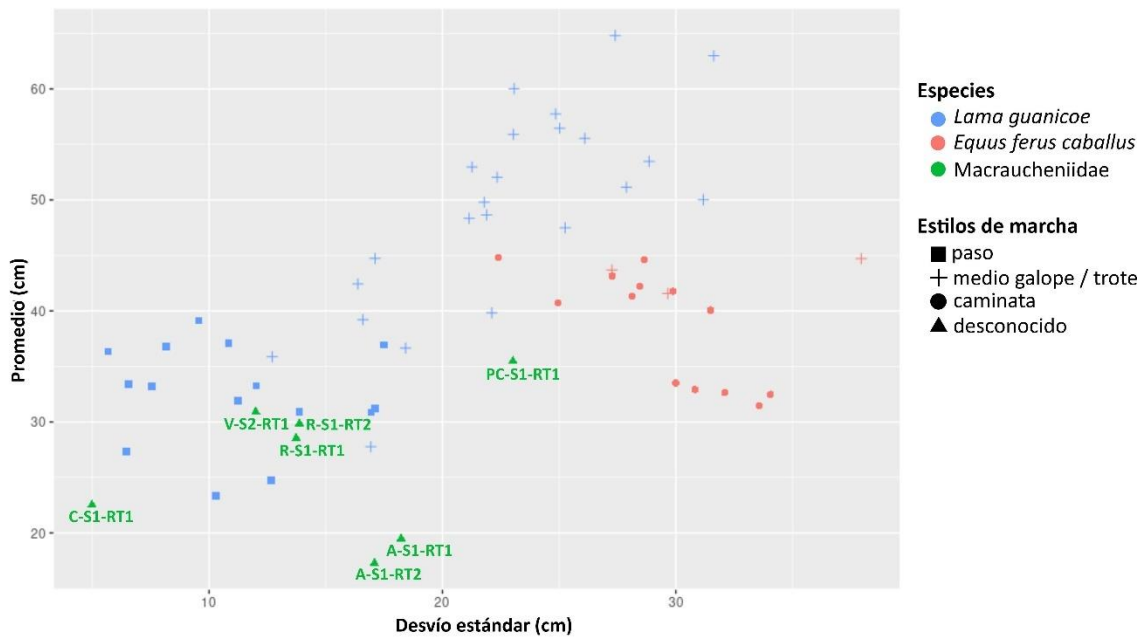


Figura 6.12. Gráfico de dispersión de los datos obtenidos para el promedio y el desvío calculados para cada rastrillada, tanto de los animales actuales utilizados en el análisis como las rastrilladas fósiles.

Los valores promedios y los desvíos estándar de la distancia huella a huella obtenidos para las distintas rastrilladas analizadas permiten explorar patrones asociados a los estilos de marcha, tanto en las especies actuales utilizadas como en los fósiles. En el caso de los guanacos, las rastrilladas correspondientes a marchas tipo paso presentan promedios que oscilan entre aproximadamente 23 y 40 cm, con desvíos estándar bajos, generalmente menores a 20 cm. Por el contrario, las rastrilladas producidas durante el medio galope muestran promedios más altos, entre 27 y más de 65 cm, y una variabilidad interna mayor, con desvíos estándar que varían entre 13 a 32 cm aproximadamente. Este patrón sugiere que los estilos de marcha con alternancia contralateral en los apoyos, en este caso el medio galope, tienden a generar una mayor variabilidad en la distancia entre pisadas, expresada en la alternancia entre sets con huellas cercanas entre sí y sets con huellas extensamente más separadas. Esta tendencia se alinea con lo que puede observarse a simple vista en las rastrilladas observadas. En contraste, las marchas ipsilaterales como el paso tienden a producir distancias más homogéneas entre huellas.

En el caso de los caballos, los datos se concentran principalmente en un rango de promedios de distancia huella a huella entre 35 y 45 cm, con desvíos estándar relativamente elevados, que oscilan entre aproximadamente 22 y 38 cm. Dentro de estos rangos generales, las rastrilladas correspondientes a la marcha tipo caminata se distribuyen en dos grupos diferenciados: uno con promedios y desvíos en torno a los 30–35 cm; y otro con promedios entre 40 y 45 cm y desvíos que varían entre 23 y 32 cm, aproximadamente. Por su parte, las rastrilladas registradas durante el trote se agrupan en valores de 40–45 cm de promedio, y con desvíos entre 27 y 37 cm aproximadamente. Esta separación entre grupos dentro de una misma categoría de

marcha está relacionada con las diferencias en el tamaño corporal de los caballos analizados. En el caso de la caminata, los valores más bajos de distancia y variabilidad corresponden al ejemplar de menor porte, mientras que los valores más altos se asocian al caballo de mayor tamaño.

Las rastrilladas fósiles de macrauquénidos, identificadas por triángulos verdes, se ubican mayormente en el sector inferior izquierdo del gráfico, con valores promedios entre 15 y 30 cm y desvíos estándar entre 5 y 23 cm aproximadamente.

Por ejemplo, la rastrillada de la Formación Chiquimil presenta uno de los valores más bajos, con un promedio cercano a los 22 cm y un desvío inferior a 5 cm. Las rastrilladas de las formaciones Vinchina y Rodeo se agrupan en la región de promedios entre 28 y 31 cm, con desvíos entre 12 y 14 cm, en tanto que la rastrillada de Pehuen Co, aunque presenta un promedio similar (~35 cm), muestra un desvío más alto (~23 cm), ubicándose más cerca del rango observado en las marchas tipo medio galope. Las rastrilladas de la Formación Andalhuala presentan valores de medias menores a 20 cm y desvíos alrededor de 18 cm, alejándose de las tendencias generales.

Esta distribución sugiere afinidades de las rastrilladas fósiles con patrones registrados en marchas simétricas de tipo paso, similares a las registradas en guanacos actuales. No obstante, todavía no puede descartarse completamente la influencia de otros factores en la configuración de estos patrones. En el caso particular de la rastrillada de Pehuen Co, su ubicación en el gráfico sugiere una posible transición hacia una marcha asimétrica, como el medio galope, mientras que las rastrilladas de la Formación Andalhuala, que no se alinean con ninguna tendencia clara observada en las experiencias neocnológicas, podrían estar reflejando un patrón locomotor diferente, posiblemente asociado a las condiciones particulares del sustrato original, el cual se interpreta como de consistencia blanda a soposa que permitió que las pisadas se preserven con marcas profundas de arrastre, ausentes en otras rastrilladas fósiles o actuales.

Al comparar visualmente los patrones de pisadas registrados para cada estilo de marcha con las rastrilladas fósiles (Fig. 6.13), se reconocen distintas configuraciones espaciales que permiten establecer similitudes interpretativas.

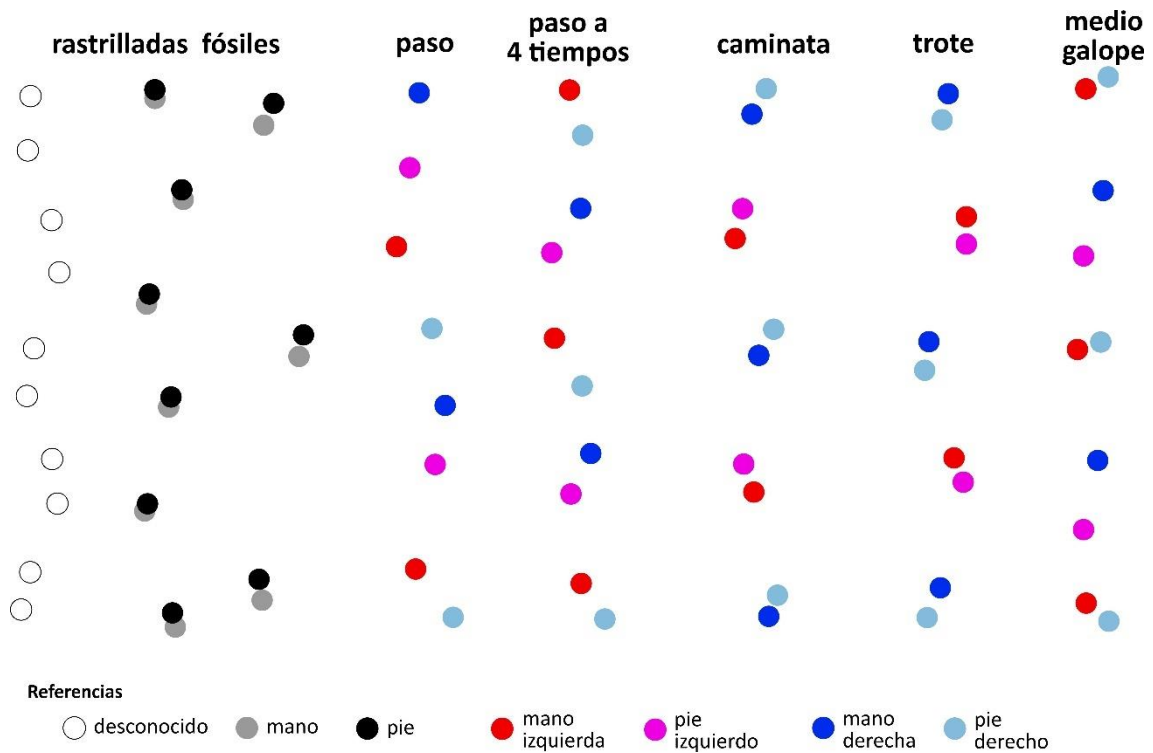


Figura 6.13. Comparación visual general y esquemática de los patrones de pisadas en las rastrilladas. A la izquierda, en escala de grises, se representan tres patrones generales identificados en las rastrilladas fósiles. A la derecha, utilizando los colores previamente asignados para distinguir la identidad de las pisadas, se muestran los cinco patrones de pisadas registrados durante los distintos estilos de marcha observados en guanacos y caballos, ordenados de izquierda a derecha según velocidad estimada ascendente.

En el paso, las pisadas se organizan en un patrón ondulado conformado por pares de huellas contralaterales espaciadas donde las manos se disponen hacia los laterales, mientras que los pies se ubican más próximos a la línea media. El paso a cuatro tiempos presenta un patrón ondulado similar, aunque con *sets* de huellas contralaterales más cercanas entre sí y alineadas más centralmente.

En el medio galope, el patrón es más irregular, con secuencias compuestas por pares contralaterales seguidos de pisadas aisladas, todas centradas sobre la línea media.

Tanto en la caminata como en el trote, las rastrilladas exhiben pares de pisadas ipsilaterales, donde las manos tienden a ubicarse ligeramente más alejadas de la línea media que los pies.

Estas configuraciones concuerdan con lo observado en la Fig. 6.12, donde las rastrilladas fósiles sin superposición muestran mayor similitud con los patrones del paso y el paso a cuatro tiempos, mientras que aquellas que presentan superposición y, en consecuencia, es posible reconocer impresiones de pies, exhiben rasgos comparables con los patrones generados durante la caminata.



CAPÍTULO 7: Paleoetología en Proterotheriidae

CAPÍTULO 7: PALEOETOLOGÍA EN PROTEROTHERIIDAE

En este capítulo se aborda el estudio del comportamiento de ungulados sudamericanos extintos a partir del análisis de huellas fósiles asignadas a *Litopterna*. Las huellas y rastrilladas fósiles constituyen un valioso complemento del registro óseo, ya que ofrecen evidencia directa sobre aspectos locomotores, comportamentales y sobre la interacción de los organismos con sus ecosistemas, además de aportar información crítica para la reconstrucción paleoecológica y paleobiológica de los taxones extintos (ej.: Cohen *et al.*, 1993; Hunt y Lucas, 2007).

Argentina cuenta con un vasto registro icnológico que permite realizar diversos análisis orientados a contrastar hipótesis relacionadas con la locomoción, el comportamiento y la ecología de los organismos productores. En este contexto, las formaciones Toro Negro (Mioceno Tardío–Pleistoceno Temprano) y Huayquerías (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) se caracterizan por preservar icnoasociaciones de gran riqueza y diversidad, entre las que se identifican numerosas huellas atribuidas a litopternos (Krapovickas *et al.*, 2009; Romano *et al.*, 2023). En este capítulo se presenta un análisis detallado de dos superficies de pisoteo (*tracking surfaces*), una en cada formación, que preservan más de un centenar de pisadas monodáctilas, identificadas bajo el icnotaxón *Okana andina* producidas por proterotéridos con miembros funcionalmente monodáctilos y dispuestas en agrupaciones densas monoespecíficas (Vera *et al.*, 2025). Además, se plantean hipótesis que consideran distintos escenarios para explicar el origen de dichas superficies de pisoteo, con el fin de evaluar cuáles resultan más parsimoniosos en términos de su formación.

A partir del análisis de la similitud morfológica y tafonómica de estas icnoasociaciones densamente superpuestas, junto con el estudio de los patrones de orientación de las huellas y el avance en su caracterización icnotaxonómica, esta investigación se propone evaluar el posible comportamiento social de estos ungulados extintos, contribuyendo así a una mejor comprensión de su paleoetología y de los ecosistemas que habitaron.

7.1. Conceptos y herramientas para estudiar el comportamiento social

7.1.1. Noción de gregarismo en ungulados actuales

Desde la etología de los animales actuales, el comportamiento social se define de manera amplia como el conjunto de interacciones entre individuos de una misma especie, constituyendo la base de la dinámica grupal (Alexander, 1974). Un grupo se considera típicamente como la asociación de al menos dos individuos que permanecen juntos durante un período prolongado y que buscan activamente la compañía mutua (Lidfors, 2018). En un estudio fundacional sobre la temática, Alexander (1974) sostuvo que “la sociabilidad significa vivir en grupo”. Por otra parte, en una revisión más reciente, Makuya y Schradin (2024) propusieron una conceptualización integral del sistema social, entendido como un marco que abarca cuatro componentes

interrelacionados: el sistema de cuidado (quién brinda atención a las crías), el sistema de apareamiento (quién se aparee y reproduce), la organización social (número y composición de los individuos que conviven) y la estructura social (naturaleza de las interacciones entre los miembros del grupo, tales como vínculos sociales o jerarquías de dominancia). Dentro de este marco, el comportamiento social se refiere específicamente a cualquier tipo de interacción entre congéneres, constituyendo así una dimensión central del sistema social (Makuya y Schradin, 2024).

El gregarismo, entendido como una estrategia de vida basada en la dinámica grupal, es una característica común entre los mamíferos actuales (Wilson, 1975; Krause y Ruxton, 2002). Esta tendencia social promueve la cohesión del grupo, incrementando la probabilidad de supervivencia de sus integrantes al reducir riesgos asociados a la depredación, la transmisión de enfermedades, la escasez de recursos y las condiciones ambientales adversas. Además, las especies gregarias se benefician de conductas cooperativas, tales como el cuidado parental compartido, la defensa del territorio y un acceso más eficiente a los recursos (Krause y Ruxton, 2002). Como resultado, numerosos mamíferos herbívoros tienden a formar grandes agregaciones, lo que les permite maximizar estas ventajas adaptativas y aumentar sus posibilidades de supervivencia (Alexander, 1974).

Los ungulados actuales presentan algunos de los sistemas sociales más diversos dentro de las especies de mamíferos. En un trabajo pionero, Jarman (1974) propuso un modelo ecológico que explica cómo la organización social en los ungulados se ve influenciada por variables como la distribución de los recursos, el tipo de hábitat, los modos de alimentación y los sistemas de apareamiento. A partir de este enfoque clave, estudios recientes que aplican métodos comparativos filogenéticos han permitido profundizar en la comprensión de estas dinámicas, revelando vínculos significativos entre el tamaño corporal y el tamaño del grupo, de modo que las especies de gran tamaño (al menos en artiodáctilos) tienden a vivir en grupos, mientras que las de menor tamaño suelen ser solitarias o formar pares (Szemán *et al.*, 2021). Estas investigaciones han demostrado que factores como la ecología, la masa corporal y la organización social exhiben una notable variabilidad a lo largo de la filogenia de los ungulados (Cassini, 2020; Szemán *et al.*, 2021).

En consonancia con el marco teórico propuesto por Jarman (1974), el tipo de hábitat y la estrategia trófica emergen como predictores fundamentales del tamaño grupal. En general, los ungulados pastadores que habitan ambientes abiertos tienden a formar agrupaciones más numerosas en comparación con aquellos que ocupan hábitats cerrados. Asimismo, los ungulados de ambientes abiertos suelen alcanzar mayores dimensiones corporales y vivir en grupos más grandes, los cuales se asocian con sistemas de apareamiento poligámicos y con un pronunciado dimorfismo sexual en el tamaño (Cassini, 2020; Szemán *et al.*, 2021).

7.1.2. Huellas fósiles como herramienta para entender el comportamiento social

El comportamiento social en animales extintos constituye un tema de debate constante, aunque ha sido objeto de numerosos estudios, especialmente en diversos grupos de dinosaurios (ej.: Qi *et al.*, 2007; Funston *et al.*, 2019; Pol *et al.*, 2021) y mamíferos (ej.: Tomassini *et al.*, 2020; Weaver *et al.*, 2020). Para sustentar inferencias sobre posibles interacciones sociales en estos taxones, se ha recurrido a múltiples fuentes de evidencia, entre las cuales destacan los datos osteológicos e icnológicos. Entre los principales indicadores se incluyen la morfología esquelética, las acumulaciones fosilíferas (*bonebeds*), las inferencias filogenéticas, las comparaciones con ecosistemas actuales, los sistemas de madrigueras complejas y la configuración espacial de los sitios con huellas fósiles (ej.: Thulborn y Wade, 1984; Lockley, 1989; Currie y Eberth, 2010; Cardonatto y Melchor, 2018; Tomassini *et al.*, 2020; Weaver *et al.*, 2020; Pol *et al.*, 2021).

En lo que respecta a la evidencia icnológica, las huellas fósiles y, en particular, las rastrilladas, constituyen un registro directo y robusto del comportamiento animal, siendo una herramienta fundamental para evaluar potenciales dinámicas sociales. En este sentido, la presencia de conjuntos de rastrilladas paralelas ha sido ampliamente utilizada para inferir comportamiento gregario, especialmente en dinosaurios. Dichos conjuntos se caracterizan por compartir ciertas condiciones, tales como estilos de preservación similares en un mismo nivel estratigráfico, profundidades comparables de las huellas, estimaciones equivalentes de velocidad, y un espaciamiento reducido entre rastrilladas (ej.: Thulborn y Wade, 1984; Lockley, 1989; Heredia *et al.*, 2020; Castanera *et al.*, 2024). No obstante, algunos autores han señalado que la mera acumulación de numerosos individuos de una misma especie en un único sitio no constituye, por sí sola, una evidencia concluyente de comportamiento social. Tal asociación espacial podría responder a factores extrínsecos, como la presencia de barreras geográficas (por ejemplo, canales fluviales, líneas de costa o cuerpos lacustres) que restringieran el desplazamiento de los animales y favorecieran su concentración de pisadas en áreas determinadas (Ostrom, 1972). Sin embargo, se ha observado que las especies con hábitos solitarios tienden a ocupar áreas de distribución extensas, con escaso o nulo solapamiento entre los rangos individuales (Lindstedt *et al.*, 1986). Múltiples individuos solitarios que atravesaran de forma independiente y reiterada en el tiempo un área restringida, no solamente es poco probable que ocurra, sino que además dejarían rastrilladas dispersas o entrecruzadas, en lugar de las configuraciones densas y superpuestas. La ausencia de signos de meteorización y una morfología y preservación notablemente homogénea de las pisadas no concuerda con un registro asincrónico reiterado. Este conjunto de evidencia permite distinguir entre agrupamientos forzados por condiciones ambientales y patrones que reflejan verdaderas dinámicas sociales.

En contraste con la abundante evidencia que respalda la hipótesis de dinámicas grupales entre especies de dinosaurios, fundamentada en gran medida por conjuntos de rastrilladas fósiles paralelas y en acumulaciones óseas monotaxonómicas (García-

Ortiz y Pérez-Lorente, 2014), los indicios de comportamientos sociales en ungulados fósiles son notablemente escasos. La evidencia disponible se concentra, principalmente, en sitios con huellas de artiodáctilos que presentan múltiples rastrilladas paralelas (Pérez-Lorente *et al.*, 2009), algunas de las cuales exhiben variaciones en el tamaño de las impresiones que podrían estar asociadas a individuos de diferentes estadios ontogenéticos (Lucas y Williamson, 1993; Díaz-Martínez *et al.*, 2020). De manera similar, se han documentado rastrilladas subparalelas atribuidas a perisodáctilos que sugieren patrones de desplazamiento grupal o comportamiento gregario; sin embargo, estas interpretaciones aún no han sido examinadas en profundidad como evidencia concluyente de interacción social (Astibia *et al.*, 2007; Costeur *et al.*, 2009).

Asimismo, se ha propuesto la existencia de comportamiento social en ciertos registros icnológicos de équidos fósiles del Neógeno, basados en la presencia de rastrilladas con estilos de marcha homogéneos, direcciones de desplazamiento concordantes y disposición espacial cercana, en algunos casos acompañadas por huellas de menor tamaño producidas presuntamente por individuos juveniles (Renders, 1984; Renders y Vincelette, 2023). No obstante, estos posibles indicadores icnológicos de comportamiento gregario aún no han sido abordados ni discutidos de manera sistemática dentro de un marco conceptual unificado.

Tradicionalmente, la evidencia icnológica aceptada para inferir comportamiento social en vertebrados fósiles se ha basado casi exclusivamente en la identificación de rastrilladas paralelas pertenecientes a un mismo icnotaxón, con estimaciones de velocidad y dirección compatibles (Currie y Eberth, 2010). No obstante, en el presente estudio, los sitios con huellas de las formaciones Toro Negro y Huayquerías no exhiben conjuntos claramente definidos ni consistentes de rastrilladas fósiles paralelas. En su lugar, se observan abundantes acumulaciones homogéneas de huellas monodáctilas atribuidas al mismo icnotaxón, *Okana andina*, dentro de las cuales algunas rastrilladas pueden distinguirse parcialmente (Vera *et al.*, 2025). En relación con este tipo de configuración icnológica, García-Ortiz y Pérez-Lorente (2014) han señalado, en el contexto de huellas producidas por saurópodos y ornitópodos, que tales asociaciones de pisadas fósiles podrían ser indicativas de comportamiento gregario incluso en ausencia de rastrilladas bien definidas, siempre que se trate de acumulaciones homogéneas o heterogéneas de pisadas. Este patrón ha sido considerado análogo a la evidencia utilizada para inferir comportamiento social en vertebrados a partir de acumulaciones óseas monotaxonómicas o monodominantes, como fue propuesto por Currie y Eberth (2010).

7.2. Análisis espacial y tafonómico de las superficies de pisoteo

Con el fin de comprender los procesos que intervinieron en la formación de las superficies de pisoteo (*trampling surfaces*) incluidas en este trabajo, se llevó a cabo un análisis tafonómico y de distribución espacial de las distintas pisadas reconocidas.

Este abordaje integra la identificación de trazas de invertebrados, huellas producidas por distintos tetrápodos, junto con las estructuras sedimentarias reconocidas y las relaciones de corte entre todos los elementos.

7.2.1. Superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro

La superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro fue dada a conocer y estudiada en detalle por Krapovickas *et al.* (2009), quienes identificaron una icnofauna diversa preservada en el techo de las barras arenosas formadas dentro de un sistema fluvial anastomosado. Esta icnoasociación está compuesta principalmente por huellas fósiles de tetrápodos, con escasa representación de trazas de invertebrados (ver Sección 3.2). El análisis detallado de la superficie permitió reconocer huellas avianas (como *Fuscinapeda sirin* y huellas anisodáctilas delgadas), diversas huellas de mamíferos (*Macrauchenichnus rector*, cf. *Venatoripes riojanus*, *Dolichotichnus marae*, *Pichipoda manganae*, huellas arriñonadas aún sin asignación taxonómica y *Okana andina*), y trazas de habitación y pastoreo producidas por invertebrados (ej.: *Helminthopsis hieroglyphica* y *Palaeophycus tubularis*) (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025; Vera *et al.*, 2025).

El nivel portador de huellas se encuentra expuesto en un único plano de un bloque caído y fracturado (Fig. 7.1), correspondiente a la base de un estrato dentro de la unidad (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025; Vera *et al.*, 2025). La superficie preservada abarca aproximadamente 36,4 m², y todas las huellas y trazas fósiles se presentan como hiporrelieves convexos (véase Sección 3.2). En este sitio, se documentaron al menos 247 huellas fósiles de morfología ovalada, asignadas al icnotaxón *Okana andina*. A partir de diferencias en la densidad de huellas, patrones de superimpresión y estructuras sedimentarias asociadas, la superficie fue dividida en tres sectores, A, B y C (Fig. 7.1A-B), que representan una única superficie de pisoteo, con el objetivo de facilitar su descripción.

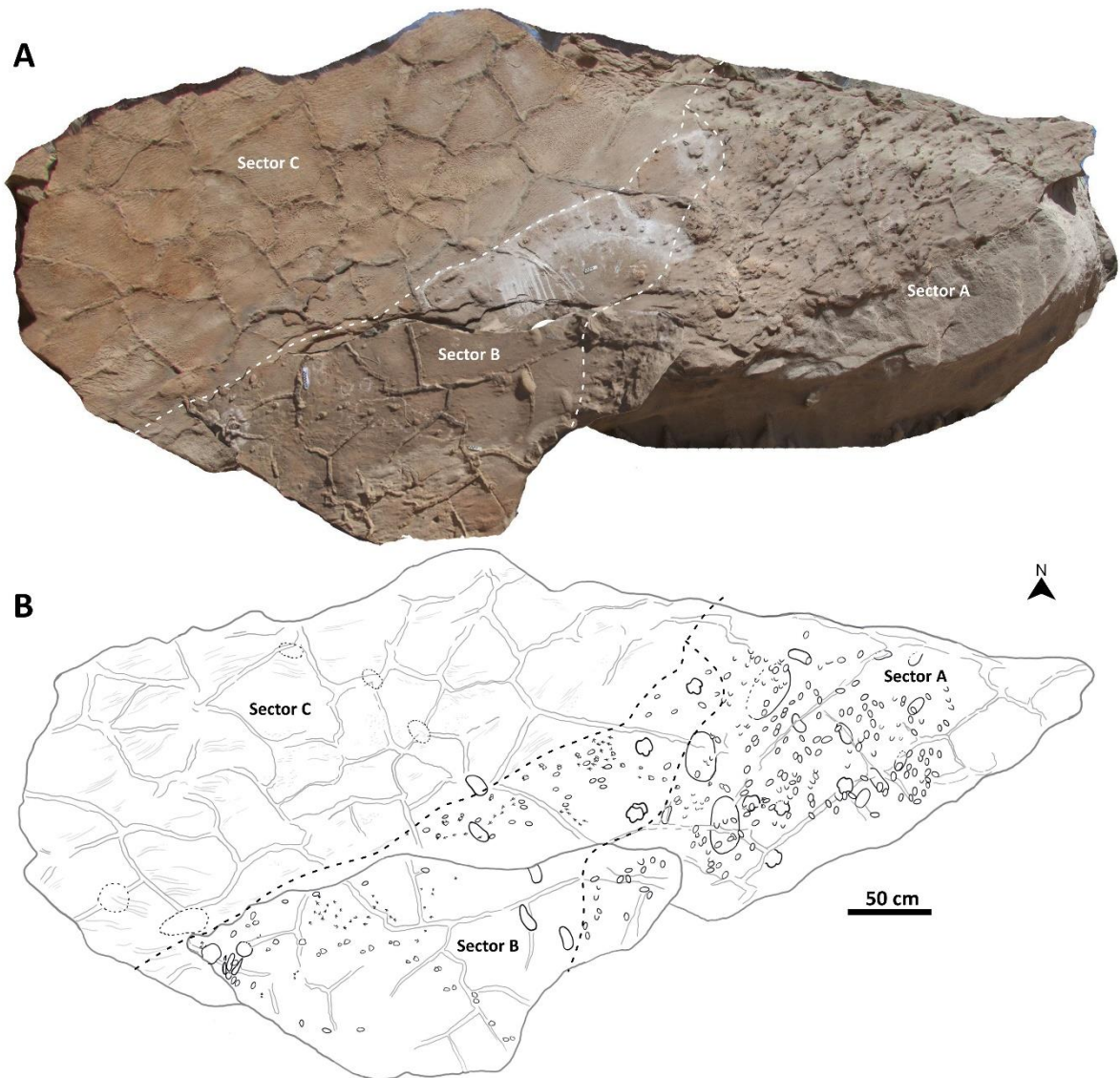


Figura 7.1. Vista general del bloque caído que expone un plano con la superficie de la Formación Toro Negro. **A.** Ortofoto obtenida a través de fotogrametría del bloque caído, el cual fue dividido en tres secciones para su descripción detallada, donde el Sector A indica la región con mayor actividad biogénica; el Sector B representa áreas con actividad moderada; y el Sector C muestra regiones con actividad de pisoteo mínima. **B.** Dibujo esquemático de la superficie que muestra todas las huellas identificadas.

El Sector A corresponde al área con mayor grado de actividad biogénica dentro de la superficie analizada. El rasgo más destacado de este sector es la abundancia de superposición entre pisadas de distintos productores y las estructuras sedimentarias. En este sector, se reconocen al menos tres eventos sucesivos que habrían dado origen a la superficie de pisoteo resultante:

- 1) El primer evento corresponde a la impresión de huellas atribuidas a cf. *Venatoripes riojanus*, *Macrauchenichnus rector* y huellas arriñonadas (Fig. 7.2A-B), así como a las trazas de invertebrados, *Helminthopsis hieroglyphica*. Estas huellas se imprimieron con anterioridad al desarrollo de las grietas de desecación presentes en la superficie, evidenciado por la relación de corte ejercida por las grietas sobre las huellas

preexistentes (Fig. 7.2A–B, D–E). Las impresiones presentan un contorno general bien definido, con dígitos completamente preservados cuando están presentes, aunque con escasos detalles morfológicos internos. Se encuentran profundamente impresas en el sedimento, con rebordes pronunciados y sin estructuras de deformación asociadas. Estas características son consistentes con el Modo de Fidelidad Moderada (*Moderate Fidelity Mode*, MFM) propuesto por Mancuso *et al.* (2022), lo que sugiere que fueron generadas sobre un sustrato blando, de composición arcillosa (*softground*) (Goldring, 1995; Buatois y Mángano, 2011).

2) Durante el segundo evento, la superficie experimentó un proceso de desecación que dio lugar al desarrollo de grietas de contracción poligonales de gran tamaño, con diámetros que varían entre 80 y 160 cm (Fig. 7.1B). La presencia de estas estructuras sugiere una fase de deshidratación prolongada y sostenida, y respalda la interpretación de un sustrato con alto contenido de arcilla, dado que una mayor proporción de arena suele reducir tanto la frecuencia como el tamaño de este tipo de grietas (Li y Zhang, 2021).

3) El tercer evento se caracterizó por la sobreimpresión de *Okana andina* y de *Dolichotichnus marae* sobre las estructuras previamente generadas (Fig. 7.2C, F). Las huellas atribuidas al icnotaxón *D. marae* exhiben una preservación detallada, evidenciando detalles anatómicos del autopodio impresos en las pisadas, tales como almohadillas digitales y plantares/palmales, así como impresiones de garras, además de la ausencia de indicios de colapso del sedimento ni rebordes marginales (Fig. 7.2F). Por su parte, aunque las huellas asignadas a *Okana andina* presentan una morfología interna menos compleja, también muestran un excelente grado de preservación, con contornos bien definidos y márgenes nítidos. Estas características permiten interpretarlas dentro del Modo de Alta Fidelidad (*High Fidelity Mode*, HFM) propuesto por Mancuso *et al.* (2022), lo que sugiere condiciones de menor humedad en el sustrato al momento de la impresión (*firmground*) (Marty *et al.*, 2009; Buatois y Mángano, 2011), sin que ello implique necesariamente una modificación en la composición sedimentaria del mismo.

En el Sector B, la intensidad del pisoteo de tetrápodos disminuye en comparación con lo observado en el Sector A, lo que permite una mayor discernibilidad de las huellas y rastrilladas (Fig. 7.1). En una etapa inicial, las pisadas, incluidas aquellas atribuidas a *M. rector*, se imprimieron sobre un sustrato blando. Estas huellas presentan las características definidas para el Modo de Fidelidad Moderada (*Moderate Fidelity Mode*, MFM) propuesto por Mancuso *et al.* (2022). Posteriormente, a medida que el sustrato se fue deshidratando progresivamente, se desarrollaron grietas de desecación que fueron atravesadas y sobreimpresas por múltiples tipos de huellas, entre ellas *Okana andina*, *Pichipoda manganae*, huellas reniformes, pequeñas huellas anisodáctilas de aves, *Dolichotichnus marae*, una huella incumbente atribuida a rreidos y dos impresiones subredondeadas indeterminadas (Fig. 7.2C–F). Las características de preservación de *P. manganae* y *D. marae* varían a lo largo de sus respectivas rastrilladas, correspondiendo a los Modos de Fidelidad Moderada y Alta

(*Moderate y High Fidelity Modes*) definidos por Mancuso *et al.* (2022). Estas variaciones indican condiciones fluctuantes del sustrato a lo largo de una misma superficie (Marty *et al.*, 2009).

El Sector C se distingue por una amplia presencia de grandes grietas de desecación y óndulas de adhesión (Fig. 7.2G). Sobre las grietas se disponen huellas reniformes, las cuales están a su vez cubiertas por múltiples óndulas de adhesión de pequeño tamaño. Estas huellas se encuentran someramente impresas y presentan contornos difusos, sin evidencias de estructuras de deformación asociadas, lo que permite asignarlas al Modo de Fidelidad Moderada (*Moderate Fidelity Mode*, MFM) definido por Mancuso *et al.* (2022). La sucesión de estructuras identificada, compuesta por grietas de desecación, huellas reniformes poco profundas y óndulas de adhesión, sugiere la ocurrencia de varios ciclos de desecación e hidratación. La fase inicial de secado condujo a la formación de grietas, producto de la contracción del sustrato (Li y Zhang, 2021). Los márgenes poco definidos de las huellas reniformes (Fig. 7.2G), sin signos de fractura en el sedimento, indican que fueron impresas sobre un sustrato firme, con posterioridad al desarrollo de las grietas. Finalmente, las marcas de adhesión se habrían generado por la acumulación de partículas de arena transportadas por acción eólica sobre el sustrato húmedo, lo que sugiere que el sustrato firme, deshidratado debió haberse rehidratado para adherir las partículas (Kocurek, 1982).

La superficie de pisoteo registrada en la Formación Toro Negro representa una secuencia de varios períodos de deshidratación y rehidratación, y puede ser clasificada como un sustrato verdadero que conserva una instantánea del tiempo profundo (*true substrate*) *sensu* Davies y Shillito (2021). En ella se preservan estructuras generadas a escalas temporales diarias, tales como grietas de desecación, huellas de animales y marcas de adhesión (Davies y Shillito, 2021). Los Sectores A y B indican que el paso de los animales productores de *Okana andina* corresponde a un único evento. Esta interpretación se ve reforzada por la uniformidad del modo tafonómico observado en todas las huellas asignadas a *Okana andina*, así como por la sobreimpresión consistente de estas pisadas sobre las mismas estructuras preexistentes a lo largo de toda la superficie.

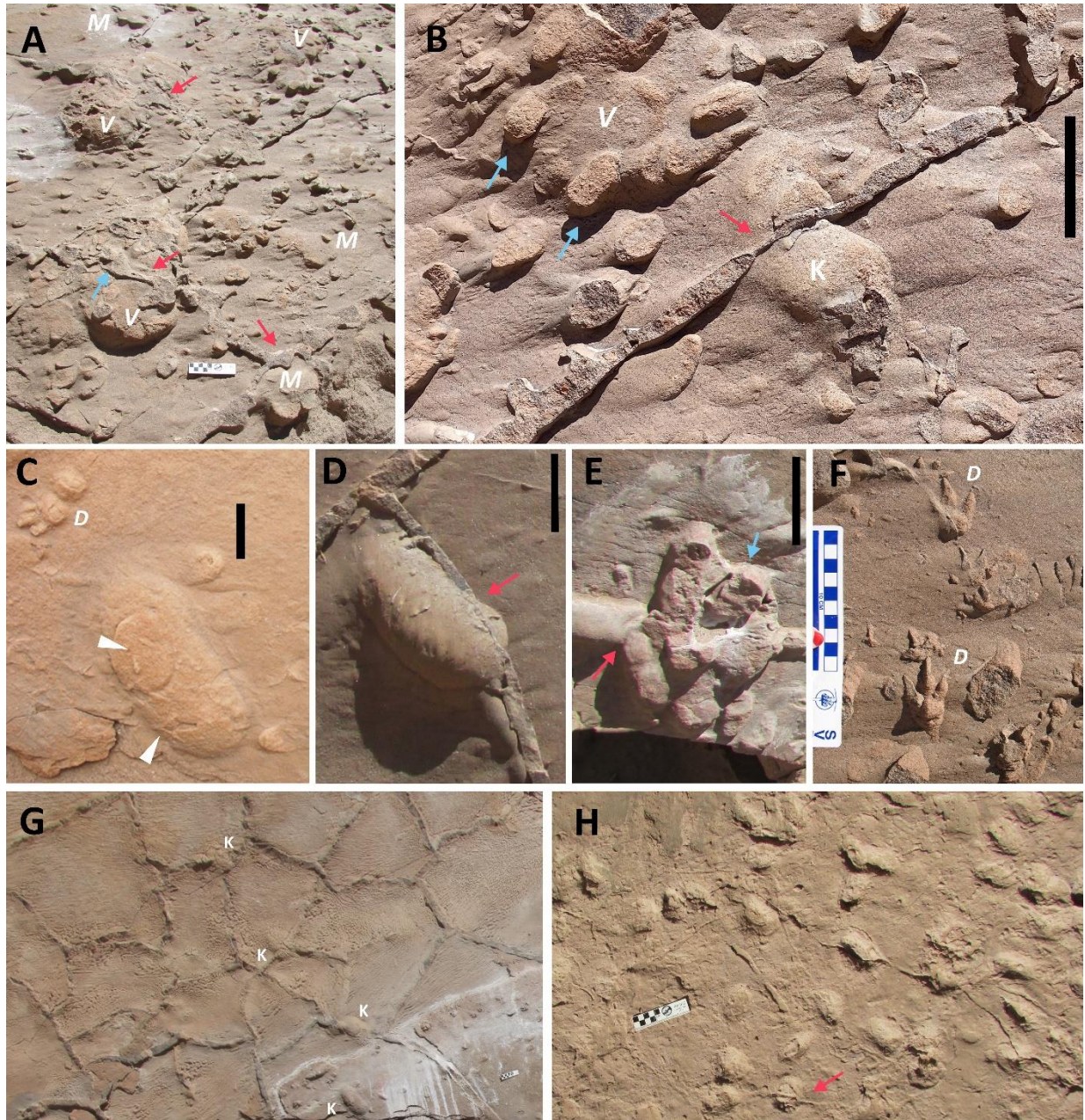


Figura 7.2. Vistas detalladas de las superficies de pisoteo. **A- G.** Fotografías en detalle correspondientes a la superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro. **A.** Vista de una región del Sector A, donde se observan huellas reconocidas como *Venatoripes riojanus* y *Macrauchenichnus rector* atravesadas por grietas de desecación y por múltiples huellas reconocidas como *Okana andina*. **B.** Vista detallada de una región del Sector A, donde una huella arriñonada es atravesada por una grieta de desecación. **C.** Vista detallada del Sector B donde se observan huellas heterópodas (*Dolichotichnus marae*) y huellas arriñonadas superpuestas por pequeñas huellas anisodáctilas de aves. **D.** Vista en detalle de una huella arriñonada que se encuentra parcialmente superpuesta sobre una grieta de desecación en el Sector B. **E.** Detalle de una huella tridáctila atribuida a rheidós que se encuentra cortando una grieta de desecación, y a su vez, esta se halla superpuesta por huellas ovales en el Sector B. **F.** Vista de dos sets completos atribuidos a *Dolichotichnus marae*, los cuales denotan la detallada preservación de las impresiones de los autopodios del productor. **G.** Vista general del Sector C, donde se preservan grandes grietas de desecación superpuestas por pequeñas óndulas de adhesión y una rastrillada de pisadas arriñonadas preservadas de forma difusa. **H.**

Detalle de una región de la superficie de pisoteo de la Formación Huayquerías donde se observa que las grietas de desecación son menores en tamaño y abundancia que las de Toro Negro, y que estas se encuentran cortando a las huellas ovales. Las flechas de color rojo señalan a las grietas de desecación cortando huellas. Las flechas color blanco indican las huellas anisodáctilas. Las flechas color azul indican algunos ejemplos de pisadas ovales que están atravesando otras huellas y grietas de desecación. V = *Venatoripes*, K = huellas arriñonadas, D = *Dolichotichnus marae*. La barra de la escala es de 5 cm.

7.2.2. Superficie de pisoteo de la Formación Huayquerías

La Formación Huayquerías ha sido objeto de numerosas investigaciones debido a la notable diversidad y excelente preservación de restos fósiles que alberga dentro del contexto del Neógeno argentino (Forasiepi *et al.*, 2016; Romano *et al.*, 2023). En este marco, la unidad, además, presenta niveles aflorantes que contienen superficies con huellas fósiles. Uno de los niveles portadores de huellas más extensos se encuentra expuesto en el lecho de un cauce actualmente seco, con una continuidad lateral de al menos 35 metros (ver Sección 3.3). La icnoasociación documentada en este nivel incluye una extensa rastrillada asignada a *Venatoripes riojanus*, atribuida a un perezoso terrestre cuadrúpedo de gran porte; múltiples huellas tridáctilas correspondientes a *Macrauchenichnus troyana* y *Llastaya yesera*, relacionadas con macrauquénidos y toxodóntidos; y numerosas impresiones ovaladas referidas a *Okana andina* (véase Sección 3.3). En un sector específico, de aproximadamente 3,7 metros de longitud y una superficie cercana a los 20 m², se preserva una concentración de pisadas ovales exclusivamente asignadas a *Okana andina* (Fig. 7.3) (Vera *et al.*, 2025). En total, se identificaron 111 huellas en dicho sector, todas preservadas como epirrelieve cóncavo en el techo de depósitos de pelitas laminadas, interpretados como parte de una extensa llanura de inundación (Romano *et al.*, 2023; Vera *et al.*, 2025).



Figura 7.3. Vista en planta de la superficie de pisoteo que aflora en la Formación Huayquerías, en el sitio Río Seco Ojo de Agua. **A.** Ortofoto obtenida a través de fotogrametría del sector donde se preserva el grupo de huellas monodáctilas. **B.** Dibujo esquemático de la superficie que muestra las huellas identificadas.

A diferencia de lo observado en la superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro, en la superficie de la Formación Huayquerías la superposición de huellas se presenta con menor intensidad y se registra exclusivamente entre pisadas pertenecientes al mismo icnotaxón, *Okana andina* (Vera *et al.*, 2025). Todas las pisadas reconocidas presentan condiciones tafonómicas similares y se conservan como huellas verdaderas (*true tracks*, *sensu* Milàn y Bromley, 2006). En comparación con las huellas fósiles de la Formación Toro Negro, estas pisadas se encuentran impresas de forma más ligera (Fig. 7.3A), aunque preservan contornos bien definidos y carecen de estructuras de deformación asociadas, lo que permite asignarlas al Modo de Fidelidad Moderada (*Moderate Fidelity Mode*, MFM) según Mancuso *et al.* (2022). La presencia de múltiples huellas del mismo tipo, sobreimpresas en una superficie pisoteada, constituye una evidencia que sugiere el paso repetido de varios individuos a lo largo de uno o pocos eventos sucesivos.

Las huellas fósiles monodáctilas registradas en la superficie de pisoteo estudiada en la Formación Huayquerías se originaron durante períodos de estasis sedimentaria, definidos por la ausencia de acumulación o retrabajo de sedimentos, lo que permitió la exposición prolongada de la superficie depositacional a la interfaz sedimento-aire (Davies y Shillito, 2021). En este contexto, las grietas de desecación intersectan con las huellas (Fig. 7.2H), lo que indica que estas actuaron como puntos de fragilidad y desprendimiento durante el proceso de secado o deshidratación (Scott *et al.*, 2010). Este tipo de superposición espacial de huellas y estructuras sedimentarias respalda la interpretación de la superficie de pisoteo en estudio como un sustrato verdadero, representando el plano de estratificación original que estuvo expuesto a la interfaz sedimento-aire en el momento de la depositación.

7.3. Análisis de direcciones en las superficies de pisoteo

Con el objetivo de evaluar la direccionalidad del movimiento de los productores que imprimieron las pisadas en las superficies de pisoteo de las formaciones Toro Negro y Huayquerías, se analizaron las orientaciones de las huellas utilizando como referencia el eje anteroposterior de cada pisada, mediante la elaboración de diagramas de roseta. De este modo, se espera que la representación gráfica permita visualizar la distribución angular de las trayectorias impresas por las huellas en cada superficie, facilitando la evaluación de patrones o tendencias de desplazamiento predominantes.

En ambas superficies de pisoteo, se observa en cada huella fósil atribuida a *Okana andina* una variación en la profundidad a lo largo del eje anteroposterior, producto de la presión diferencial ejercida por los autopodios de los productores sobre el sustrato durante la fase de despegue del autopodio anterior o posterior en el ciclo de marcha

(Fig. 3A–D en Vera *et al.*, 2025). Esta característica, junto a la morfología, es clave para identificar las regiones anterior y posterior de cada pisada y, en consecuencia, inferir el sentido de desplazamiento a partir del margen que exhibe la mayor profundidad. Para esta instancia del análisis, se consideraron únicamente aquellas huellas en las que fue posible distinguir dichas regiones, a fin de garantizar una correcta interpretación direccional (Fig. 7.4). Así, se identificó el eje anteroposterior de cada pisada monodáctila y se lo representó mediante vectores (flechas) que indican la dirección y sentido de desplazamiento (Fig. 7.5A y C).

Para la construcción de los diagramas de roseta se midió la orientación con respecto al norte magnético de las pisadas incluidas en el análisis direccional (ver Sección 2.2.6 del Capítulo 2). En el Apéndice 4 se detallan todos los valores obtenidos para dicho análisis.

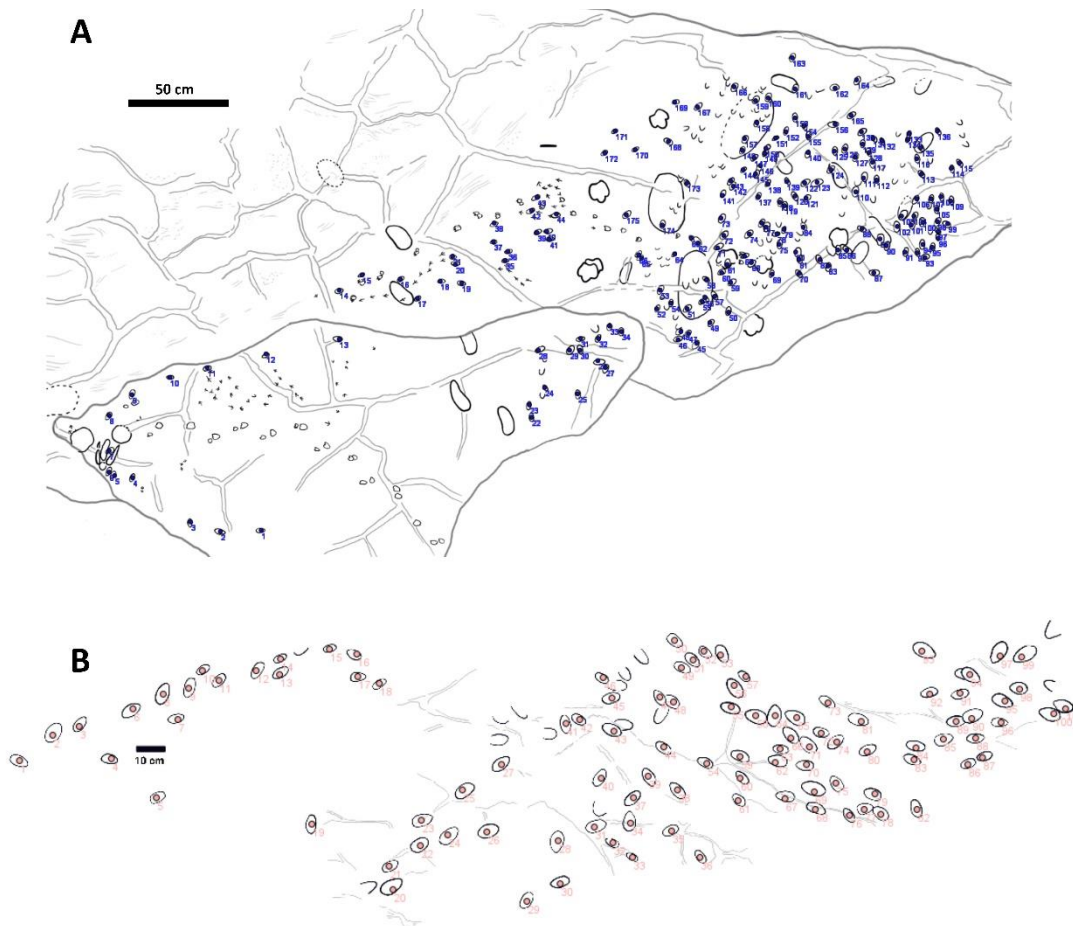


Figura 7.4. Conteo de las huellas consideradas para el análisis direccional para las dos superficies de pisoteo preservadas en las formaciones Toro Negro y Huayquerías. **A.** Esquema de la superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro, en el que se indican las 247 pisadas de morfología oval incluidas en el estudio. **B.** Esquema de la superficie correspondiente a la Formación Huayquerías, donde se señalan las 111 huellas ovales seleccionadas para el análisis.

Una vez obtenidos los gráficos de roseta, puede observarse que, en la superficie de la Formación Toro Negro, la dirección predominante de las pisadas revela una tendencia inferida hacia el sur y suroeste (S-SO), entre los 190° y 210° (Fig. 7.5A–B). Las huellas en

este sitio se conservan como moldes naturales sobre la cara de un gran bloque caído, exponiendo el contramolde de la superficie original de pisoteo. Como resultado, las orientaciones medidas sobre el molde representan el sentido inverso al del desplazamiento original de los animales.

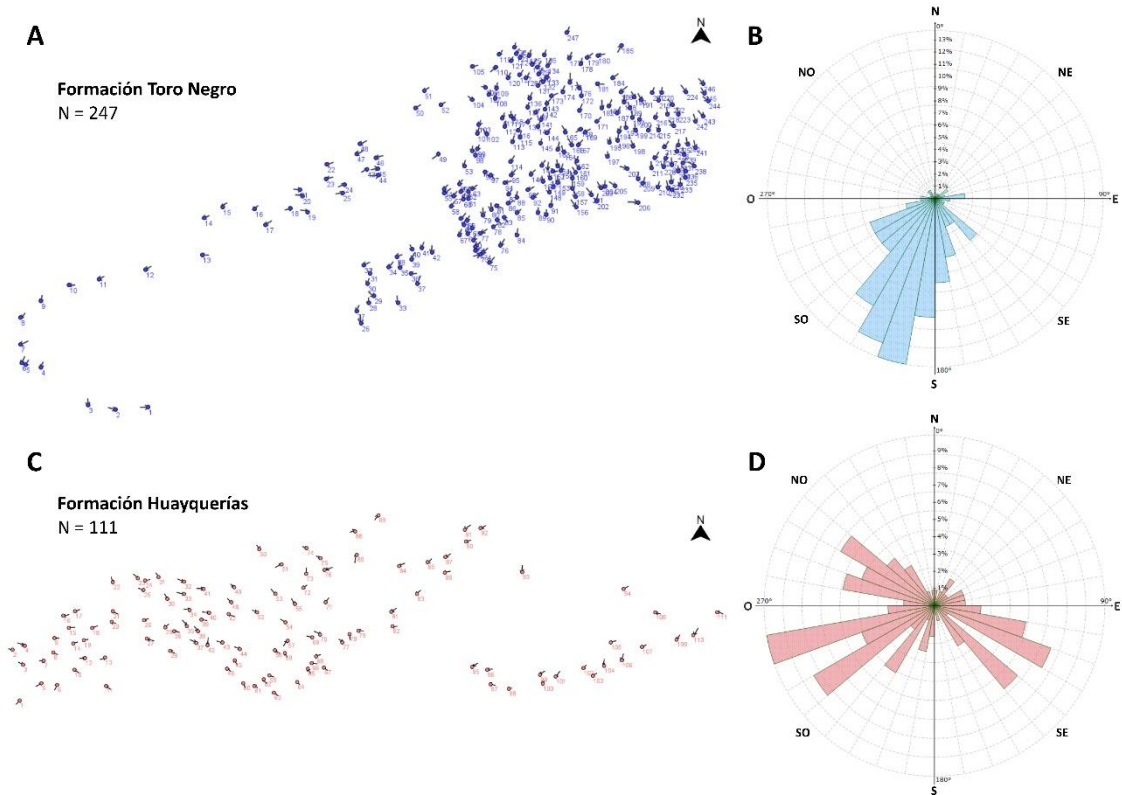


Figura 7.5. Preferencias de orientación de las huellas identificadas como *Okana andina* en ambas superficies de pisoteo. **A.** Mapeo completo de las huellas de la Formación Toro Negro, con vectores alineados al eje longitudinal de cada pisada y sus respectivas etiquetas. **B.** Diagrama de rosa que ilustra las orientaciones de las huellas dentro de la superficie de pisoteo de la Formación Toro Negro. **C.** Mapeo completo de las huellas de la Formación Huayquerías, con vectores asignados a cada pisada y sus correspondientes etiquetas. **D.** Diagrama de rosa que muestra las direcciones de avance de las huellas monodáctilas en la superficie de pisoteo de la Formación Huayquerías. Los valores calculados para todas las huellas fósiles están detallados en el Apéndice 4.

Por otro lado, en la superficie de pisoteo de la Formación Huayquerías las huellas se encuentran preservadas como *true tracks* sobre una superficie que se interpreta como original (Vera *et al.*, 2025), por lo que la interpretación del diagrama de roseta no requiere corrección direccional como sucede en la superficie de la Formación Toro Negro. El análisis direccional de las huellas asignadas a *Okana andina* en este sitio, representado mediante un diagrama de roseta (Fig. 7.5D), revela una distribución angular no aleatoria, con una predominancia de orientaciones más cercanas al oeste y suroeste (O-SO), particularmente entre los 240° y 270° (Fig. 7.5D). Si bien también se registran orientaciones secundarias hacia el sureste (SE) y el noroeste (NO), la concentración principal hacia el oeste indica una direccionalidad preferente.

7.4. Comportamiento social inferido en proterotéridos

7.4.1. Interpretación integral del análisis de espacial y tafonómico

Con el objetivo de identificar posibles evidencias de comportamiento social en litopternos proterotéridos a partir del registro icnológico presente en los sitios analizados en esta tesis, se llevó a cabo un análisis detallado de las características espaciales de los niveles portadores de huellas, la secuencia temporal de eventos de pisoteo y de variaciones de las condiciones del sustrato, así como de los modos de preservación de las huellas fósiles. Ambas superficies de estratificación exhiben un elevado grado de pisoteo, lo que dificulta el reconocimiento claro de rastrilladas debido a la homogeneidad de las acumulaciones de huellas. No obstante, la morfología general de las huellas es nítida y consistente en ambos sitios, caracterizándose por ser impresiones de autopodios monodáctilos, de forma ovalada, con paredes verticales bien definidas y una profundidad constante en todas las pisadas que varía a lo largo del eje anteroposterior (ver Secciones 4.2.1 y 4.3.1 del Capítulo 4).

En la superficie portadora de huellas de la Formación Toro Negro (ver Sección 3.2), las pisadas se registran en el techo de una barra arenosa de un sistema fluvial anastomosado (Krapovickas *et al.*, 2009) y se preservan como contramoldes naturales dentro de una asociación icnotaxonómica diversa (Krapovickas *et al.*, 2009; De La Fuente *et al.*, 2025; Vera *et al.*, 2025). El análisis tafonómico de esta superficie revela que su formación fue el resultado de múltiples pulsos de actividad biológica por parte de distintos animales, en combinación con sucesivos eventos de desecación y rehidratación del sustrato. La relación observada entre la sobreimpresión de diferentes icnotaxones y la presencia de estructuras sedimentarias, como grietas de desecación y óndulas de adhesión, sugiere que el episodio de pisoteo atribuido a proterotéridos ocurrió como un único evento de desplazamiento sobre un sustrato blando.

Por su parte, en los afloramientos de la Formación Huayquerías, las huellas ovales asignadas a *Okana andina* se disponen a lo largo de una extensa superficie de estratificación (ver Sección 3.3), formando parte de una asociación icnológica de baja diversidad. Estas pisadas se preservan sobre la parte superior de depósitos de pelitas laminadas y no presentan evidencias de estratificación interna dentro de las impresiones. La profundidad uniforme de las huellas y el ángulo subvertical de sus paredes sugieren condiciones de sustrato homogéneas en todo el sitio. Estos rasgos respaldan la interpretación de que se trata de *true tracks* y que la superficie que las contiene representa la superficie original por donde ocurrió el tránsito de los animales. En comparación con lo observado en la superficie de la Formación Toro Negro, las huellas de Huayquerías presentan menor profundidad y grietas de desecación menos abundantes y finas, lo que sugiere que el sustrato originalmente estaba compuesto por una capa pelítica más delgada.

La identificación de la cronología de los eventos superpuestos en la superficie analizada en la Formación Huayquerías es más dificultosa debido a la monodominancia de un único tipo de huella, *Okana andina*, y a la escasa presencia de grietas de desecación.

Sin embargo, el reducido volumen de sobreimpresiones sugiere que el paso del grupo de proterotéridos ocurrió como un único episodio de pisoteo sobre la misma paleosuperficie. Es decir que, durante un intervalo temporal relativamente breve, probablemente un grupo de animales atravesó el sustrato expuesto bajo condiciones ambientales y sedimentarias constantes.

7.4.2. Interpretación integral del análisis de direcciones de las pisadas

Las tendencias de orientación registradas en huellas fósiles constituyen una herramienta clave para el análisis de patrones de locomoción y comportamiento social en vertebrados extintos, ya que permiten inferir tanto desplazamientos individuales como posibles evidencias de comportamiento gregario (Barco *et al.*, 2006; Castanera *et al.*, 2024). En este contexto, el caso analizado en esta tesis revela que la agrupación de huellas de *Okana andina* en la Formación Toro Negro exhibe una marcada tendencia unidireccional, con la mayoría de las huellas orientadas hacia el sur y suroeste (S-SO) a lo largo de casi toda la superficie pisoteada, y con una mayor concentración en el Sector A (Fig. 7.1B; Fig. 7.4A–B). En concordancia con esta orientación predominante, algunas huellas se disponen en patrones alineados que probablemente representan rastrilladas, siguiendo la misma dirección (Fig. 7.5A–B; véase también Sección 4.2.2, Fig. 4.17G). En conjunto con la evidencia aportada por el análisis tafonómico previamente discutido, la disposición de las huellas monodáctilas en la acumulación de la Formación Toro Negro sugiere que los proterotéridos se desplazaban de manera simultánea en una misma dirección, lo que constituye una posible evidencia de comportamiento gregario asociado a desplazamientos coordinados.

Considerando que el nivel portador de huellas corresponde a una barra arenosa expuesta dentro de un sistema fluvial anastomosado (Krapovickas *et al.*, 2009), donde las fluctuaciones en los niveles de humedad habrían generado variaciones localizadas en la consistencia del sustrato y en los modos de preservación, las cuales se reflejan en las diferencias observadas entre los sectores A, B y C (Fig. 7.1). En función de ello, es posible hipotetizar que este desplazamiento direccional responde al cruce de un sistema fluvial o al tránsito a lo largo de un camino expuesto, como las barras arenosas dentro del canal (Vera *et al.*, 2025). Además, rasgos ambientales como canales activos, áreas encharcadas o sectores con vegetación pudieron condicionar la trayectoria de los animales, favoreciendo su desplazamiento a lo largo de rutas específicas dentro del paisaje. En este sentido, la evidencia icnológica respalda el escenario de un grupo movilizándose a través de un corredor específico dentro del paisaje.

Por su parte, la Formación Huayquerías muestra un patrón de orientación distinto al registrado en Toro Negro. En la superficie analizada, las huellas presentan tres orientaciones principales: sureste (SE), noroeste (NO) y oeste (O), con una tendencia más marcada hacia el oeste, evidenciada por la mayor concentración de pisadas (Fig. 7.5D). También algunas huellas que se disponen en un patrón continuo, que podrían interpretarse como rastrilladas, siguen esta orientación preferencial, al igual que en Toro Negro.

Asimismo, se identifica una tendencia secundaria en direcciones opuestas, sureste (SE) y noroeste (NO), lo que sugiere un patrón de desplazamiento bidireccional entre ambos sentidos (Fig. 7.5D). Diversos autores han relacionado este tipo de orientaciones opuestas con controles paleogeográficos y paleoambientales, los cuales pueden influir en las trayectorias seguidas por los animales y, consecuentemente, en la distribución espacial de las huellas como (Moratalla y Hernán, 2010; Wagensommer *et al.*, 2012). Por ejemplo, una condición frecuente observada tanto en rastrilladas fósiles como actuales es la alineación paralela a líneas de costa, comúnmente asociada al movimiento de animales entre distintos sectores de un cuerpo lacustre. En estos casos, la costa actúa como un factor ambiental que ejerce una influencia significativa sobre la distribución de la actividad faunística (Cohen *et al.*, 1993). Además de estas dos tendencias principales, se registra una pequeña proporción de huellas orientadas hacia el noreste (NE), en dirección opuesta a la predominante (Fig. 7.5D). En este contexto, el análisis de la distribución de orientaciones en la superficie de la Formación Huayquerías, junto con el hecho de que el nivel portador de huellas corresponde a un depósito de llanura de inundación donde también caminaron otros mamíferos, como lo evidencia una extensa rastrillada de perezoso que avanza hacia el este a pocos metros y otras huellas tridáctilas impresas por macrauchenidos (Romano *et al.*, 2023), sugiere que los proterotéridos se desplazaban libremente por el área. Es posible que se acercaran al margen del río para beber, alimentarse o transitar sin restricciones, moviéndose tanto de forma subparalela como perpendicular a la línea de costa (Vera *et al.*, 2025).

7.4.3. Implicancias paleoetológicas

Las referencias al comportamiento social en ungulados nativos de América del Sur son escasas en la literatura científica, siendo el reciente trabajo de Vera *et al.* (2025) una de las pocas excepciones. No obstante, algunos aspectos conductuales pueden inferirse a partir de la familia Macraucheniiidae, en la cual se ha sugerido la existencia de hábitos gregarios basados en una acumulación fósil que indicaría la coexistencia de al menos tres individuos, similar a lo observado en ciertos camélidos modernos (Gelfo *et al.*, 2008; Gelfo, 2020). Al tratarse de un clado extinto sin análogos actuales, el análisis presentado en Vera *et al.* (2025) aporta la primera evidencia directa y confiable de vida en grupo en proterotéridos monodáctilos y, potencialmente, en ungulados nativos extintos de Sudamérica, donde el comportamiento social había sido hasta ahora inferido únicamente de manera indirecta en algunos casos.

Aunque las superficies portadoras de huellas de las formaciones Toro Negro y Huayquerías carecen de rastrilladas paralelas bien definidas, ambos sitios conservan acumulaciones homogéneas de huellas atribuidas al mismo icnotaxón, *Okana andina*. En ambas localidades, la alta densidad de impresiones, la preservación uniforme y la morfología compartida sugieren que múltiples individuos se desplazaron sobre la misma superficie en un lapso relativamente corto. El contexto icnológico y sedimentológico respalda la interpretación de un evento de pisoteo monoespecífico y casi sincrónico.

Tradicionalmente, la evidencia icnológica más aceptada para inferir comportamiento social en vertebrados extintos se basa en la presencia de rastrilladas paralelas con morfología, velocidad y orientación consistentes (Currie y Eberth, 2010). Sin embargo, los agrupamientos densos y superpuestos de huellas también pueden reflejar actividades grupales, siendo una línea de evidencia, también aceptada, utilizada previamente para sitios con huellas fósiles de dinosaurios, donde la homogeneidad y la sobreimpresión se consideran indicadores de interacciones sociales (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). En el caso de *Okana andina*, los productores de estas generaron superficies densamente pisoteadas, con mínima evidencia de separación en las rastrilladas, pero con morfología y direccionalidad consistentes.

Este patrón puede ser comparado a lo que se observa en la actividad de ungulados gregarios modernos, que suelen dejar sus huellas agrupadas y/o superpuestas en corredores de tránsito frecuentados, sitios de descanso o puntos de acceso al agua (Jarman, 1974; Szemán *et al.*, 2021). Aunque estas acumulaciones carecen de rastrilladas alineadas definidas, reflejan una actividad coordinada y presencia grupal. Por lo tanto, las tendencias observadas en las formaciones Toro Negro y Huayquerías podrían indicar desplazamientos grupales y comportamiento social en proterotéridos extintos.

Un patrón muy similar al observado en los sitios fosilíferos puede reconocerse en ungulados actuales, los cuales frecuentemente dejan sus huellas a lo largo de las riberas fluviales. Un ejemplo representativo de esta dinámica fue documentado en el Parque Nacional El Palmar, en la provincia de Entre Ríos, Argentina, a partir del comportamiento del ciervo axis (*Axis axis*), una especie exótica originaria de Asia. Estos cérvidos realizan desplazamientos diarios entre ambientes de bosque y pastizal, dejando impresas sus huellas al transitar por las márgenes del río. Los ciervos axis suelen conformar grandes manadas que se mantienen dentro de áreas relativamente delimitadas (Gürtler *et al.*, 2018), y presentan una estructura social flexible, en la que los individuos se integran o separan con facilidad del grupo (Mishra, 1982). Según las condiciones del entorno, los ejemplares pueden observarse en forma solitaria o formando agrupaciones de hasta 150 individuos o más (Barrette, 1991, y referencias allí citadas).

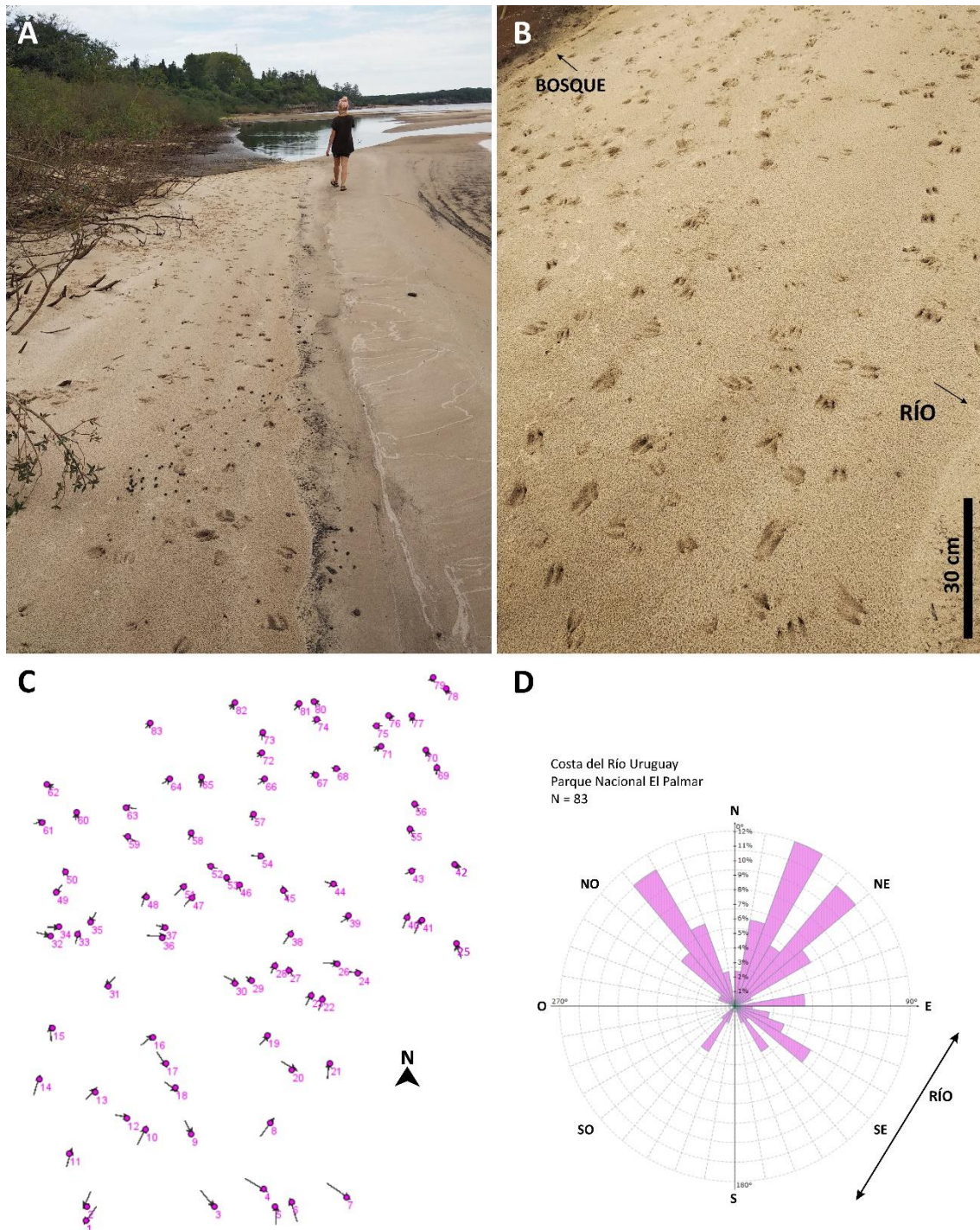


Figura 7.6. Ejemplo de acumulaciones de pisadas en ungulados actuales (*Axis axis*) en el Parque Nacional El Palmar. **A.** Fotografía de la costa del Río Uruguay, donde una manada de ciervos axis dejó una concentración de pisadas luego de visitar el río. **B.** Fotografía en detalle de la superficie pisoteada por los ciervos. **C.** Mapeo completo de las huellas del Parque Nacional El Palmar, con vectores asignados a cada pisada y sus correspondientes etiquetas. **D.** Diagrama de rosa que muestra las direcciones de avance de las pisadas.

Observaciones directas realizadas sobre una manada de aproximadamente cien individuos en la ribera del Río Uruguay (comunicación personal con guardaparques) evidencian una dinámica comparable a la inferida para los sitios portadores de huellas fósiles. En este caso actual se aplicó la misma metodología interpretativa empleada en

las formaciones estudiadas: se realizó un relevamiento de las huellas en un sector determinado (Fig. 7.6A–B), se representaron mediante vectores (Fig. 7.6C) y se elaboró un diagrama de roseta para analizar la orientación de las pisadas con respecto al norte magnético (Fig. 7.6D). El diagrama obtenido muestra una distribución predominante hacia el noreste (NE) y noroeste (NO), con una menor proporción de huellas orientadas al sureste (SE). Esta distribución direccional, al compararse con la registrada en las formaciones Toro Negro y Huayquerías, revela un patrón similar: los animales presentan una orientación general marcada, pero también evidencian desplazamientos bidireccionales que reflejan movimientos entre el río y el interior del bosque, así como una tendencia dominante de tránsito longitudinal a lo largo de la ribera. Este caso contemporáneo constituye un valioso análogo actual que permite ilustrar e interpretar, desde una perspectiva ecológica y comportamental, los procesos que pudieron haber generado patrones similares en el registro icnológico del pasado.

Evaluación de posibles escenarios de formación

Con el objetivo de explicar el origen de las superficies con alta densidad de huellas registradas en los sitios de las formaciones Toro Negro y Huayquerías, se evaluaron distintos escenarios planteados como hipótesis:

- ***H1. Desplazamiento grupal cuasi sincrónico (hipótesis central)***

La hipótesis principal plantea que las densas acumulaciones monoespecíficas de huellas interpretadas como *Okana andina* fueron generadas por múltiples individuos que se desplazaban en conjunto dentro de un intervalo temporal reducido. Esta interpretación se sustenta en cuatro líneas principales de evidencia:

- 1) Consistencia tafonómica, con huellas que presentan un tipo de preservación uniforme, incluyendo profundidad y fidelidad, lo que sugiere su formación bajo condiciones homogéneas del sustrato en una ventana temporal acotada;
- 2) Distribución espacial, caracterizada por acumulaciones densas y homogéneas compuestas exclusivamente por un único icnotaxón;
- 3) Coherencia direccional, reflejada en las orientaciones predominantes (Toro Negro) o sistemático (Huayquerías) de las huellas, compatibles con un movimiento grupal organizado; y
- 4) Analogía con el comportamiento de ungulados actuales, en los cuales las superficies pisoteadas suelen estar asociadas a actividades gregarias durante desplazamientos colectivos o momentos de congregación.

- ***H2. Acumulación no sincrónica***

Un escenario alternativo propone que las superficies se formaron por el paso repetido de individuos solitarios a lo largo de un período prolongado. Sin embargo, la morfología y preservación uniformes, junto con la ausencia de retrabajo de la superficie entre generaciones de huellas, contradicen una acumulación prolongada en el tiempo.

- ***H3. Agregación temporal en recursos localizados***

Esta hipótesis sugiere una congregación de corta duración en torno a un recurso como fuentes de agua o alimento. Si bien es plausible, pierde fuerza ante la falta de concentración de huellas en puntos focales específicos, la direccionalidad

predominante (especialmente en Toro Negro), y la ausencia de evidencia de comportamiento estacionario. Además, especies solitarias con amplios rangos de distribución y escasa superposición espacial difícilmente generarían acumulaciones tan densas en períodos breves.

- *H4. Restricción espacial por barreras ambientales*

La concentración de huellas podría deberse a que los animales fueron canalizados a través de corredores estrechos (por ejemplo, riberas, barreras vegetales). En Huayquerías, la orientación multidireccional de las huellas descarta un encauzamiento forzado. En Toro Negro, la barra arenosa pudo haber facilitado el tránsito, pero no lo restringió. Asimismo, el paso independiente de individuos solitarios por áreas confinadas probablemente habría generado rastros dispersos o intersecados, en lugar de las configuraciones densas y superpuestas observadas.

- *H5. Preservación tafonómica selectiva*

Un sesgo tafonómico debido a la heterogeneidad del sustrato podría, en teoría, influir en la distribución de las huellas. No obstante, la consistencia en el tipo de preservación, la ausencia de retrabajo sedimentario y los contornos bien definidos en cada superficie contradicen esta hipótesis. Además, el tránsito de animales solitarios en diferentes momentos esperablemente habría producido huellas dispersas y con firmas tafonómicas variables.



CAPÍTULO 8: Conclusiones

CAPÍTULO 8: CONCLUSIONES

8.1. Del análisis icnotaxonómico

El análisis desarrollado en esta tesis integra el registro de todas las unidades geológicas del Neógeno–Cuaternario de Argentina conocidas que preservan huellas atribuibles a litopternos, tanto macrauchenídeos como proterotéridos. Este conjunto abarca un marco geográfico y estratigráfico amplio, incluyendo las formaciones Vinchina, Toro Negro, Huayquerías, Chiquimil, Río Negro y la Secuencia Agua Blanca de Pehuen Co, donde se conocía previamente la presencia de estos icnofósiles. A ello se suman dos nuevas localidades icnológicas, correspondientes a las formaciones Andalhuala y Rodeo, constituyendo los primeros registros de huellas de litopternos en dichas unidades. Estos hallazgos amplían significativamente la distribución geográfica del grupo, extendiéndola hacia el centro de la provincia de Catamarca y hacia la provincia de San Juan.

Dentro de las huellas tridáctilas y monodáctilas estudiadas se reconocen los siguientes icnotaxones y morfotipos:

- *Macrauchenichnus rector* (formaciones Toro Negro y Río Negro), caracterizado por contornos subcirculares, escotadura posterior leve y tres impresiones digitales anchas, cortas, con extremos redondeados y con la impresión del dígito III más prominente.
- *Macrauchenichnus troyana* (formaciones Vinchina, Huayquerías y Rodeo), de contorno subcuadrangular, con una escotadura posterior marcada y dos escotaduras laterales. Las tres impresiones digitales presentan extremos redondeados y dígito III es el más largo y ancho. En las rastrilladas, las huellas se disponen en *sets* mano-pie espaciados, sin embargo, reconocer la identidad de cada pisada es dificultoso debido a la marcada homopodia.
- cf. *Macrauchenichnus troyana* (formaciones Huayquerías y Chiquimil), con contorno subcuadrangular y márgenes laterales rectos a redondeados. Las impresiones de los dígitos son subiguales en tamaño y con ápices romos a levemente triangulares, en ocasiones el dígito III presenta una constricción basal. Las rastrilladas presentan un patrón similar al de *Macrauchenichnus troyana*.
- *Macrauchenichnus* isp. A (Formación Vinchina), representado por una rastrillada con pisadas dispuestas de forma alternada, subrectangulares, con escotadura posterior definida y con impresiones digitales de ápice redondeado.
- *Macrauchenichnus* isp. B (Formación Andalhuala), con rastrilladas conformadas por *sets* mano-pie, donde el pie sobreimprime la mano. Las huellas se encuentran preservadas bajo fuerte influencia tafonómica, donde los bordes de expulsión y el

colapso interno del sedimento dificultan la preservación de detalles de los dígitos, aunque el contorno general y la escotadura posterior sustentan la asignación.

- cf. *Macrauchenichnus* isp. (Formación Vinchina), conformado por estructuras semicirculares poco definidas que, según el contexto tafonómico y faunístico, pueden ser atribuidas a la actividad de mamíferos de tamaño medio.

- *Eumacrauchenichnus patachonicus* (Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co), de morfología convergente con *Macrauchenichnus rector*, pero de mayor tamaño; su diferenciación es discutida, y los resultados aquí obtenidos apoyan la sinonimia con *Macrauchenichnus*, en concordancia con criterios icnotaxonómicos actuales.

- *Llastaya yesera* (formaciones Vinchina y Huayquerías), mayormente tridáctilas, aunque excepcionalmente tetradáctilas en impresiones profundas de la mano; presentan contorno subtriangular general y márgenes laterales rectos. La impresión del dígito III es la más larga y ancha, con una terminación roma, mientras que las laterales presentan extremos agudos.

- *Okana andina* (formaciones Toro Negro y Huayquerías), caracterizada por ser impresiones monodáctilas homópodas, de forma ovalada, con el extremo anterior angosto y el posterior ancho, registradas en agrupaciones densas de huellas.

El análisis de morfometría geométrica permitió cuantificar la variabilidad morfológica, evidenciando que esta se encuentra principalmente influenciada por la relación largo/ancho de las huellas, la divergencia de los dígitos externos y el grado de pronunciación de la escotadura posterior. Asimismo, la distribución de las muestras en el morfoespacio respalda la validez de los icnotaxones identificados de manera observacional, consolidando la diferenciación entre ellos.

8.2. Del análisis de productores

El análisis morfométrico y comparativo realizado permitió estimar las afinidades biológicas de los icnotaxones reconocidos, integrando evidencias de la masa corporal estimada en restos fósiles óseos y basados en las huellas, la estimación de la distancia gleno-acetabular y la morfología de las pisadas observada:

- *Macrauchenichnus rector*

Asociado a litopternos macrauquénidos de gran tamaño de entre 154,96 kg a 703,47 kg. Los valores de masa corporal concuerdan con los rangos estimados para *Promacrauchenia* y *Huayqueriana*, considerados los productores más plausibles según su distribución cronológica y geográfica.

- *Macrauchenichnus troyana* y cf. *Macrauchenichnus troyana*

Producidos por macrauquénidos de porte medio, con una masa corporal estimada de entre 49,4 kg y 240,82 kg. Este rango puede corresponderse con especies mayormente

de *Theosodon*. También con *Micrauchenia* y *Llullataruca*, aunque sus masas estimadas son inferiores a las inferidas para las huellas.

- *Macrauchenichnus* isp. A y B

Pisadas atribuidas a macrauquénidos de tamaño medio, aunque las condiciones tafonómicas y la preservación parcial de las huellas limitan la precisión de la asignación. En el caso de *M.* isp. A, la masa corporal promedio estimada es de 386,2 kg, lo que sugiere un productor con características comparables a las propuestas para *M. troyana*. Por su parte, *M.* isp. B podría vincularse, ya sea con *Promacrauchenia*, de acuerdo con el registro fósil documentado en la región, o con *Huayqueriana*, por analogía morfológica con huellas previamente atribuidas a este taxón.

- *Eumacrauchenichnus patachonicus*

El tamaño y morfología de las huellas permiten atribuirles inequívocamente a *Macrauchenia patachonica*, único macrauquénido de edad pleistocena registrado en la región hasta el momento.

- *Llastaya yesera*

La morfología y las estimaciones de masa corporal sugieren como productores a toxodóntidos de entre 28,93 kg y 174,73 kg, particularmente formas similares a *Adinotherium*.

- *Okana andina*

Pisadas atribuidas a litopternos proterotéridos de entre 6 y 51 kg con miembros funcionalmente monodáctilos y homópodos. Morfológicamente, presentan similitudes con taxones registrados en unidades más jóvenes, como *Thoatherium* y *Licaphrium*, o bien con *Eoauchenia*, considerando su proximidad geográfica en el registro fósil.

8.3. Del análisis de marcha

- El análisis neoicnológico comparativo entre rastrilladas fósiles de macrauquénidos y los patrones registrados en camélidos y équidos actuales permitió establecer marcos de referencia robustos para interpretar estilos de marcha en organismos extintos sin descendientes directos.

- La variación en la distancia entre huellas consecutivas se reveló como un parámetro clave para discriminar entre diferentes estilos locomotores, complementando las métricas icnológicas clásicas y resultando especialmente útil en icnotaxones con homopodia marcada.

- Las rastrilladas fósiles de macrauquénidos analizadas muestran afinidades más estrechas con marchas simétricas de tipo *pace*, semejantes a las documentadas en guanacos actuales, lo que sugiere que este estilo de marcha habría constituido un modo de desplazamiento recurrente en el grupo.

- No obstante, ciertos registros, como la rastrillada de Pehuen Co, presentan configuraciones que podrían reflejar transiciones hacia marchas asimétricas, mientras que las rastrilladas de Andalhuala exhiben patrones atípicos posiblemente vinculados a condiciones singulares del sustrato.

8.1. Del análisis paleoetológico

- El análisis de las acumulaciones de huellas fósiles en las formaciones Toro Negro y Huayquerías constituye una evidencia icnológica sólida para inferir posibles comportamientos gregarios en litopternos proterotéridos de autopodios funcionalmente monodáctilos. En particular, las concentraciones monoespecíficas y homogéneas de *Okana andina* sugieren que múltiples individuos de la misma especie se desplazaban de manera coordinada en grupo.

- La disposición y orientación de las huellas refuerzan la hipótesis de que ciertos proterotéridos presentaban comportamientos gregarios, con una organización social comparable a la observada en ungulados actuales.

- En la Formación Toro Negro, las orientaciones de las huellas indican un desplazamiento direccional y coordinado a lo largo de una barra arenosa, lo que sugiere que los individuos se movilizaron de manera conjunta en un único evento. En contraste, en la Formación Huayquerías, las huellas evidencian un movimiento grupal más libre y disperso a través de una extensa planicie de inundación, lo que apunta a patrones de desplazamiento menos estructurados.

Bibliografía

- Aba, M., Bianchi, C., Cavilla, V., 2010, South American camelids: Behaviour of Exotic Pets, Elsevier, 157–167.
- Abbassi, N., Melchor, R.N., Díaz-Martínez, I., 2025, Ichnotaxonomy of Paleogene and Neogene tetrapod tracks: Vertebrate Ichnology, Elsevier, 749–892.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13837-9.00005-6>
- Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P., Ortiz-Jaureguizar, E., 1997, Chronological correlation, paleoecology and paleogeography of the Late Cenozoic South American Rionegran Land-Mammal fauna: a review: *Revista Española de Paleontología* 12, 249–255.
- Alexander, R.D., 1974, The Evolution of Social Behavior: *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 325–383.
- Alexander, R.M., 1984, The Gaits of Bipedal and Quadrupedal Animals: *The International Journal of Robotics Research* 3(2), 49–59.
<https://doi.org/10.1177/027836498400300205>
- Alexander, R.M., Jayes, S.A., Maloiy, G.M.O., Wathuta, M.E., 1979, Allometry of the limb bones of mammals from shrews (Sorex) to elephant (Loxodonta): *Journal of Zoology* 189, 305–314.
- Alexander, R.M.N., 1976, Estimates of speeds of Dinosaurs: *Nature* 261(5556), 129–130. <https://doi.org/10.1038/261129a0>
- Alonso-Muruaga, P.J., Buatois, L.A., 2012, La Formación Vallecito (Mioceno Inferior) y su contenido icnológico.: I Simposio del Mioceno Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina, Resúmenes, San Miguel de Tucumán.
- Alonso, M.S., 2011, Estratigrafía, sistemas depositacionales y aspectos composicionales del relleno neógeno de la cuenca Rodeo-Iglesia, San Juan, Argentina: Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Ameghino, F., 1894, Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*: *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15, 603–660.
- Ameghino, F., 1887, Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata: *Boletín Museo de La Plata* (5), 445–469.
- Amidon, W.H., Ciccioli, P.L., Marensi, S.A., Limarino, C.O., Fisher, G., Burch Burbank, D.W., Kylander-Clark, A., 2016, U-Pb ages of detrital and volcanic zircons of the Toro Negro Formation, northwestern Argentina: Age, provenance and sedimentation rates: *Journal of South American Earth Sciences* 70, 237–250.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2016.05.013>
- Andreis, R.R., 1965, Petrografía y paleocorrientes de la Formación Río Negro (tramo General Conesa- boca del Río Negro): *Revista Del Museo de La Plata*.

- Andrews, P., Lord, J.M., Evans, E.M.N., 1979, Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas: *Biological Journal of the Linnean Society* 11(2), 177–205. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1979.tb00034.x>
- Angulo, R.J., Casamiquela, R.M., 1982, Estudio estratigráfico de las unidades aflorantes en los acantilados de la costa norte del Golfo de San Matías (Río Negro y extremo austral de Buenos Aires) entre los meridianos 62° 30' y 64° 30' W: *Mundo Ameghiniano* 2, 20–73.
- 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. <https://doi.org/10.1080/10420940802470714>
- Aramayo, S.A., 2007, Neogene vertebrate palaeoichnology of the north Atlantic coast of the Río Negro Province, Argentina: *Arquivos do Museu Nacional* 65(4), 573–584.
- Aramayo, S.A., 1999, Nuevo registro de icnitas de la Formación Río Negro (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) provincia de Río Negro, Argentina: XIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 36, 5.
- Aramayo, S.A., 1997, Cronología radiocarbónica de localidades fosilíferas pleistocenas y holocenas de la costa Sud-sudeste de la Provincia de Buenos Aires: VI Congreso de ABEQUA. Reunión Latinoamericana del Cuaternario. Curitiba, Brasil.- Resumen expandido.
- Aramayo, S.A., de Bianco, T.M., 2008, Late quaternary palaeoichnological sites from the Southern Atlantic coast of Buenos Aires Province, Argentina: Mammal, bird and hominid evidence: *Ichnos: an International Journal of Plant and Animal* 16(1–2), 25–32. <https://doi.org/10.1080/10420940802470714>
- Aramayo, S.A., Manera de Bianco, T., 1996, Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves en el yacimiento paleoicnológico de Pehuén - Co (Pleistoceno tardío) Provincia de Buenos Aires, Argentina: *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Espec.* 4, 47–57.
- Aramayo, S.A., Manera de Bianco, T., 1987, Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno tardío) en la localidad de Pehuen-Có (partido de Coronel Rosales), provincia de Buenos Aires, Argentina. Parte I: Edentata, Litopterna, Proboscidea.: IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia 532–547.
- Aramayo, S.A., Manera de Bianco, T., Bastianelli, N. V., Melchor, R.N., 2015, Pehuen Co: Updated taxonomic review of a late Pleistocene ichnological site in Argentina: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 439, 144–165. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.006>
- Aramayo, S.A., Schillizzi, R.A., Téllez, B.G., 2002, Evolución paleoambiental del cuaternario en la costa Atlántica del sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina: *Revista de la Sociedad Geológica de España* 15(1), 95–104.
- Armella, M.A., Bonini, R.A., 2020, Biostratigraphic significance of the presence of

- Protypotherium cf. *P. antiquum* Ameghino 1885 (Interatheriidae, Notoungulata) in the late Miocene of Northwestern Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 102, 102676. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102676>
- Armella, M.A., Ortiz, P.E., Ibáñez, L., Madozzo Jaén, M.C., Carro, V.T., 2025, A long fossil trackway assigned to an ungulate from the Chiquimil Formation (Late Miocene, Messinian), Santa María valley, Catamarca, Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 151, 105270. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105270>
- Astibia, H., Suberbiola, X.P., Payros, A., Murelaga, X., Berreteaga, A., Baceta, J.I., Badiola, A., 2007, Bird and mammal footprints from the Tertiary of Navarre (Western Pyrenees): *Ichnos* 14(3–4), 175–184. <https://doi.org/10.1080/10420940601049917>
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I., 2006, New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): an example of gregarious behaviour in theropod dinosaurs: *Ichnos* 13(4), 237–248. <https://doi.org/10.1080/10420940600843682>
- Barnosky, A.D., Lindsey, E.L., Villavicencio, N.A., Bostelmann, E., Hadly, E.A., Wanket, J., Marshall, C.R., 2016, Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(4), 856–861. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505295112>
- Barrette, C., 1991, The size of Axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka: *Mammalia* 55(2). <https://doi.org/10.1515/mamm.1991.55.2.207>
- Bayón, C., Manera de Bianco, T., Politis, G., Aramayo, S., 2011, Following the tracks of the first South Americans: *Evolution: Education and Outreach* 4(2), 205–217. <https://doi.org/10.1007/s12052-011-0335-4>
- Beer, J., Allmendinger, J., Figueroa, D., Jordan, T.E., 1990, Seismic stratigraphy of a Neogene Piggyback Basin, Argentina: *AAPG Bulletin* 74.
- Belvedere, M., Fabre, E., Pandolfi, L., Legal, S., Coster, P., 2025, Stepping into Oligocene. A reassessment of the early Oligocene mammal tracks from Saignon (SE France): *Historical Biology* 37(1), 59–75. <https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2286275>
- Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schirf, M., Uchman, A., 2006, Names for trace fossils: a uniform approach: *Lethaia* 39(3), 265–286. <https://doi.org/10.1080/00241160600787890>
- Biknevicius, A.R., Reilly, S.M., 2006, Correlation of symmetrical gaits and whole body mechanics: debunking myths in locomotor biodynamics: *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 305A(11), 923–934. <https://doi.org/10.1002/jez.a.332>
- Billet, G., 2011, Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and

- dental characters: *Journal of Systematic Palaeontology* 9(4), 481–497.
<https://doi.org/10.1080/14772019.2010.528456>
- Blanco, R.E., Gambini, R., Fariña, R.A., 2003, Mechanical model for theoretical determination of maximum running speed in mammals: *Journal of Theoretical Biology* 222(1), 117–125. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00019-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00019-5)
- Blanco, R.E., Jones, W.W., Yorio, L., Rinderknecht, A., 2021, *Macrauchenia patachonica* Owen, 1838: Limb bones morphology, locomotory biomechanics, and paleobiological inferences: *Geobios* 68, 61–70.
<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.04.006>
- Bonaparte, J.F., 1965, Nuevas icnitas de la Quebrada del Yeso (La Rioja) y consideraciones acerca de la edad de los afloramientos.: *Acta Geol Lill* 7, 5–16.
- Bonaparte, J.F., Morales, J., 1997, Un primitivo Notonychopidae (Litopterna) del Paleoceno inferior de Punta Peligro, Chubut, Argentina: *Estudios Geologicos* 53(5–6), 263–274.
- Bond, M., 1999, Quaternary native ungulates of southern South America. A synthesis.: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, 177–205.
- Bond, M., Cedeño, E., López, G., 1995, Los ungulados nativos de América del Sur: Evolución Biológica Y Climática De La Región Pampeana Durante Los últimos Cinco Millones De Años 259–275.
- Bond, M., Madden, R.H., Carlini, A.A., 2006, A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco formation (Upper Miocene) of Venezuela: *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3), 285–291.
<https://doi.org/10.1017/S1477201906001854>
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M., Tauber, A., 2001, *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene: *Palaeovertebrata* 30((1-2)), 37–50.
- Bondesio, P., 1986, Lista sistemática de los vertebrados terrestres del Cenozoico de Argentina.
- Bonini, R.A., 2014, Bioestratigrafía y diversidad de los mamíferos del Neógeno de San Fernando y Puerta de Corral Quemado (Catamarca, Argentina): Universidad Nacional de La Plata.
- Bonini, R.A., Georgieff, S.M., Candela, A.M., 2017, Stratigraphy, geochronology, and paleoenvironments of Miocene - Pliocene boundary of San Fernando, Belén (Catamarca, northwest of Argentina): *Journal of South American Earth Sciences* 79, 459–471. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.08.020>
- Bonini, R.A., Miño-Boilini, Ángel, R., Brandoni, D., Georgieff, Sergio, M., 2021, New data on the diversity and chronology of late Neogene sloths (Xenarthra, Folivora) from the Villavil-Quillay Basin, Catamarca, Argentina: *Historical Biology* 33(11), 2732–2743. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1826470>
- Bossi, G.E., Georgieff, S.M., Gavrilloff, I.J.C., Ibañez, L.M., Muruaga, C.M., 2001,

- Cenozoic evolution of the intramontane Santa María basin, Pampean Ranges, northwestern Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 14(7), 725–734. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(01\)00058-X](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(01)00058-X)
- Bossi, G.E., Muruaga, C.M., 2009, Estratigrafía e inversión tectónica del rift neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina: *Andean Geology*.
- Bossi, G.E., Ovejero, R., Strecker, M., 1987, Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y de Entre Ríos (Chiquimil). Provincia de Catamarca, Argentina: *Actas X Congreso Geológico Argentino*, vol. 2. San Miguel de Tucumán.
- Bossi, G.E., Palma, R.M., 1982, Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina: *Actas V Congreso Latinoamericano de Geología*, Buenos Aires.
- Bourke, P., 2014, Automatic 3D reconstruction: An exploration of the state of the art: *GSTF Journal on Computing (JoC)* 2(3), 71–75. https://doi.org/10.51762010-3043_2.3.189
- Brandoni, D., Barasoain Goñi, D., González Ruiz, L.R., 2023, Late Miocene Dasypodidae Gray, 1821 (*Xenarthra*, *Cingulata*) from the Toro Negro Formation (Central Andes, Argentina): diversity and chronological and biogeographical implications: *Comptes Rendus Palevol* (1). <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2023v22a1>
- Brown, J.H., West, G.B., 2000, *Scaling in biology*: Oxford University Press.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011, *Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time*: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511975622>
- Buckley, M., 2015, Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic south american ‘ungulates’: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1806). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2671>
- Burmeister, C., 1885, Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente: *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*.
- Butler, R.F., Marshall, L.G., Drake, R.E., Curtis, G.H., 1984, Magnetic polarity stratigraphy and K-Ar dating of late Miocene and early Pliocene continental deposits, Catamarca province. NW Arg.: *The Journal of Geology* 92(6), 623–636.
- Cardonatto, M.C., Melchor, R.N., 2018, Large mammal burrows in late Miocene calcic paleosols from central Argentina: paleoenvironment, taphonomy and producers: *PeerJ* 6, e4787. <https://doi.org/10.7717/peerj.4787>
- Carmona, N.B., Ponce, J.J., Wetzel, A., Bournod, C.N., Cuadrado, D.G., 2012, Microbially induced sedimentary structures in Neogene tidal flats from Argentina: Paleoenvironmental, stratigraphic and taphonomic implications: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 353–355, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.06.021>

- Carrano, M.T., 1997, Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis: *Zoological Journal of the Linnean Society* 121(1), 77–104. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1997.tb00148.x>
- Carrano, M.T., Wilson, J.A., 2001, Taxon distributions and the tetrapod track record: *Paleobiology* 27(3), 564–582. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2001\)027<0564:TDATTT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2001)027<0564:TDATTT>2.0.CO;2)
- Carvalho, I. de S., Leonardi, G., 2021, Fossil footprints as biosedimentary structures for paleoenvironmental interpretation: Examples from Gondwana: *Journal of South American Earth Sciences* 106, 102936. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102936>
- Carvalho, I.S., 2004, Dinosaur footprints from northeastern Brazil: taphonomy and environmental setting: *Ichnos* 11(3–4), 311–321. <https://doi.org/10.1080/10420940490442368>
- Casamiquela, R.M., 1974, El bipedalismo de los Megatheroideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica: *Ameghiniana* 11, 249–282.
- Cassini, G.H., 2013, Skull geometric morphometrics and paleoecology of santacrucian (late early miocene; Patagonia) native ungulates (astrapotheria, litopterna, and notoungulata): *Ameghiniana* 50(2), 193–216. <https://doi.org/10.5710/AMGH.7.04.2013.606>
- Cassini, G.H., Cerdeño, E., Villafañe, A.L., Muñoz, N.A., 2012, Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata): en Vizcaíno, S.F., Kay, R.F., Bargo, M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia*, Cambridge, U.K., Cambridge University Press, 243–286.
- Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., 2012, An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks: *Journal of Mammalian Evolution* 19(1), 9–25. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9179-5>
- Cassini, G. H., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 2012, Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: A predictive equation based on 3D landmarks: *Journal of Zoology* 287(1), 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00886.x>
- Cassini, M.H., 2020, Sexual size dimorphism and sexual selection in artiodactyls: en Taborsky, M. (ed.), *Behavioral Ecology* 31(3), 792–797. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa017>
- Castanera, D., Mampel, L., Cobos, A., 2024, The complexity of tracking stegosaurus and their gregarious behavior: *Scientific Reports* 14(1), 14833. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-64298-9>
- Cerdeño, E., Schmidt, G.I., Romano, C.O., M. Forasiepi, A., 2023, New Miocene–Pliocene Specimens of Toxodontidae (Notoungulata) from the Huayquerías of Mendoza, West-Central Argentina: *Ameghiniana* 60(3).

<https://doi.org/10.5710/AMGH.19.03.2023.3547>

- Cerdeño, E., Vera, B., 2015, A new Leontiniidae (Notoungulata) from the Late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina: *Journal of Systematic Palaeontology* 13(11), 943–962. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.982727>
- Cheme-Arriaga, L., Dozo, M.T., Gelfo, J.N., 2016, A new Cramaucheniinae (Litopterna, Macraucheniidae) from the early Miocene of Patagonia, Argentina: *Journal of Vertebrate Paleontology* 36(6). <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1229672>
- Ciccioli, P.L., 2008, Evolución paleoambiental, estratigrafía y petrología sedimentaria de la Formación Toro Negro (Neógeno), Sierras Pampeanas Noroccidentales (Provincia de La Rioja): Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Ciccioli, P.L., Limarino, C.O., Marensi, S.A., Tedesco, A.M., Tripaldi, A., 2010, Estratigrafía de la cuenca de Vinchina (Terciario), Sierras Pampeanas, provincia de La Rioja: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66(1–2), 146–155.
- Ciccioli, P.L., Marensi, S.A., Amidon, W.H., Limarino, C.O., Kylander-Clark, A., 2018, Alluvial to lacustrine sedimentation in an endorheic basin during the Mio-Pliocene: The Toro Negro Formation, Central Andes of Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 84(March), 69–87. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.03.011>
- Cifelli, R., 1993, The phylogeny of the native South American ungulates.: F. S. Szalay, M. J. Novacek, and M. C. McKenna (eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*. 195–216.
- Cifelli, R., Villaroel, C., 1997, Paleobiology and affinities of *Megadolodus*: *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 265–288.
- Cifelli, R.L., 1991, A new Adiantid Litoptern (Mammalia) from the Miocene of Chile: *Revista Chilena de Historia Natural* 64, 119–125.
- Cifelli, R.L., 1985, South American Ungulate Evolution and Extinction: The Great American Biotic Interchange, 249–266. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-9181-4_9
- Cifelli, R.L., 1983, The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia): *American Museum Novitates* (2772), 49.
- Citton, P., Caratelli, M., Cónsole-Gonella, C., De Valais, S., Montes, R.M., Archuby, F.M., Díaz-Martínez, I., 2022, New Vertebrate Tracks from the Neogene Río Negro Formation (Río Negro Province, Argentina): *Ameghiniana* 59(6). <https://doi.org/10.5710/AMGH.05.11.2022.3496>
- Clemente, C.J., Dick, T.J.M., Glen, C.L., Panagiotopoulou, O., 2020, Biomechanical insights into the role of foot pads during locomotion in camelid species: *Scientific Reports* 10(1), 3856. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60795-9>
- Cohen, A.S., Halfpenny, J., Lockley, M., Michel, E., 1993, Modern vertebrate tracks

- from Lake Manyara, Tanzania and their paleobiological implications: *Paleobiology* 19(4), 433–458. <https://doi.org/10.1017/S009483730001407X>
- Costeur, L., Balme, C., Legal, S., 2009, Early Oligocene mammal tracks from southeastern France: *Ichnos* 16(4), 257–267. <https://doi.org/10.1080/10420940902953197>
- Cripps, P.J., Eustace, R.A., 1999, Radiological measurements from the feet of normal horses with relevance to laminitis: *Equine Veterinary Journal* 31(5), 427–432. <https://doi.org/10.1111/j.2042-3306.1999.tb03844.x>
- Croft, D.A., 2016, *Horned armadillos and rafting monkeys. The fascinating fossil mammals of South America*: Indiana University Press, Bloomington, 320 p.
- Croft, D.A., 2012, Punctuated isolation: the making and mixing of South America's mammals: Patterson BD, Costa LP (eds) *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals.*, The University of Chicago Press, Chicago, 9–19.
- Croft, D.A., 2000, *Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores.*: Ph. D. Thesis, University of Chicago, USA, 311 p.
- Croft, D.A., 1999, Placentals: Endemic South American Ungulates: *Encyclopedia of Paleontology* (July), 890–906.
- Croft, D.A., Flynn, J.J., Wyss, A.R., 2004, Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile: *Fieldiana Geology* 50, 1–52.
- Croft, D.A., Gelfo, J.N., López, G.M., 2020, Splendid innovation: the extinct South American Native Ungulates: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 48(1), 259–290. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-072619-060126>
- Croft, D.A., Lorente, M., 2021, No evidence for parallel evolution of cursorial limb adaptations among Neogene South American native ungulates (SANUs): en Smith, T. (ed.), *PLOS ONE* 16(8), e0256371. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256371>
- Croft, D.A., Radic, J.P., Zurita, E., Charrier, R., Flynn, J.J., Wyss, A.R., 2003, A Miocene toxodontid (Mammalia: Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile: *Revista Geologica de Chile* 30(2), 285–298. <https://doi.org/10.4067/S0716-02082003000200008>
- Cunningham, J.A., Rahman, I.A., Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Donoghue, P.C.J., 2014, A virtual world of paleontology: *Trends in Ecology and Evolution* 29(6), 347–357. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.004>
- Currie, P.J., Eberth, D.A., 2010, On gregarious behavior in *Albertosaurus*: en Sues, H.-D. (ed.), *Canadian Journal of Earth Sciences* 47(9), 1277–1289. <https://doi.org/10.1139/E10-072>
- Dagg, A.I., 1974, The locomotion of the camel (*Camelus dromedarius*): *Journal of Zoology* 174(1), 67–78. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1974.tb03144.x>

- Damuth, J., MacFadden, B.J., 1990, Introduction: body size and its estimation: en Damuth, J. and MacFadden, B.J. (ed.), *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge, U.K., Cambridge University Press, 1–10.
- Dantas, M.A.T., 2022, Estimating the body mass of the Late Pleistocene megafauna from the South America Intertropical Region and a new regression to estimate the body mass of extinct xenarthrans: *Journal of South American Earth Sciences* 103900. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103900>
- Davies, N.S., Shillito, A.P., 2021, True substrates: The exceptional resolution and unexceptional preservation of deep time snapshots on bedding surfaces: en Hiatt, E. (ed.), *Sedimentology* 68(7), 3307–3356. <https://doi.org/10.1111/sed.12900>
- Davis, R.B., Minter, N.J., Braddy, S.J., 2007, The neoichnology of terrestrial arthropods: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255(3–4), 284–307. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.07.013>
- de Christol, J., 1832, Comparaison sur la population contemporaine des mammifères de deux bassins du département de l’Hérault: *Annales des sciences et de l’industrie du Midi de la France*.
- De Iuliis, G., Ré, G.H., Vizcaíno, S.F., 2004, The Toro Negro megatheriine (Mammalia, Xenarthra): A new species of *Pyramiodontherium* and a review of *Plesiomegatherium*: *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1), 214–227. <https://doi.org/10.1671/17.1>
- De La Fuente, J.M., Vera, R.B., Farina, M.E., Krapovickas, V., 2025, Small mammal trackways from the Neogene Vinchina Basin, Argentina: Insights into Xenarthra (Dasypodidae), Notoungulata (Typotheria), and Rodentia (Caviomorpha): *Journal of South American Earth Sciences* 152, 105297. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105297>
- de la Fuente, M.S., Ciccio, P.L., Limarino, C.O., Gutiérrez, P., Fauqué, L.E., 2003, Quelonios podocnemídidos en la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno), Precordillera de La Rioja, Argentina: *Ameghiniana* 40 (4), 617–624.
- de Valais, S., Díaz-Martínez, I., Citton, P., Cónsole-Gonella, C., 2020, Vertebrate tracks of the Río Negro province, Patagonia, Argentina: stratigraphy, palaeobiology and environmental contexts: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 77(3), 1–63.
- Defler, T., 2019, La Venta: A Miocene Mammalian Community from Colombia: en Defler, T. (ed.), *History of Terrestrial Mammals in South America*, Topics in Geobiology, Cham, Springer International Publishing, 199–219. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98449-0_10
- Dessanti, R.N., 1946, Hallazgo de depósitos glaciales en las Huayquerías de San Carlos (Mendoza): *Revista de la Sociedad Geológica Argentina* 1, 270–284.
- Díaz-Martínez, I., Suarez-Hernando, O., Larrasoña, J.C., Martínez-García, B.M., Baceta, J.I., Murelaga, X., 2020, Multi-aged social behaviour based on artiodactyl tracks in an early Miocene palustrine wetland (Ebro Basin, Spain): *Scientific Reports* 10(1),

1099. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57438-4>
- Diedrich, C., 2005, Actuopalaeontological trackway experiments with *Iguana* on intertidal flat carbonates of the Arabian Gulf — a comparison to fossil *Rhynchosauroides* tracks of Triassic carbonate tidal flat megatracksites in the European Germanic Basin: *Senckenbergiana maritima* 35(2), 203–220. <https://doi.org/10.1007/BF03043686>
- Dietz, J.M., 1985, *Chrysocyon brachyurus*: Mammalian Species 234.
- Dozo, M.T., Martínez, G., 2016, First Digital Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution: *Journal of Mammalian Evolution* 23(1), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9298-5>
- Dozo, M.T., Vera, B., 2010, First skull and associated postcranial bones of Macraucheniidae (Mammalia, Litopterna) from the Deseadan SALMA (Late Oligocene) of Cabeza Blanca (Chubut, Argentina): *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(6), 1818–1826. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.521534>
- Elissamburu, A., 2012, Estimación de la masa corporal en géneros del orden Notoungulata: *Estudios Geológicos* 68(1), 91–111. <https://doi.org/10.3989/egeol.40336.133>
- Ercoli, M.D., Armella, M.A., Bonini, R.A., 2025, Locomotory habits and palaeoecology of rodents and native ungulates of the Neogene paleocommunities from northwestern Argentina (late Miocene-Pliocene; Santa María Group): *Historical Biology* 1–30. <https://doi.org/10.1080/08912963.2025.2531425>
- Esteban, G.I., Nasif, N., 2003, Nuevos dasipódidos (Dasypodidae-Xenarthra) del Mioceno del Noroeste de Argentina: *Ameghiniana*.
- Esteban, G.I., Nasif, N., Georgieff, S.M., 2014, Cronobioestratigrafía del Mioceno tardío-Plioceno temprano, Puerta de Corral Quemado y Villavil, provincia de Catamarca, Argentina: *Acta Geologica Lilloana*.
- Falk, A.R., Hasiotis, S.T., Gong, E., Lim, J.-D., Brewer, E.D., 2017, A new experimental setup for studying avian neoichnology and the effects of grain size and moisture content on tracks: trials using the domestic chicken (*Gallus gallus*): *Palaios* 32(11), 689–707. <https://doi.org/10.2110/palo.2017.022>
- Falkingham, P.L., 2012, Acquisition of high resolution three-dimensional models using free, open-source, photogrammetric software: *Palaeontologia Electronica* 15(1). <https://doi.org/10.26879/264>
- Falkingham, P.L., Gatesy, S.M., 2014, The birth of a dinosaur footprint: Subsurface 3D motion reconstruction and discrete element simulation reveal track ontogeny: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111(51), 18279–18284. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416252111>
- Farina, M.E., Krapovickas, V., Fernández Piana, L., Vera, R.B., Ordoñez, M. de los A., 2019, Flamingo-like footprints and the problem of addressing biological diversity in the past: *Historical Biology* 33(7), 912–926.

<https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1669024>

- Farina, M.E., Krapovickas, V., Marsicano, C.A., 2025, A new avian footprint taxon (*Gragliavipes gavenskii*, Ignotornidae) from the Cenozoic of South America and a reappraisal of avian ichnofamilies from the Cretaceous and Cenozoic: *Historical Biology* 1–13. <https://doi.org/10.1080/08912963.2025.2481654>
- Fariña, R.A., 2005, Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna): *Ameghiniana* 42 (4), 751–760.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., 2024, Giants beasts updated: A review of new knowledge about the South American megafauna: *Journal of Quaternary Science* 39(8), 1139–1153. <https://doi.org/10.1002/jqs.3663>
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 1998, Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna: *Mastozoología Neotropical* 5 (2), 87–108.
- Farlow, J.O., Hulburt, G.R., Eley, R.M., Britton, A.R.C., Langston, W.J., 2005, Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating size of extinct mesoeucrocodylians: *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 354–369.
- Faulkner, P., 2000, Tectonic and thermal evolution of South Atlantic marginal basins: Informe interno YPF S.A.
- Feola, S., Manera, T., Tatum, S., Kinoshita, A., Barbosa, F., Baffa, O., Yee, M., Melchor, R., 2023, High-resolution sedimentological and stratigraphic framework for the Pehuen Co Paleolithic site, late Pleistocene, Buenos Aires, Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 129, 104512. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104512>
- Feola, S.F., 2022, *ICNología y sedimentología del Yacimiento Paleolítico de Pehuen Co (Pleistoceno tardío), provincia de Buenos Aires.*: Universidad Nacional del Sur, 420 p.
- Fernández de Álvarez, E.H.E., 1940, *La Macrauchenia patachónica*, Owen: descripción osteológica y esteométrica de las principales piezas del esqueleto. Estudio comparativo con algunos géneros de Litopterna del Terciario: Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Ferrero, B.S., Brandoni, D., Noriega, J.I., Carlini, A.A., 2007, Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*.
- Ferrero, B.S., Schmidt, G.I., Pérez-García, M.I., Perea, D., Ribeiro, A.M., 2021, A new *Toxodontidae* (Mammalia, Notoungulata) from the upper Pliocene–lower Pleistocene of Uruguay: *Journal of Vertebrate Paleontology* 41(5). <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.2023167>
- Flynn, J.J., Novacek, M.J., Dodson, H.E., Frassinetti, D., McKenna, M.C., Norell, M.A., Sears, K.E., Swisher, C.C., Wyss, A.R., 2002, A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology, and tectonics: *Journal of South American Earth Sciences* 15(3), 285–302.

[https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(02\)00043-3](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(02)00043-3)

- Folguera, A., Zárate, M., 2009, La sedimentación neógena continental en el sector extrandino de Argentina central: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64(4).
- Forasiepi, A.M., 2015, Avances en el conocimiento de la fauna de la Formación Huayquerías (Mioceno Tardío, Mendoza): II Simposio del Mioceno- Pleistoceno.
- Forasiepi, A.M., Cerdeño, E., Bond, M., Schmidt, G.I., Naipauer, M., Straehl, F.R., Martinelli, A.G., Garrido, A.C., Schmitz, M.D., Crowley, J.L., 2015, New toxodontid (Notoungulata) from the Early Miocene of Mendoza, Argentina: *Palaontologische Zeitschrift* 89(3), 611–634. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0233-5>
- Forasiepi, A.M., MacPhee, R.D.E., Del Pino, S.H., Schmidt, G.I., Amson, E., Grohé, C., 2016, Exceptional Skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniiidae) From the Late Miocene of Argentina: Anatomy, Systematics, and Paleobiological Implications: *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404, 1–76. <https://doi.org/10.1206/0003-0090-404.1.1>
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G., de la Fuente, M.S., Dieguez, S., Bond, M., 2011, Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza: en José, S., Rosa A., M. (eds.), *Cenozoic geology of the central Andes of Argentina*, Salta, SCS Publisher, 135–154.
- Fowler, M.E., 1998, *Medicine and surgery of South American camelids : llama, alpaca, vicuña, guanaco*: Iowa State University Press.
- Franco, M.J., Brea, M., Herbst, R., 2014, *Palmoxyylon romeroi* sp. nov., de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior) del Valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina: *Ameghiniana* 51(6), 572–584. <https://doi.org/10.5710/AMGH.15.09.2014.2811>
- Frenguelli, J., 1950, Ichnites del Paleozoico Superior del oeste argentino: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 5, 136–148.
- Fryklund, B., Marshall, A., Stevens, J., 1996, Cuenca del Colorado: Geología y Recursos Naturales de la Plataforma Continental Argentina. 13 Congreso Geológico Argentino y 3 Congreso de Exploración de Hidrocarburos.
- Funston, G.F., Currie, P.J., Ryan, M.J., Dong, Z.-M., 2019, Birdlike growth and mixed-age flocks in avimimids (Theropoda, Oviraptorosauria): *Scientific Reports* 9(1), 18816. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55038-5>
- Furque, G., 1979, Descripción de la Hoja Geológica 18 c, Jáchal, Provincia de San Juan., Carta Geológico-Económica de la República Argentina Escala 1:200.000: Servicio Geológico Nacional, Boletín 164, Buenos Aires.
- Gagliardo, M., Caselli, A., Limarino, C.O., Colombo Piñol, F., Tripaldi, A., 2001, Las unidades terciarias de la Cuenca Rodeo-Iglesia: validez y correlación de las unidades formacionales: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56(1), 121–125.

- Galván, A.F., Ruiz Huidobro, O., 1965, Geología del Valle de Santa María. Estratigrafía de las formaciones terciarias.: Acta Geologica Lilloana 7, 217–230.
- García-Ortiz, E., Pérez-Lorente, F., 2014, Palaeoecological inferences about dinosaur gregarious behaviour based on the study of tracksites from La Rioja area in the Cameros Basin (Lower Cretaceous, Spain): Journal of Iberian Geology 40(1). https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2014.v40.n1.44091
- Garrido, A.C., Bonini, R.A., Barbeau, D.L., 2017, Paleoambiente, edad y vertebrados de la Formación Huayquerías (Mioceno tardío), provincia de Mendoza, República Argentina: IV Simposio del Mioceno-Plioceno del Centro y Norte de Argentina. Actas Simposio, 50–55.
- Gary Kocurek, G.F., 1982, Adhesion Structures: SEPM Journal of Sedimentary Research Vol. 52. <https://doi.org/10.1306/212F8102-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Gatesy, S.M., Middleton, K.M., Jr, F.A.J., Shubin, N.H., 1999, Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs: Nature 399(6732), 141–144. <https://doi.org/10.1038/20167>
- Gelfo, J.N., 2020, Las macrauchenias de Kamac Mayu: Museo de Historia Natural del Desierto de Atacama.
- Gelfo, J.N., López, P., Martínez, I., 2008, Una manada de *Macrauchenia* (Liptoterna, Mammalia) del Pleistoceno Tardío de Kamac Mayu, Calama, II Región, Chile: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados.
- Gelfo, J.N., Lorente, M., 2010, Asociaciones de elementos postcraneales en ungulados nativos del paleógeno: Cs Morfol 2010 12(1), 1–6.
- Gelfo, J.N., Mörs, T., Lorente, M., López, G.M., Reguero, M., 2015, The oldest mammals from Antarctica, early Eocene of the La Meseta Formation, Seymour Island: en O'Regan, H. (ed.), Palaeontology 58(1), 101–110. <https://doi.org/10.1111/pala.12121>
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Archangelsky, M., Bala, L.O., Straneck, R., de Valais, S., 2009, Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic–Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 272(3–4), 143–161. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.08.014>
- Georgieff, S.M., Ibáñez, L., Esteban, G.I., Nasif, N., Bonini, R., 2017, La litoestratigrafía regional neógena y la evolución paleogeográfica de los ambientes del NOA meridional: Ameghiniana 53(1).
- Georgieff, S.M., Sosa Gomez, J., Schiuma, M., 2012, Análisis estratigráfico-estructural del Neógeno de Catamarca, Tucumán, sur de Salta y Santiago del Estero: Ameghiniana 49(4).
- Gerster, R., Welsink, K., Ansa, A., Raggio, F., 2011, Cuenca del Colorado: 8° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos. Simposio Cuencas Argentinas: visión actual, Mar del Plata.

- Getty, P., Aucoin, C., Fox, N., Judge, A., Hardy, L., Bush, A., 2017, Perennial lakes as an environmental control on theropod movement in the Jurassic of the Hartford Basin: *Geosciences* 7(1), 13. <https://doi.org/10.3390/geosciences7010013>
- Getty, P.R., Hardy, L., Bush, A.M., 2015, Was the *Eubrontes* track maker gregarious? Testing the herding hypothesis at Powder Hill dinosaur park, Middlefield, Connecticut: *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 56(1), 95–106. <https://doi.org/10.3374/014.056.0109>
- Goin, F.J., Gelfo, J.N., Chornogubsky, L., Woodburne, M.O., Martin, T., 2012, Origins, radiations, and distribution of South American mammals: from greenhouse to icehouse worlds: en Bruce D., P., Leonora P., C. (eds.), *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*, Chicago, University of Chicago Press, 20–50.
- Goldring, R., 1995, Organisms and the substrate: response and effect: *Geological Society, London, Special Publications* 83(1), 151–180. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1995.083.01.09>
- Gürtler, R.E., Rodríguez-Planes, L.I., Gil, G., Izquierdo, V.M., Cavicchia, M., Maranta, A., 2018, Differential long-term impacts of a management control program of axis deer and wild boar in a protected area of north-eastern Argentina: *Biological Invasions* 20(6), 1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1635-6>
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001, Past: paleontological statistics software package for education and data analysis: *Palaeontologia Electronica* 4(1).
- Hasiotis, S.T., Platt, B.F., Hembree, D.I., Everhart, M.J., 2007, The trace-fossil record of vertebrates: *Trace Fossils*, Elsevier, 196–218. <https://doi.org/10.1016/B978-044452949-7/50138-8>
- Haug, G.H., Tiedemann, R., 1998, Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation: *Nature* 393(6686), 673–676. <https://doi.org/10.1038/31447>
- Heredia, A.M., Díaz-Martínez, I., Pazos, P.J., Comerio, M., Fernández, D.E., 2020, Gregarious behaviour among non-avian theropods inferred from trackways: A case study from the Cretaceous (Cenomanian) Candeleros Formation of Patagonia, Argentina: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 538, 109480. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109480>
- Herrera, C.M., Esteban, G.I., 2017, El registro más antiguo de *Chasicotatus ameghinoi* Scillato-Yané, 1977 (*Xenarthra*, *Dasypodidae*) en el Tortoniano medio de La Quebrada de Amaicha (Tucumán, Argentina): consideraciones bioestratigráficas: *Revista Brasileira de Paleontologia* 20(1), 115–120. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.1.09>
- Hildebrand, M., 1989, The Quadrupedal Gaits of Vertebrates: *BioScience* 39(11), 766–775. <https://doi.org/10.2307/1311182>
- Hildebrand, M., 1976, Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits: *Neural control of locomotion*, 203–236.

https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0964-3_9

Hildebrand, M., 1965, Symmetrical Gaits of Horses: *Science* 150(3697), 701–708.

<https://doi.org/10.1126/science.150.3697.701>

Hildebrand, M., Goslow, G.E., 2004, Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere, Springer-Lehrbuch: Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg.

<https://doi.org/10.1007/978-3-642-18951-7>

Hoffstetter, R., Soria, M.F., 1986, *Neodolodus colombianus* gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocène de Colombie: *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre* 303(17), 1619–1622.

Hopkins, S.S.B., Davis, E.B., 2009, Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals: *Journal of Mammalogy* 90(6), 1449–1460.

<https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-262R1.1>

Hoyt, D.F., Taylor, C.R., 1981, Gait and the energetics of locomotion in horses: *Nature* 292(5820), 239–240. <https://doi.org/10.1038/292239a0>

Hunt, A.P., Lucas, S.G., 2007, Cenozoic Vertebrate Trace Fossils of North America : Ichnofaunas, Ichnofacies and Biochronology: *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 42, 17–42.

Ibañez, L.M., 2001, Análisis paleoambiental de la Formación Chiquimil en el valle de Santa María, Catamarca, Tucumán y Salta: *Universidad Nacional de Tucumán*.

Janis, C.M., Theodor, J.M., Boisvert, B., 2002, Locomotor evolution in camels revisited: a quantitative analysis of pedal anatomy and the acquisition of the pacing gait: *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1), 110–121.

Jarman, P.J., 1974, The social organisation of antelope in relation to their ecology: *Behaviour* 48(1–4), 215–267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00345>

Jenkins, F.A., 1971, Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals: *Journal of Zoology* 165(3), 303–315. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb02189.x>

Johnson, A., Jordan, T.E., Johnson, N.M., Naeser, C.W., 1987, Cronología y velocidad de sedimentación en una secuencia volcánoclastica, Rodeo, provincia de San Juan, Argentina: *Actas 10° Congreso Geológico Argentino* 2, 83–86.

Jordan, T.E., Drake, R.E., Naeser, C.W., 1993, Estratigrafía del Cenozoico Medio en la Precordillera a la latitud del Río Jáchal, San Juan, Argentina: *XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, Mendoza, Argentina.

Jordan, T.E., Keller, S., Fernández, A., Fernández Severo, A., Re, G., Milana, J.P., 1997, Relaciones entre las historias evolutivas de las cuencas de Iglesia y Bermejo, provincia de San Juan, Argentina: *Actas 2° Jornadas sobre Geología de Precordillera*.

Juan, R., De Jager, J., Russell, J., Gebhard, I., 1996, Flanco norte de la Cuenca del

Colorado: Geología y Recursos Naturales de la Plataforma Continental Argentina. 13 Congreso Geológico Argentino y 3 Congreso de Exploración de Hidrocarburos.

- Kay, R.F., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Spradley, J.P., Cuitiño, J.I., 2021, Paleoenvironments and paleoecology of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene) along the Río Santa Cruz, Patagonia (Argentina): *Journal of South American Earth Sciences* 109, 103296. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103296>
- Kienapfel, K., Läbe, S., Preuschoft, H., 2014, Do tracks yield reliable information on gaits? – Part 1: The case of horses: *Fossil Record* 17(1), 59–67. <https://doi.org/10.5194/fr-17-59-2014>
- Kraglievich, L., 1934, La antigüedad Plioceno de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron: Montevideo, Imprenta El Siglo Ilustrado.
- Krapovickas, V., y Vizcaíno, S., 2015, South American Cenozoic Mammalian ichnology : towards a global research program: III Simposio Latinoamericano de Icnología.
- Krapovickas, V., 2024, Decoupling fossil trackways from trackmaker identity in locomotion studies: *Ichnos* 31(4), 221–232. <https://doi.org/10.1080/10420940.2024.2431023>
- Krapovickas, V., Ciccioli, P.L., Mángano, M.G., Marsicano, C.A., 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. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.09.015>
- Krapovickas, V., Muñoz, N.A., Alonso-Muruaga, P.J., Ciccioli, P.L., Marensi, S., Vizcaíno, S.F., 2018, *Tracheria troyana* (Krapovickas and Nasif, 2011): Redefinition, Environmental Distribution, and Heritage Conservation: *Ichnos* 25(2–3), 221–231. <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1337636>
- Krapovickas, V., Nasif, N., 2011, Large caviomorph rodent footprints of the Late Oligocene Vinchina Formation , Argentina: *Palaeontologia electronica* 14(2), 12A:13p, palaeo-electronica.org/2011_2/256/index.h.
- Krapovickas, V., Vera, R.B., Farina, M.E., Fernandez Piana, L.R., Koelewijn, A., 2023a, A new vertebrate ichnological association sheds light on the small metatherian record of the Middle Miocene in South America: *Journal of South American Earth Sciences* 129, 104529. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104529>
- Krapovickas, V., Vera, R.B., Fernandez Piana, L.R., Farina, M.E., Marsicano, C.A., De La Colina, A., Koelewijn, A., 2023b, An experimental analysis to evaluate walking gaits in extinct South American ungulates: SEB Centenary Conference.
- Krapovickas, V., Vizcaíno, S., 2016, The Cenozoic Radiation of Mammals: en Mángano, M., Buatois, L. (eds.), *The Trace Fossil Record of Major Evolutionary Events.*, Springer, Dordrecht, 371–410. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9597-5_7
- Krause, J., Ruxton, G.D., 2002, *Living in groups*: Oxford University Press.

- Kubo, T., 2011, Estimating body weight from footprints: Application to pterosaurs: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 299(1–2), 197–199. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.11.001>
- Lallensack, J.N., 2025, Methods and terminology in vertebrate track ichnology: *Vertebrate Ichnology*, Elsevier, 3–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13837-9.00009-3>
- Lallensack, J.N., Falkingham, P.L., 2022, A new method to calculate limb phase from trackways reveals gaits of sauropod dinosaurs: *Current Biology* 32(7), 1635–1640.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.02.012>
- Lallensack, J.N., Ishigaki, S., Lagnaoui, A., Buchwitz, M., Wings, O., 2018, Forelimb orientation and locomotion of sauropod dinosaurs: insights from the ?Middle Jurassic Tafaytour tracksites (Argana Basin, Morocco): *Journal of Vertebrate Paleontology* 38(5), 1–18. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1512501>
- Latorre, C., Quade, J., McIntosh, W.C., 1997, The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas: *Earth and Planetary Science Letters* 146(1–2), 83–96. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(96\)00231-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(96)00231-2)
- Lawver, L.A., Gahagan, L.M., Crowley, T.J., Burke, K.C., 1998, Opening of Drake Passage and its impact on Cenozoic ocean: Tectonic boundary conditions for climate reconstructions, 212.
- Leonardi, G., 1987, Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology: Brazil, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, 121 p.
- Lesson, R., 1842, *Nouveau tableau du règne animal: mammifères*: A. Bertrand.
- Levine, M.A., 2005, Domestication and early history of the horse: The domestic horse: the origins, development and management of its behaviour.
- Li, D., Zhang, S., 2021, The Influences of Sand Content and Particle Size on the Desiccation Cracks of Compacted Expansive Soil: en Yi, H. (ed.), *Advances in Materials Science and Engineering* 2021(1). <https://doi.org/10.1155/2021/7752352>
- Lidfors, L.M., 2018, *Living in Groups: Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*, Cham, Springer International Publishing, 1–9. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_2698-1
- Limarino, C., Tripaldi, A., Marensi, S., Net, L., Re, G., Caselli, A., 2001, Tectonic control on the evolution of the fluvial systems of the Vinchina Formation (Miocene), northwestern Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 14(7), 751–762. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(01\)00067-0](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(01)00067-0)
- Limarino, C.O., Malizia, D., Barreda, V.D., Page, S., Osters, H., Linaris, E., 1999, Edad de las secuencias paleógenas y neógenas de las cordilleras de la Brea y Zancarrón, Valle del Cura, San Juan: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54(2), 177–181.

- Lindstedt, S.L., Miller, B.J., Buskirk, S.W., 1986, Home range, time, and body size in mammals: *Ecology* 67(2), 413–418. <https://doi.org/10.2307/1938584>
- Linnaeus, C., 1758, *Systema Naturae per Regna tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis: Editio decima, reformata*, Holmiae, Laurentii Salvii.
- Lobo, L.S., Gelfo, J.N., de Azevedo, S.A.K., 2024, The phylogeny of Macraucheniidae (Mammalia, Panperissodactyla, Litopterna) at the genus level: *Journal of Systematic Palaeontology* 22(1). <https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2364201>
- Lockley, M.G., 1989, Tracks and traces: new perspectives on dinosaurian behavior, ecology, and biogeography: *Short Courses in Paleontology* 2, 134–145. <https://doi.org/10.1017/S2475263000000921>
- Lockley, M.G., 1986, The paleobiological and paleoenvironmental importance of dinosaur footprints: *Palaios* 1(1).
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995, *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the Western United State*: Columbia University Press, 338 p.
- Lomax, D.R., Racay, C.A., 2012, A Long Mortichnial Trackway of *Mesolimulus walchi* from the Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestone near Wintershof, Germany: *Ichnos* 19(3), 175–183. <https://doi.org/10.1080/10420940.2012.702704>
- Lorente, M., Schmidt, G.I., Croft, D.A., 2025, Convergence, divergence, and novelty in the ungulate-like hindlimbs of South American litopterns: *Journal of Mammalian Evolution* 32(2), 18. <https://doi.org/10.1007/s10914-025-09759-2>
- Lucas, S.G., Williamson, T.E., 1993, Eocene vertebrates and late Laramide stratigraphy of New Mexico: *Bulletin-New Mexico Museum Of Natural History And Science* 2, 145–158.
- MacFadden, B.J., 2005, Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America: *Quaternary Research* 64(2), 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.05.003>
- Madden, R.H., 1997, A new Toxodontid Notoungulate: R.Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 335–354.
- Madden, R.H., 1990, *Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile*. Ph.D. dissertation, Duke University, Durham, North Carolina.:
- Madozzo-Jaén, M.C., 2017, *Los Caviinae (Mammalia, Rodentia, Caviidae) del Cenozoico tardío del noroeste de Argentina: evolución y relaciones filogenéticas*: Universidad Nacional de Tucumán.
- Makuya, L., Schradin, C., 2024, Costs and benefits of solitary living in mammals: *Journal*

of Zoology 323(1), 9–18. <https://doi.org/10.1111/jzo.13145>

- Malizia, D., Limarino, C.O., Sosa-Gómez, J., Kokot, R., Nullo, F., Gutiérrez, R., 1997, Descripción Hoja Geológica 2969-26 y 25 Cordillera del Zancarrón, San Juan: SEGEMAR, Boletín 286.
- Mancuso, A.C., Marsicano, C.A., Krapovickas, V., 2022, Tetrapod-track taphonomic modes (TTTTM) applied to Triassic lacustrine systems from southern South America: *Journal of African Earth Sciences* 196, 104735. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2022.104735>
- Manera de Bianco, T., Aramayo, S., 2003, Primer registro de huellas de Equidae en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Pleistoceno tardío) provincia de Buenos Aires, Argentina: *Ameghiniana* 40(4), 61R-61R.
- Manning, P.L., 2004, A new approach to the analysis and interpretation of tracks: examples from the dinosauria: Geological Society, London, Special Publications 228(1), 93–123. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2004.228.01.06>
- Marshall, L.G., Cifelli, R.L., 1990, Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land mammal age faunas, South America.: *Palaeovertebrata* 19, 169–210.
- Marshall, L.G., Drake, R.E., Curtis, G.H., 1986, ⁴⁰K-⁴⁰Ar age calibration of Late Miocene-Pliocene mammal-bearing Huayquerías and Tunuyán formations, Mendoza Province, Argentina: *Journal of Paleontology* 60(2), 448–457. <https://doi.org/10.1017/S002233600002196X>
- Marshall, L.G., Patterson, B., 1981, Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina: *Fieldiana Geologica* 9, 1–80.
- Marty, D., Strasser, A., Meyer, C.A., 2009, Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: Implications for the study of fossil footprints: *Ichnos* 16(1–2), 127–142. <https://doi.org/10.1080/10420940802471027>
- Matsukawa, M., Shibata, K., Kukihara, R., Koarai, K., Lockley, M.G., 2005, Review of Japanese dinosaur track localities: implications for ichnotaxonomy, paleogeography and stratigraphic correlation: *Ichnos* 12(3), 201–222. <https://doi.org/10.1080/10420940591009231>
- McGrath, A.J., Anaya, F., Croft, D.A., 2020a, New proterotheriids from the Middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia, and body size and diversity trends in proterotheriid and macraucheniid Litopterns (Mammalia): *Ameghiniana* 57(2), 159. <https://doi.org/10.5710/AMGH.03.03.2020.3268>
- McGrath, A.J., Anaya, F., Croft, D.A., 2018, Two new macraucheniids (Mammalia: Litopterna) from the late middle Miocene (Laventan South American Land Mammal Age) of Quebrada Honda, Bolivia: *Journal of Vertebrate Paleontology* 38(3), e1461632. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1461632>
- McGrath, A.J., Flynn, J.J., Wyss, A.R., 2020b, Proterotheriids and macraucheniids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo Fauna, Chile (early Miocene,

- Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae: *Journal of Systematic Palaeontology* 18(9), 717–738.
<https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>
- McKenna, M.C., 1975, *Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia: Phylogeny of the Primates*, Boston, MA, Springer US, 21–46.
https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2166-8_2
- Melchor, R.N., Cardonatto, M.C., Visconti, G., 2012a, Palaeoenvironmental and palaeoecological significance of flamingo-like footprints in shallow-lacustrine rocks: An example from the Oligocene-Miocene Vinchina Formation, Argentina: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 315–316, 181–198.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.12.005>
- Melchor, R.N., Feola, S.F., Cardonatto, M.C., Espinoza, N., Rojas-Manriquez, M.A., Herazo, L., 2023, First terror bird footprints reveal functionally didactyl posture: *Scientific Reports* 13(1), 16474. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-43771-x>
- Melchor, R.N., Feola, S.F., de Bianco, T.M., 2018, Canid paleoichnology: taxonomic review and producers of *Canipeda* from the Late Pleistocene of Argentina: *Ichnos* 26(2), 85–107. <https://doi.org/10.1080/10420940.2018.1447466>
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Farina, J.L., Sánchez, M. V., Sarzetti, L., Visconti, G., 2010, Large striated burrows from fluvial deposits of the Neogene Vinchina Formation, La Rioja, Argentina: A crab origin suggested by neoichnology and sedimentology: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291(3–4), 400–418.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.010>
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Umazano, A.M., Superina, M., 2012b, Pink fairy armadillo meniscate burrows and ichnofabrics from Miocene and Holocene interdune deposits of Argentina: Palaeoenvironmental and palaeoecological significance: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 350–352, 149–170.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.06.026>
- Melchor, R.N., Perez, M., Cardonatto, M.C., Umazano, A.M., 2015, Late Miocene ground sloth footprints and their paleoenvironment: *Megatherichnum oportoi* revisited: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 439, 126–143.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.02.010>
- Melchor, R.N., Pérez, M., Umazano, A.M., 2013, Continental trace fossils from the Miocene-Pliocene Río Negro Formation (Río Negro and Buenos Aires provinces), Argentina: R. N. Melchor & A. M. Umazano (Eds.), SLIC2013 post-symposium fieldtrip guidebook.
- Melnyk, S., Cowper, A., Zonneveld, J., Gingras, M.K., 2022, Applications of photogrammetry to neoichnological studies: the significance of shorebird trackway distributions at the bay of fundy: *Palaios* 37(10), 606–621.
<https://doi.org/10.2110/palo.2021.055>
- Michilsens, F., Aerts, P., Van Damme, R., D’Août, K., 2009, Scaling of plantar pressures in mammals: *Journal of Zoology* 279(3), 236–242. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00611.x>

- Milà, J., Bromley, R.G., 2006, True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 231(3–4), 253–264. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.12.022>
- Mishra, H.R., 1982, Ecology and behaviour of Chital (*Axis axis*) in the Royal Chitwan National Park, Nepal (with comparative studies of hog deer (*Axis porcinus*), sambar (*Cervus unicolor*) and Barking deer (*Muntiacus muntjak*)): Univ. of Edinburgh, Edinburgh, UK.
- Moratalla, J.J., Hernán, J., 2010, Probable palaeogeographic influences of the Lower Cretaceous Iberian rifting phase in the Eastern Cameros Basin (Spain) on dinosaur trackway orientations: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295(1–2), 116–130. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.05.027>
- Müller, P., 1776, Erste Classe, Säugende Thiere: In Des Ritters Carl von Linné vollständiges Naturalsystem nach der zwölften Lateinischen Ausgabe.
- Nasif, N., Esteban, G.I., Georgieff, S.M., Ibañez, L.M., Spagnuolo, C.M., 2019, Biocronoestratigrafía y paleoambientes del Mioceno tardío de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero, Argentina: *Opera Lilloana* (52), 229–250.
- Nasif, N.L., Musalem, S., Cerdeño, E., 2000, A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae: *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3), 591–600. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0591:ANTFTL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0591:ANTFTL]2.0.CO;2)
- Nelson, A., Engelman, R.K., Croft, D.A., 2023, How to weigh a fossil mammal? South American notoungulates as a case study for estimating body mass in extinct clades: *Journal of Mammalian Evolution* 30(3), 773–809. <https://doi.org/10.1007/s10914-023-09669-1>
- Nyakatura, J.A., Melo, K., Horvat, T., Karakasiliotis, K., Allen, V.R., Andikfar, A., Andrada, E., Arnold, P., Lauströer, J., Hutchinson, J.R., Fischer, M.S., Ijspeert, A.J., 2019, Reverse-engineering the locomotion of a stem amniote: *Nature* 565(7739), 351–355. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0851-2>
- Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., López, G., Giallombardo, A., Villafañe, A.L., 2003, Estimación de la masa corporal de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) y análisis de su patrón de cambio a través del tiempo: *Ameghiniana* 40(4).
- Ostrom, J.H., 1972, Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 11(4), 287–301. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(72\)90049-1](https://doi.org/10.1016/0031-0182(72)90049-1)
- Otero, A., Pérez Moreno, A., Falkingham, P., Cassini, G., Ruella, A., Militello, M., Toledo, N., 2020, Three-dimensional image surface acquisition in vertebrate paleontology: A review of principal techniques: *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. <https://doi.org/10.5710/PEAPA.04.04.2020.310>
- Owen, R., 1853, Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with

- remarks on the primary group (Toxodontia) of hoofed quadrupeds, to which that genus is referable: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 143(January), 291–310. <https://doi.org/10.1098/rstl.1853.0011>
- Owen, R., 1838, Fossil Mammalia: en Smith, E. and C. (ed.), *The zoology of the voyage of the HMS Beagle under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836*, London, 81–111.
- Owen, R., 1837, A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referable by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea: *Proceedings of the Geological Society of London*.
- Pascual, R., 2006, Evolution and geography: the biogeographic history of South American land mammals: *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2), 209–230.
- Patterson, B., Pascual, R., 1968, The fossil mammal fauna of South America: *The Quarterly Review of Biology* 43(4), 409–451.
- Paula Couto, C. de, 1982, Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. V. Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodontheriinae, and Litopterna, Pyrotheria and Astrapotheria (II): *Iheringia, Série Geologia* 7, 5–43.
- Pérez-Lorente, F., Herrero, C., Herrero, E., Montoya, P., 2009, *Paracamelichnum jumillensis* n.ichnogen. n.ichnosp., Upper Miocene Camelidae ichnites from the Hoya de la Sima site (Murcia, Spain): *Ichnos* 16(3), 208–219. <https://doi.org/10.1080/10420940802686087>
- Pfau, T., Hinton, E., Whitehead, C., Wiktorowicz-Conroy, A., Hutchinson, J.R., 2011, Temporal gait parameters in the alpaca and the evolution of pacing and trotting locomotion in the Camelidae: *Journal of Zoology* 283(3), 193–202. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00763.x>
- Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Romano, M., Ruiz-Omeñaca, J.I., 2016, First record of gregarious behavior in robust medium-sized Jurassic ornithopods: evidence from the Kimmeridgian trackways of Asturias (N. Spain) and some general considerations on other medium-large ornithopod tracks in the Mesozoic record: *Ichnos* 23(3–4), 298–311. <https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1178640>
- Platt, B.F., Hasiotis, S.T., Hirmas, D.R., 2012, Empirical determination of physical controls on megafaunal footprint formation through neoichnological experiments with elephants: *Palaios* 27(10), 725–737. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-006r>
- Pol, D., Mancuso, A.C., Smith, R.M.H., Marsicano, C.A., Ramezani, J., Cerda, I.A., Otero, A., Fernández, V., 2021, Earliest evidence of herd-living and age segregation amongst dinosaurs: *Scientific Reports* 11(1), 20023. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99176-1>
- Polet, D.T., Hutchinson, J.R., 2022, Estimating gaits of an ancient crocodile-line archosaur through trajectory optimization, with comparison to fossil trackways:

Frontiers in Bioengineering and Biotechnology 9.
<https://doi.org/10.3389/fbioe.2021.800311>

- Püschel, H.P., Shelley, S.L., Williamson, T.E., Perini, F.A., Wible, J.R., Brusatte, S.L., 2024, A new dentition-based phylogeny of Litopterna (Mammalia: Placentalia) and 'archaic' South American ungulates: *Zoological Journal of the Linnean Society* 202(1). <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlae095>
- Qi, Z., Barret, P.M., Eberth, D.A., 2007, Social behaviour and mass mortality in the basal ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus* (Early Cretaceous, People's Republic of China): *Palaeontology* 50(5), 1023–1029. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00709.x>
- Radinsky, L.B., 1987, *Evolution of vertebrate design*: University of Chicago Press, Chicago, 188 p.
- Ramos, V., 1970, Estratigrafía y estructura del Terciario en la Sierra de Los Colorados (provincia de La Rioja), República Argentina: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25, 359–382.
- Re, G., Jordan, T.E., Kelley, S., 2003, Cronología y paleogeografía del Terciario de la cuenca intramontana de Iglesia septentrional, Andes de San Juan, Argentina: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 58, 31–48.
- Reed, K.E., 1998, Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages: *Paleobiology* 24, 384–408.
- Renders, E., 1984, The gait of *Hipparion* sp. from fossil footprints in Laetoli, Tanzania: *Nature* 308(8), 179–181.
- Renders, E., Vincelette, A., 2023, New studies on the gaits displayed by Miocene, Pliocene, and Pleistocene fossil horse trackways: *Animal Science Annual Volume 2023*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.112157>
- Revell, L.J., Mahler, D.L., Peres-Neto, P.R., Redelings, B.D., 2012, A new phylogenetic method for identifying exceptional phenotypic diversification: *Evolution* 66(1), 135–146. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01435.x>
- Riggs, E.S., Patterson, B., 1939, Stratigraphy of Late Miocene and Pliocene deposits of the province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunae: *Physis*.
- Rincón, A.D., Solórzano, A., Macsotay, O., McDonald, H.G., Núñez-Flores, M., 2016, A new Miocene vertebrate assemblage from the Río Yuca Formation (Venezuela) and the northernmost record of typical Miocene mammals of high latitude (Patagonian) affinities in South America: *Geobios* 49(5), 395–405. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2016.06.005>
- Robilliard, J.J., Pfau, T., Wilson, A.M., 2007, Gait characterisation and classification in horses: *Journal of Experimental Biology* 210(2), 187–197. <https://doi.org/10.1242/jeb.02611>
- Rodríguez-Brizuela, R., Tauber, A., 2006, Estratigrafía y mamíferos fósiles de la

- Formación Toro Negro (Neógeno), Departamento Vinchina, noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina: *Ameghiniana* 42(2), 257–272.
- Rodríguez Brizuela, R., Tauber, A., 2006, Estratigrafía y mamíferos fósiles de la Formación Toro Negro (Neógeno), Departamento Vinchina, noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina: *Ameghiniana* 43(2), 257–272.
- Rojas-Manriquez, M.A., Feola, S.F., Melchor, R.N., 2024, Trace fossil zonation in interdune Lakes: example from the neogene of Eastern Patagonia, Argentina: *Ichnos* 30(4), 303–337. <https://doi.org/10.1080/10420940.2024.2309487>
- Romano, C.O., Garrido, A.C., Barbeau, D.L., Vera, R.B., Bonini, R., Boscaini, A., Cerdeño, E., Cruz, L.E., Esteban, G.I., de la Fuente, M.S., Fernández-Monescillo, M., Fernicola, J.C., Krapovickas, V., Madozzo-Jaén, M.C., Pérez, M.E., Pujos, F., Rasia, L., Turazzini, G.F., Vera, B., MacPhee, R.D.E., Forasiepi, A.M., Prevosti, F.J., 2023, Redefining the Huayquerian Stage (Upper Miocene to Lower Pliocene) of the South American chronostratigraphic scale based on biostratigraphical analyses and geochronological dating: *Papers in Palaeontology* 9(6). <https://doi.org/10.1002/spp2.1539>
- Rovereto, C., 1914, Los estratos araucanos y sus fósiles: *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 25, 1–247.
- Ruff, C.B., Wunderlich, R.E., Hatala, K.G., Tuttle, R.H., Hilton, C.E., D’Août, K., Webb, D.M., Hallgrímsson, B., Musiba, C., Baksh, M., 2021, Body mass estimation from footprint size in hominins: *Journal of Human Evolution* 156, 102997. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.102997>
- Ruiz-Ramoni, D., Armella, M.A., Cerdeño, E., Ciccio, P.L., 2025, First record of a Notoungulata (Mammalia) from the Late Miocene of Quebrada La Troya, Toro Negro Formation, Vinchina, La Rioja: Taxonomy and paleoecological notes: *Journal of South American Earth Sciences* 152, 105298. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105298>
- Rusconi, C., 1939, Lista de los mamíferos miocénicos de las Huayquerías de Mendoza: *Physis* 14, 461–471.
- Ruskin, B.G., Jordan, T.E., 2007, Climate Change Across Continental Sequence Boundaries: Paleopedology and Lithofacies of Iglesia Basin, Northwestern Argentina: *Journal of Sedimentary Research* 77(9), 661–679. <https://doi.org/10.2110/jsr.2007.069>
- Sánchez-Villagra, M.R., Aguilera, O.A., 2006, Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: Diversity and significance: *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3), 213–220. <https://doi.org/10.1017/S1477201906001829>
- Sasso, A., 1997, Geological evolution and metallogenic relationships of the Farallón Negro volcanic complex, NW Argentina: Queens University, Kingston, Ontario, Canadá, 268 p.
- Scasso, R., McArthur, J., del Río, C., Martínez, S., Thirlwall, M., 2001, ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr Late Miocene age of fossil molluscs in the ‘Entrerriense’ of the Valdés Peninsula

- (Chubut, Argentina): Journal of South American Earth Sciences 14(3), 319–329.
[https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(01\)00032-3](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(01)00032-3)
- Schanz, T., Lins, Y., Viehhaus, H., Barciaga, T., Läbe, S., Preuschoft, H., Witzel, U., Sander, P.M., Dodson, P., 2013, Quantitative interpretation of tracks for determination of body mass: PLoS ONE 8(10), 1–12.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077606>
- Schencman, L.J., Marensi, S. a., Díaz, M., 2018, Evolución paleoambiental de la Formación Vinchina (Mioceno) en la sierra de Los Colorados , La Rioja , Argentina: Revista de la Asociación Geológica Argentina 75(1), 17–38.
- Schmidt, G.I., 2015, Actualización sistemática y filogenia de los protheriidae (mammalia, litopterna) del “mesopotamiense” (mioceno tardío) de entre ríos, Argentina: Revista Brasileira de Paleontologia 18(3), 521–546.
<https://doi.org/10.4072/rbp.2015.3.14>
- Schmidt, G.I., Cerdeño, E., y Hernández Del Pino, S., 2019, Macraucheniidae and protheriidae (Mammalia, litopterna) from quebrada fierra (late oligocene), Mendoza province, Argentina: Andean Geology 46(2), 368–382.
<https://doi.org/10.5027/andgeov46n2-3109>
- Schmidt, G.I., Ferrero, B.S., 2014, Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniidae) and phylogenetic relationships of the family: Journal of Vertebrate Paleontology 34(5), 1231–1238.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2014.837393>
- Schmidt, G.I., Montalvo, C.I., Cerdeño, E., Sostillo, R., Tomassini, R.L., Bonini, R.A., 2022, Updated data on Litopterna from the Huayquerian Stage/Age (Late Miocene-Early Pliocene) of central-east Argentina: Comptes Rendus Palevol (32).
<https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a32>
- Scott, J.J., Renaut, R.W., Owen, R.B., 2010, Taphonomic Controls on Animal Tracks at Saline, Alkaline Lake Bogoria, Kenya Rift Valley: Impact of Salt Efflorescence and Clay Mineralogy: Journal of Sedimentary Research 80(7), 639–665.
<https://doi.org/10.2110/jsr.2010.057>
- Scott, J.J., Renaut, R.W., Owen, R.B., Sarjeant, W.A.S., 2007, Biogenic Activity, Trace Formation, and Trace Taphonomy in the Marginal Sediments of Saline, Alkaline Lake Bogoria, Kenya Rift Valley: Sediment–Organism Interactions_{title>A Multifaceted Ichnology}, SEPM Society for Sedimentary Geology.
<https://doi.org/10.2110/pec.07.88.0311>
- Scott, K.M., 1990, Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass: en Damuth, J. and MacFadden, B.J. (ed.), Body size mammalian paleobiology: estimation and biological implications, Cambridge: Cambridge University Press, 301–335.
- Scott, W.B., 1937, A history of land mammals in the western hemisphere, A history of land mammals in the western hemisphere.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.159241>

- Scott, W.B., 1913, A history of land mammals in the Western Hemisphere.: Macmillan.
- Scott, W.B., 1912, Mammalia of the Santa Cruz beds. Part II. Toxodonta. In Scott, W. B. (Ed.): Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899. vol. 6, Paleontology 3, pp. 111–238. Princeton University, Princeton.: 111–238.
- Scott, W.B., 1910, Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part I. Litopterna.: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia.
- Shockey, B.J., 1999, Postcranial osteology and functional morphology of the Litopterna of Salla, Bolivia (Late Oligocene): *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(2), 383–390. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011149>
- Shockey, B.J., 1997, Two new notoungulates (Family Notohippidae) from the salla beds of Bolivia (Deseadan: Late Oligocene): Systematics and functional morphology: *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(3), 584–599. <https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10011005>
- Shockey, B.J., Anaya, F., 2008, Postcranial Osteology of Mammals from Salla, Bolivia (Late Oligocene): Form, Function, and Phylogenetic Implications: *Mammalian Evolutionary Morphology*, Dordrecht, Springer Netherlands, 135–157. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6997-0_7
- Shockey, B.J., Flynn, J.J., Croft, D.A., Gans, P., Wyss, A.R., 2012, New Leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: Comparative Anatomy, Character Analysis, and Phylogenetic Hypotheses: *American Museum Novitates* 3737(3737), 1–64. <https://doi.org/10.1206/3737.2>
- Simpson, G.G., 1980, Splendid isolation. The curious history of South American mammals: Yale University Press, New Haven and London, 275 p.
- Simpson, G.G., 1940, Review of the mammal bearing Tertiary of South America: *Proceedings of the American Philosophical Society* 83, 649–709.
- Sinclair, W.J., 1909, Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Typotheria.: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899 Vol. 6, Paleontology III, Princeton: Princeton University Press, 1–110.
- Smith, J., Farlow, J.O., 2003, Osteometric approaches to track-maker assignment for the Newark Supergroup ichnogenera *Grallator*, *Anchisauripus*, and *Eubrontes*: *The Great Rift Valleys of Pangea in Eastern North America, Vol. 2: Sedimentology, Stratigraphy, and Paleontology*, Columbia University Press, New York.
- Solórzano, A., Núñez-Flores, M., 2021, Evolutionary trends of body size and hypsodonty in notoungulates and their probable drivers: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 568, 110306. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110306>
- Soria, M., 2001, Los Protheriidae (Mammalia, Litopterna): Sistemática, Origen y Filogenia: *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1–171.
- Soria, M., 1981a, Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino*

- Rivadavia”, *Serie Paleontología* 3(91), 1–54.
- Soria, M., 1981b, Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia.” Serie Paleontología* 3, 1–54.
- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M., Rapalini, A.E., 2015, Magnetostratigraphy of the Miocene Las Arcas Formation, Santa María Valley, northwestern Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 63, 101–113.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.07.004>
- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M., Rapalini, A.E., 2013, Magnetoestratigrafía en sedimentitas del Mioceno tardío del noroeste de Argentina: *Latinmag Lett* 3.
- Stirton, R.A., 1953, Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia: *Bulletin of the Geological Society of America* 64, 603–622.
- Strecker, M.R., Alonso, R.N., Bookhagen, B., Carrapa, B., Hilley, G.E., Sobel, E.R., Trauth, M.H., 2007, Tectonics and Climate of the Southern Central Andes: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35(1), 747–787.
<https://doi.org/10.1146/annurev.earth.35.031306.140158>
- Suriano, J., Alonso, M.S., Limarino, C.O., Tedesco, A.M., 2011, La Formación Cuesta del Viento (nov. nom.): una nueva unidad litoestratigráfica en la evolución del orógeno precordillerano: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 68(2), 246–260.
- Suriano, J., Limarino, C.O., Tedesco, A.M., Alonso, M.S., 2015, Sedimentation model of piggyback basins: Cenozoic examples of San Juan Precordillera, Argentina: *Geological Society, London, Special Publications* 399(1), 221–244.
<https://doi.org/10.1144/SP399.17>
- Szemán, K., Liker, A., Székely, T., 2021, Social organization in ungulates: Revisiting Jarman’s hypotheses: *Journal of Evolutionary Biology* 34(4), 604–613.
<https://doi.org/10.1111/jeb.13782>
- Tambussi, C.P., Degrange, F.J., Ciccioli, P.L., Prevosti, F., 2021, Avian remains from the Toro Negro Formation (Neogene), Central Andes of Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 105, 102988.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102988>
- Tanaka, I., 2015, Estimating body weight and habitat type from extinct avian and avian-like theropod footprints: *Lethaia* 48(2), 188–195.
<https://doi.org/10.1111/let.12098>
- Tauber, A., 1999, Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico: *Revista española de Paleontología* 14(2), 173–182.
- Tejada-Lara, J. V., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., De Franceschi, D., Espurt, N., Urbina, M., Antoine, P.-O., 2015, Life in proto-Amazonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia): en Goswami, A. (ed.), *Palaeontology* 58(2), 341–378.

<https://doi.org/10.1111/pala.12147>

- Thompson, M.E., White, R. S., Morgan, G.S., 2007, Pace versus trot: can medium speed gait be determined from fossil trackways? *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 42, 309–314.
- Thulborn, R.A., Wade, M., 1984, Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland: *Memoirs of the Queensland Museum* 21(2), 413–517.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Deschamps, C.M., Manera, T., 2013, Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina: *Journal of South American Earth Sciences* 48, 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2013.08.002>
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Garrone, M.C., Domingo, L., Ferigolo, J., Cruz, L.E., Sanz-Pérez, D., Fernández-Jalvo, Y., Cerda, I.A., 2020, Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas: *Scientific Reports* 10(1), 10955. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67863-0>
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Manera, T., Oliva, C., 2010, Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina: *Ameghiniana* 47(2), 137–152. <https://doi.org/10.5710/AMGH.v47i2.5>
- Tonni, E., 1990, Mamíferos del Holoceno de la Provincia de Buenos Aires.: *Paulacoutiana* 4, 2–21.
- Tonni, E.P., Alberdi, M., Prado, J., Bargo, M.S., Cione, A., 1992, Changes in mammal assemblages in the Pampean region (Argentina) and their relation with the Plio–Pleistocene boundary.: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95, 179–194.
- Tripaldi, A., 2013, La Formación Vallecito como ejemplo de sedimentación eólica cenozoica de las cuencas andinas del Noroeste argentino: paleoambientes y consideraciones estratigráficas y paleoclimáticas: *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 64, 55–71.
- Tripaldi, A., Net, L., Limarino, C., Marensi, S., Re, G., Caselli, A., 2001, Paleoambientes sedimentarios y procedencia de la Formación Vinchina, Mioceno, noroeste de la provincia de La Rioja: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56, 443–465.
- Turner, J., 1964, Descripción geológica de la Hoja 15c. Vinchina (Provincia de La Rioja).: *Dirección Nacional de Geología y Minería. Boletín* 100, Buenos Aires 10.
- Ubilla, M., Perea, D., Bond, M., Rinderknecht, A., 2011, The first cranial remains of the Pleistocene protheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach: *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(1), 193–201. <https://doi.org/10.1080/02724634.2011.539647>
- Umazano, A.M., Visconti, G., Pérez, M., 2010, An example of complex fluvio-aeolian sedimentation: the upper member of the Miocene-Pliocene Río Negro Formation, northern Patagonia, Argentina: *International Geological Congress of the Southern*

Hemisphere.

- Valencia, G.L., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Farina, M.E., Krapovickas, V., 2024, Evaluating trace fossils, fluvial architecture, and colonization patterns in channel and overbank deposits from the Miocene Vinchina Formation, western Argentina: *Palaios* 39(10), 363–383. <https://doi.org/10.2110/palo.2023-038>
- Van der Sluijs, L., Gerken, M., Preuschoft, H., 2010, Comparative analysis of walking gaits in South American camelids: *Journal of Zoology* 282(4), 291–299. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00739.x>
- Vera, B., Ercoli, M.D., 2018, Systematic and morphogeometric analyses of Pachyrukhinae (Mammalia, Hegetotheriidae) from the Huayquerías, Mendoza (Argentina): biostratigraphic and evolutionary implications: *Journal of Vertebrate Paleontology* 38(3), e1473410. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1473410>
- Vera, R., Krapovickas, V., Lepori, M., Taddei Salinas, L., Meléndez, A.S., Kulemeyer, J., Korstanje, A., 2025, Variaciones en *Macrauchenichnus* como reflejo de las capacidades locomotoras de los macrauquénidos según el sustrato, 1° Encuentro IDEAN.
- Vera, R.B., De la Fuente, J.M., Farina, M.E., Krapovickas, V., 2021, Las huellas tridáctilas de mamíferos ungulados de la Formación Vinchina (Mioceno), La Rioja, Argentina: 34 Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados.
- Vera, R.B., Krapovickas, V., 2024, Huellas de Lepidosauria en la Formación Vinchina (Mioceno Medio-Tardío), provincia de La Rioja, Argentina: Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Vera, R.B., Krapovickas, V., 2022, Paleobiology and paleoecology of ungulates from the Miocene of South America based on an ichnological analysis: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 606, 111247. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.111247>
- Vera, R.B., Krapovickas, V., 2019, Primeras estimaciones de masa corporal a partir de huellas fósiles de ungulados sudamericanos: el caso de *Macrauchenichnus* isp.: Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Vera, R.B., Krapovickas, V., Fernández Piana, L., Farina, M.E., Marsicano, C.A., De Pasqua, J., De La Colina, A., Koelewijn, A., 2023a, Evaluando estilos de locomoción en ungulados extintos a partir de experiencias neoicnológicas: Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Vera, R.B., Krapovickas, V., Taddei Salinas, L., Lepori, M., Meléndez, A.S., Kulemeyer, J., Korstanje, A., 2023b, Nuevas huellas fósiles de Catamarca revelan la influencia del sustrato en la locomoción de macrauquénidos Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina: Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Vera, R.B., Romano Muñoz, C.O., Krapovickas, V., 2025, Social behavior of protheriid ungulates revealed by mammal tracksites in northwest Argentina: *Scientific Reports* 15(1), 23447. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-06230-3>

- Villafañe, A.L., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., 2006, Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico: *Estudios Geológicos* 62(1), 155–156. <https://doi.org/10.3989/egeol.0662115>
- Vincelette, A., 2021, Determining the gait of Miocene, Pliocene, and Pleistocene horses from fossilized trackways: *Fossil Record* 24(1), 151–169. <https://doi.org/10.5194/fr-24-151-2021>
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 2021, Views on the form-function correlation and biological design: *Journal of Mammalian Evolution* 28(1), 15–22. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09487-4>
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., Toledo, N., 2016, Forma y función en paleobiología de vertebrados.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., Toledo, N., De Iuliis, G., 2024, Vertebrate paleobiology: a form and function approach: Indiana University Press.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F., Fariña, R.A., Di Giacomo, M., Perry, J.M.G., Prevosti, F.J., Toledo, N., Cassini, G.H., Fernicola, J.C., 2010, A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic Coast of Patagonia, Argentina: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292(3–4), 507–519. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.04.022>
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G., Toledo, N., Bargo, S., 2012a, On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of Southern South America: *Bones, Clones, and Biomes: The history and geography of recent Neotropical mammals*, Chicago, University of Chicago Press, 76–101.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F., Bargo, M.S., 2012b, Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation: Cambridge, UK, Cambridge University Press, 370 p.
- Voigt, S., Berman, D.S., Henrici, A.C., 2007, First well-established track-trackmaker association of paleozoic tetrapods based on *Ichniotherium* trackways and diadectid skeletons from the Lower Permian of Germany: *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3), 553–570.
- Wagensommer, A., Latiano, M., Leroux, G., Cassano, G., D’Orazi Porchetti, S., 2012, New dinosaur tracksites from the Middle Jurassic of Madagascar: ichnotaxonomical, behavioural and palaeoenvironmental implications: *Palaeontology* 55(1), 109–126. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01121.x>
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., Westoby, M., 2006, Bivariate line-fitting methods for allometry: *Biological Reviews* 81(2), 259–291. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007007>
- Weaver, L.N., Varricchio, D.J., Sargis, E.J., Chen, M., Freimuth, W.J., Wilson Mantilla, G.P., 2020, Early mammalian social behaviour revealed by multituberculates from a dinosaur nesting site: *Nature Ecology & Evolution* 5(1), 32–37. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01325-8>

- Webb, S.D., 1972, Locomotor evolution in camels: *Forma et Functio* 5, 99–112.
- Welker, F., Collins, M.J., Thomas, J.A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., Turvey, S.T., Reguero, M., Gelfo, J.N., Kramarz, A., Burger, J., Thomas-Oates, J., Ashford, D.A., Ashton, P.D., Rowsell, K., Porter, D.M., Kessler, B., Fischer, R., Baessmann, C., Kaspar, S., Olsen, J. V., Kiley, P., Elliott, J.A., Kelstrup, C.D., Mullin, V., Hofreiter, M., Willerslev, E., Hublin, J.J., Orlando, L., Barnes, I., y Macphee, R.D.E., 2015, Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates: *Nature* 522(7554), 81–84. <https://doi.org/10.1038/nature14249>
- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Pajmans, J.L.A., Kramarz, A., Forasiepi, A.M., Bond, M., Gelfo, J.N., Reguero, M.A., López-Mendoza, P., Taglioretti, M., Scaglia, F., Rinderknecht, A., Jones, W., Mena, F., Billet, G., de Muizon, C., Aguilar, J.L., MacPhee, R.D.E., Hofreiter, M., 2017, A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*: *Nature Communications* 8(1), 15951. <https://doi.org/10.1038/ncomms15951>
- Wilson, E.O., 1975, *Sociobiology, the modern synthesis*: Cambridge: Harvard University Press.
- Woodburne, M.O., 2010, The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens: *Journal of Mammalian Evolution* 17(4), 245–264. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8>
- Yrigoyen, M., 1993, Los depósitos sinorogénicos Terciarios: XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Mendoza. *Geología y Recursos Naturales de Mendoza* 123–148.
- Yuan, T., Xu, H., Liu, G., Zhang, B., Zheng, H., 2024, Eocene mammal tracks from the southeastern Tibetan Plateau: *Historical Biology* 36(1), 96–108. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2148206>
- Zavala, C., Freije, R.H., 2001, On the understanding of aeolian sequence stratigraphy: an example from Miocene–Pliocene deposits in Patagonia, Argentina: *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 107, 251–264.
- Zavala, C., Freije, R.H., 2000, Estratigrafía secuencial del Terciario superior marino de Patagonia. Un equivalente de la “crisis del Messiniano”? *Geotemas* 1(2), 217–221.
- Zavala, C., Quattrocchio, M., 2001, Stratigraphy and geological evolution of the Sauce Grande, river (Quaternary), Buenos Aires province, Argentina: *Revista de la Asociación Geologica Argentina* 56, 25–37.
- Zinsmeister, W.J., Marshall, L.G., Drake, R.E., Curtis, G.H., 1981, First radioisotope (Potassium-Argon) age of marine Neogene Rionegro beds in northeastern Patagonia, Argentina: *Science* 214(440).

Apéndice 1: Listado de materiales

Número de campo/colección	N° de huellas	Procedencia geográfica	Tipo de registro
Formación Vinchina (V)			
HT1		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT2		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT3		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT4		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT5		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT6		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT7		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
CPBA-V14294 (HT8)		Qda del Yeso (V-S1)	Molde de silicona
CPBA-V14295 (HT9)		Qda del Yeso (V-S1)	Molde de silicona
CPBA-V14296 (HT10)		Qda del Yeso (V-S1)	Molde de silicona
HT11		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT12		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT13		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT14		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT15		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
HT16		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
		28°49'28,2"S, 68°23'55,3"O	
HT17		Qda del Yeso (V-S1)	Fotografías
		28°49'28,2"S, 68°23'55,3"O	
CPBA-V14297 (HT18)		Qda del Yeso (V-S1)	Molde de silicona
		28°49'28,2"S, 68°23'55,3"O	
CRILAR-IC 41		Qda del Yeso (V-S1)	Original
		28°49'28,2"S, 68°23'55,3"O	Fotografías
			Modelos 3D
CRILAR-IC 35 (RT1)	7	Qda del Yeso (V-S1)	Original
		28°49'20,7"S, 68°23'32,5"O	Escaneo 3D
CRILAR-IC 35 (RT2)	3	Qda del Yeso (V-S1)	Original
		28°49'20,7"S, 68°23'32,5"O	Escaneo 3D
CRILAR-IC 36 (RT3)	4	Qda del Yeso (V-S1)	Original
		28°49'20,7"S, 68°23'32,5"O	Modelos 3D
HT19		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	Modelos 3D
HT20		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	Modelos 3D
HT21		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	Modelos 3D
HT22		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	
HT23		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	
HT24		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	
HT25		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
		28°44'03"S, 68°15'38"O	
HT26		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías

HT25		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT26		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT27		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT28		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT29		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT30		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT31		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT32		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT33		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT34		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT35		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT36		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT37		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT38		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT39		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT40		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT41		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT42		28°44'03''S, 68°15'38''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
H43		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT44		Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT45		28°43'23,4''S, 68°16'05,3''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT46		28°43'23,4''S, 68°16'05,3''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
HT47		28°43'23,4''S, 68°16'05,3''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
RT1	14	Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
RT2	5	28°43'42,6'' S, 68°15'23,1''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
RT3	7	28°43'42,6'' S, 68°15'23,1''O Qda de la Troya (V-S2)	Fotografías
MB1		Qda Pedregal Negro (V-S3)	Fotografías Modelos 3D
MB2		Qda Pedregal Negro (V-S3)	Fotografías Modelos 3D
MB3		Qda Pedregal Negro (V-S3)	Fotografías Modelos 3D

MB4		Qda Pedregal Negro (V-S3)	Fotografías Modelos 3D
Formación Toro Negro (TN)			
CRILAR Ic 15 CPBA-V14298 (M1)		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías Moldes de yeso
M2		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías
M3		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías
M4		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías
M5		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías
M6		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías
HO1 – HO247	247	Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Fotografías Modelos 3D
CPBA-V14289		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Molde de silicona Modelos 3D
CPBA-V14285		Qda de La Troya (TN-S1) 28°42'33"S, 68°18'27"O	Molde de yeso Modelos 3D
Formación Huayquerías (H)			
HT1		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'33"S, 68°35'28"O	Fotografías Modelos 3D
HT2		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT3		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT4		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT5		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT6		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT7		Río Seco Ojo de Agua (H- S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías
HT8		Río Seco Ojo de Agua (H-S2) 33°52'33,7"S, 68°35'01,2"O	Fotografías Modelos 3D
HT9		Río Seco Ojo de Agua (H-S2) 33°52'33,7"S, 68°35'01,2"O	Fotografías Modelos 3D
CPBA-V143226 (HT12, HT13, HT14, HT15)		Río Seco Ojo de Agua (H-S2) 33°52'33,7"S, 68°35'01,2"O	Fotografías Molde de yeso Modelos 3D
CPBA-V143227 (HT10, HT11)		Río Seco Ojo de Agua (H-S2) 33°52'33,7"S, 68°35'01,2"O	Fotografías Moldes de yeso Modelo 3D
HO-1 – HO111	111	Río Seco Ojo de Agua (H-S1) 33°52'32,2"S, 68°35'27,2"O	Fotografías Modelo 3D
Formación Chiquimil (C)			
C-S1-RT1	11	Cima del Castillo Rojo (C-S1)	Fotografías
C-S1-HT1		Cima del Castillo Rojo (C-S1)	Fotografías
Formación Andaluza (A)			
RT1	12	Laguna Cotagua (A-S1) 27°02'44,8"S 66°48'34,6"O	Fotografías Modelos 3D
CPBA-V14272 (B1M1)		Laguna Cotagua (A-S1) 27°02'44,8"S 66°48'34,6"O	Molde de silicona Modelos 3D

RT2	8	Laguna Cotagua (A-S1) 27°02'44,8''S 66°48'34,6''O	Fotografías Modelos 3D
RT3	4	Laguna Cotagua (A-S1) 27°02'44,8''S 66°48'34,6''O	Fotografías Modelos 3D
CPBA-V14273 (B1M2)		Laguna Cotagua (A-S1) 27°02'44,8''S 66°48'34,6''O	Molde de silicona Modelos 3D
Formación Rodeo (R)			
RT1	8	Cuesta del Viento (R-S1) 30°12'04,6''S 69°04'34,2''O	Fotografías
RT2	8	Cuesta del Viento (R-S1) 30°12'04,6''S 69°04'34,2''O	Fotografías
Formación Río Negro (RN)			
HT1		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HT2		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HT3		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HT4		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HT5		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HC1		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
HC2		Balneario El Cóndor (RN-S1)	Fotografías
Yacimiento Paleoicnológico de Pehuen Co (PC)			
HT1		Secuencia Agua Blanca (PC-S1)	Fotografías
HT2		Secuencia Agua Blanca (PC-S1)	Fotografías
RT1	6	Secuencia Agua Blanca (PC-S1)	Fotografías
RT2	9	Secuencia Agua Blanca (PC-S1)	Fotografías

Apéndice 2: Perfiles estratigráficos

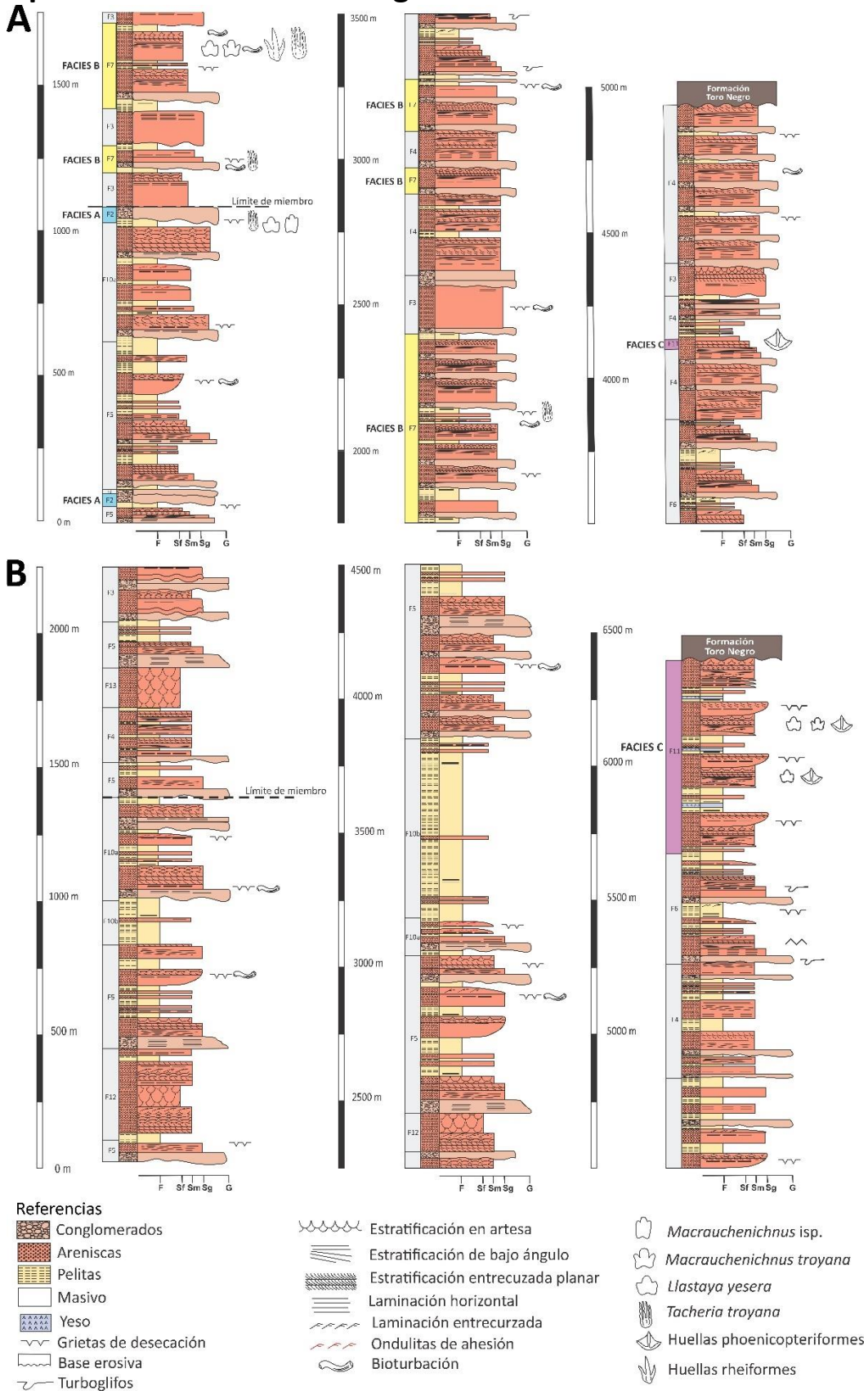


Figura A2.1. Perfiles estratigráficos de la Formación Vinchina (La Rioja). **A.** En Quebrada de la Troya. **B.** En Quebrada del yeso. Tomado y modificado de Vera y Krapovickas (2022).

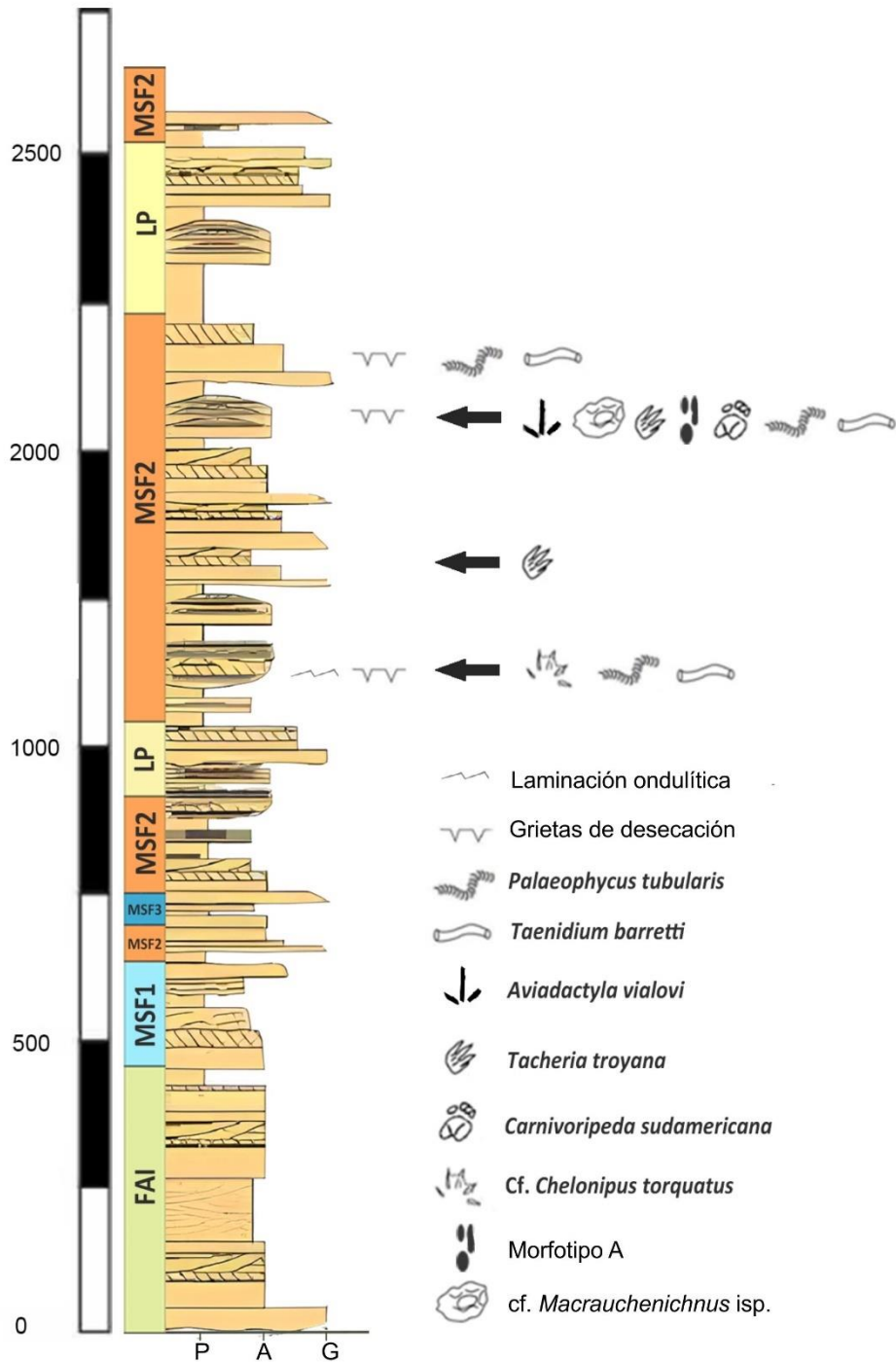


Figura A2.2. Perfil estratigráfico de la Formación Vinchina en la Quebrada Pedregal Negro (La Rioja). FAI: interacción fluvial-eólica. MSF1: sistema fluvial multicanal con planicies de inundación arenosas poco desarrolladas. MSF2: sistema fluvial multicanal con planicies de inundación areno-limosas bien desarrolladas. MSF3: sistema fluvial multicanal con planicies de inundación areno-limosas moderadamente desarrolladas. LP: lóbulos progradacionales. Tomado y modificado de Krapovickas *et al.* (2023).

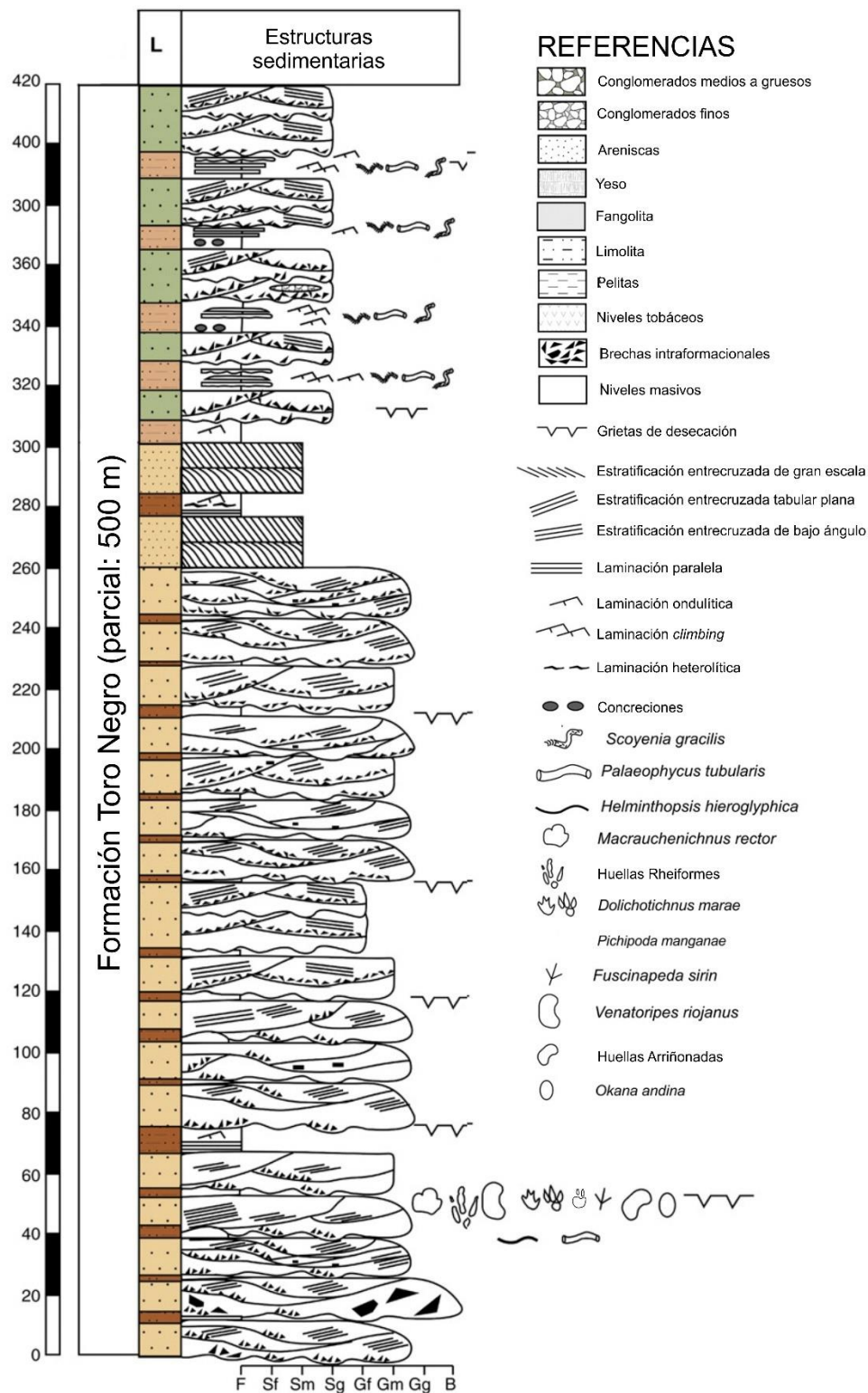


Figura A2.3. Sección detallada de la parte inferior del Miembro Inferior de la Formación Toro Negro, que muestra el nivel portador de huellas fósiles, en la Quebrada de la Troya, La Rioja. Tomado y modificado de Vera *et al.* (2025).

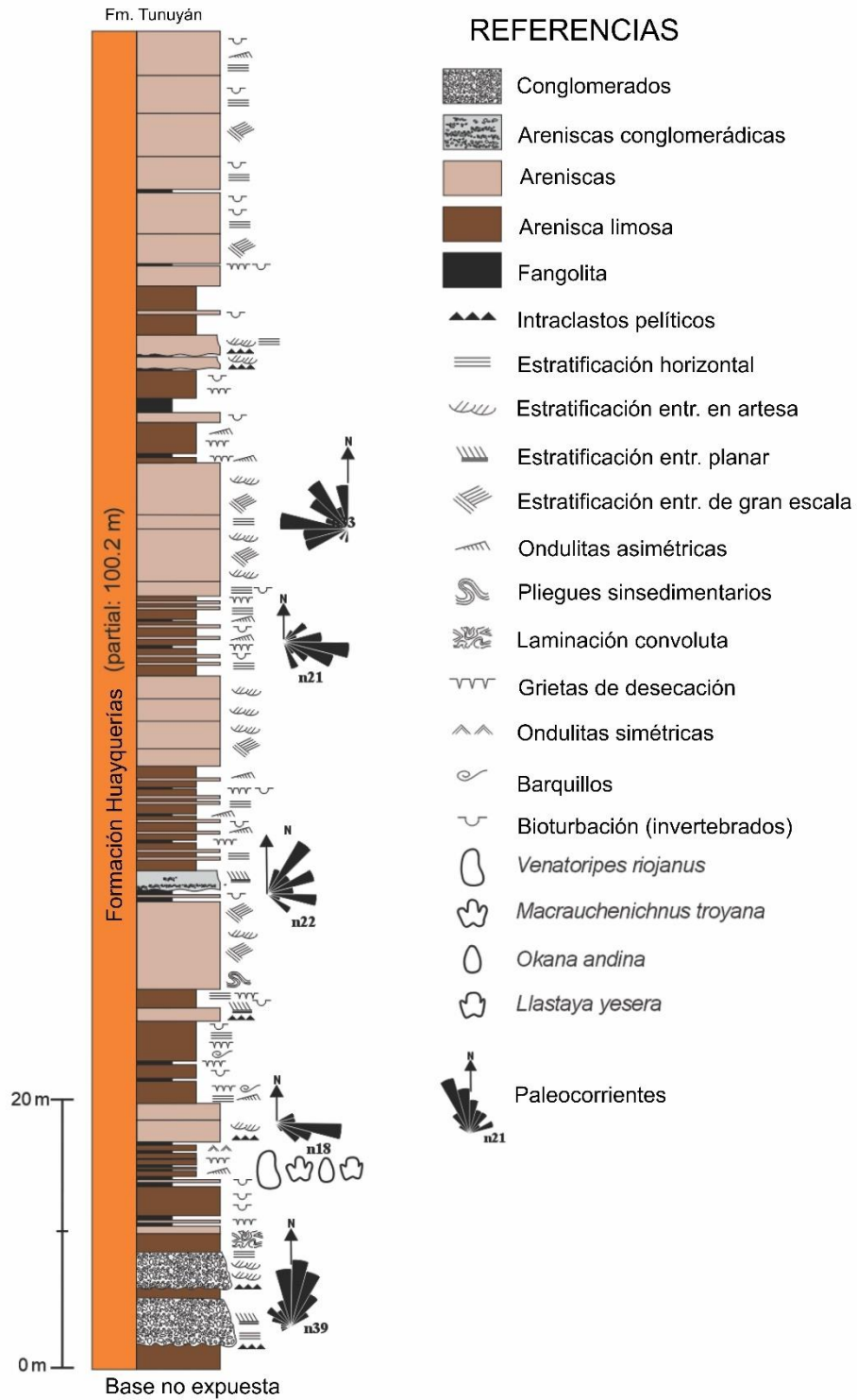


Figura A2.4. Sección detallada del sitio Río Seco Ojo de Agua, correspondiente a la parte superior de la Formación Huayquerías (Mendoza), que muestra el nivel donde se preserva la superficie con huellas. Tomado y modificado de Vera *et al.* (2025).

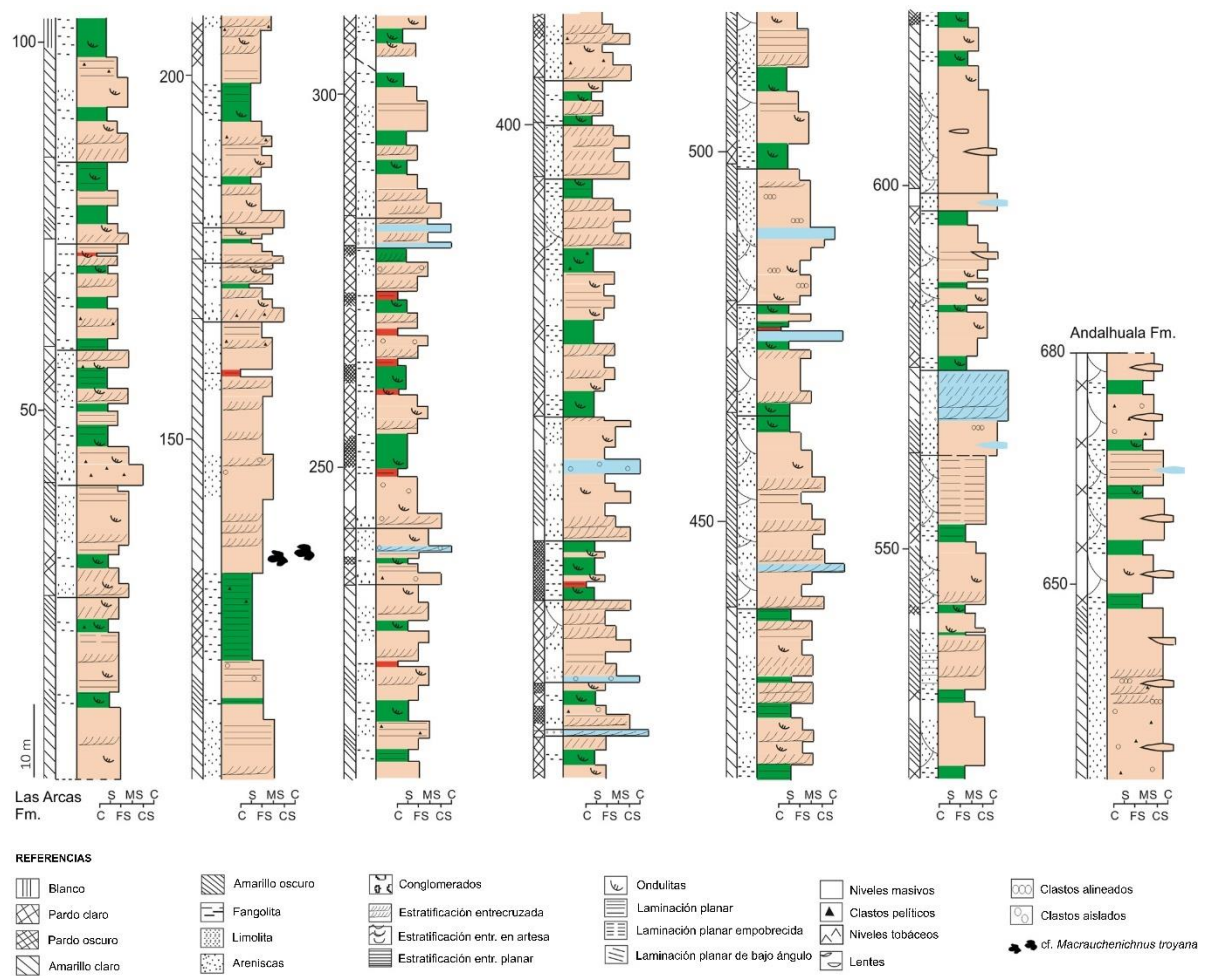


Figura A2.5. Columna estratigráfica de los afloramientos de la Formación Chiquimil en la Quebrada de Jujuil, en Santa María, Catamarca. Tomado y modificado de Armella *et al.* (2025).

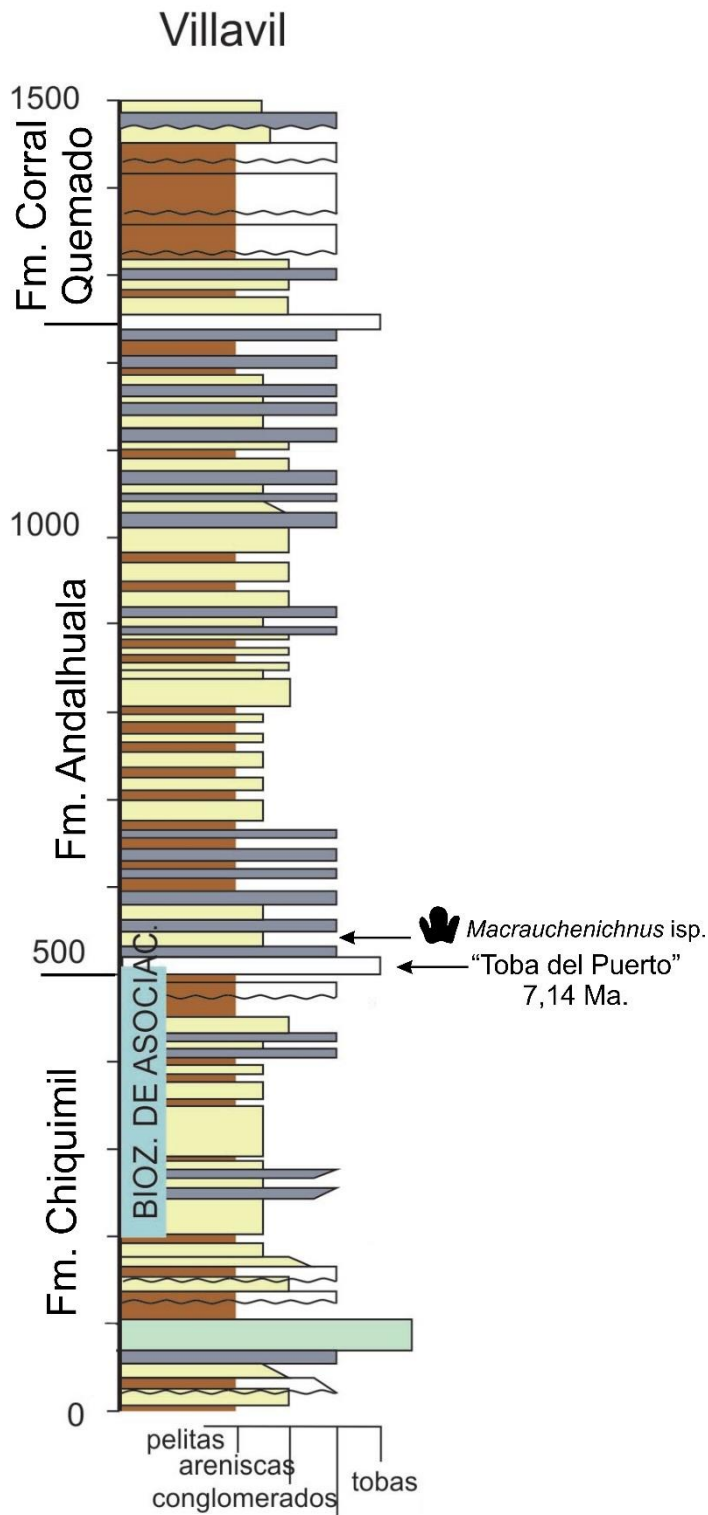
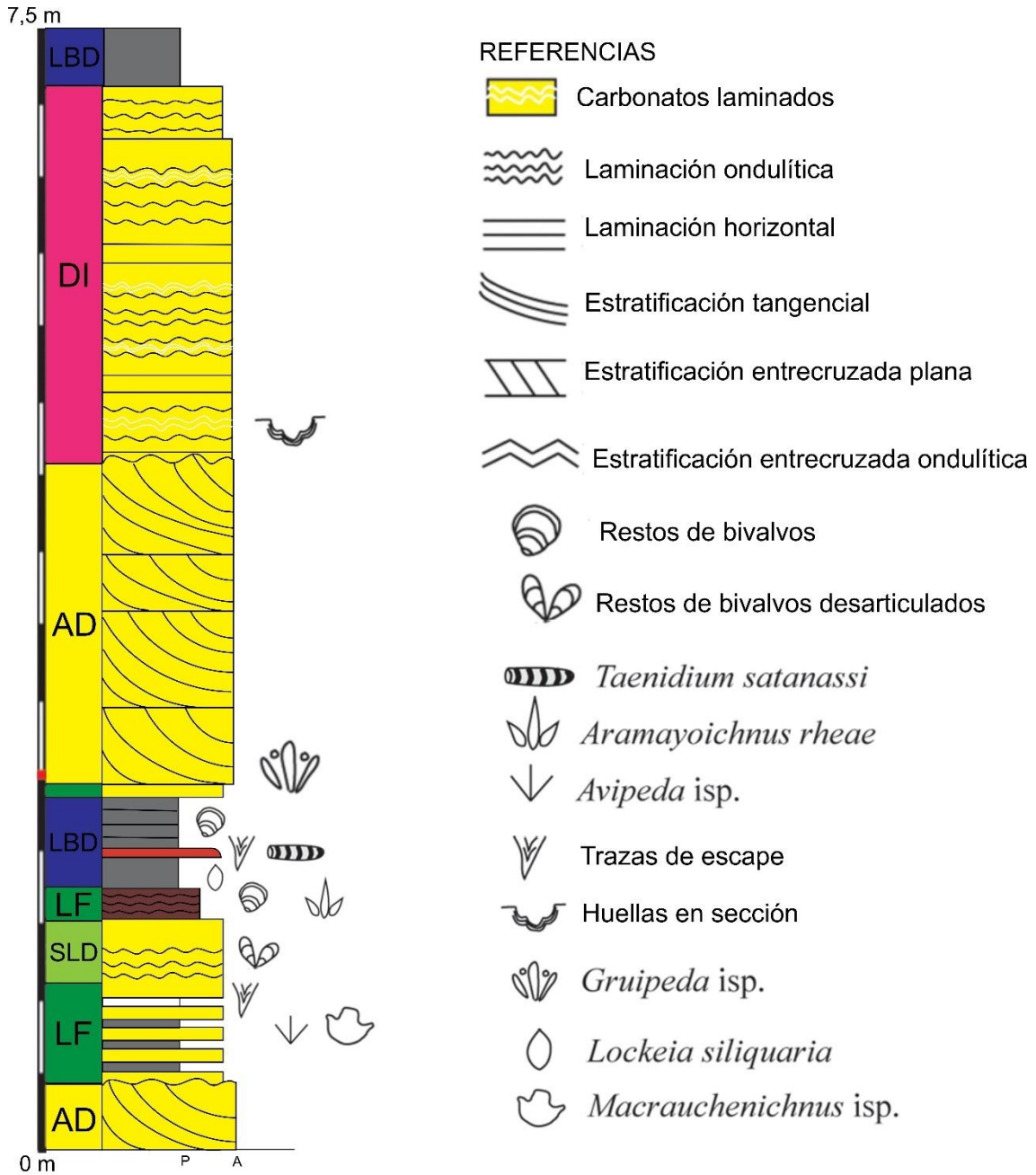


Figura A2.6. Columna estratigráfica de los afloramientos de la Formación Andalhuala en la localidad de Villa Vil (Catamarca), cerca del sitio donde las pisadas fósiles se encuentran preservadas. Tomado y modificado de Esteban *et al.* (2014).



Asociación de facies

- Depósitos arenosos de litoral
- Dunas eólicas
- Planicie lacustre
- Depósitos lacustres de cuenca
- Interduna húmeda

Figura A2.8. Sección estratigráfica de la Formación Río Negro donde se preservan huellas de macrauchenídeos en una localidad entre La Lobería y El Faro. Tomado y modificado de Rojas-Manríquez *et al.* (2024).

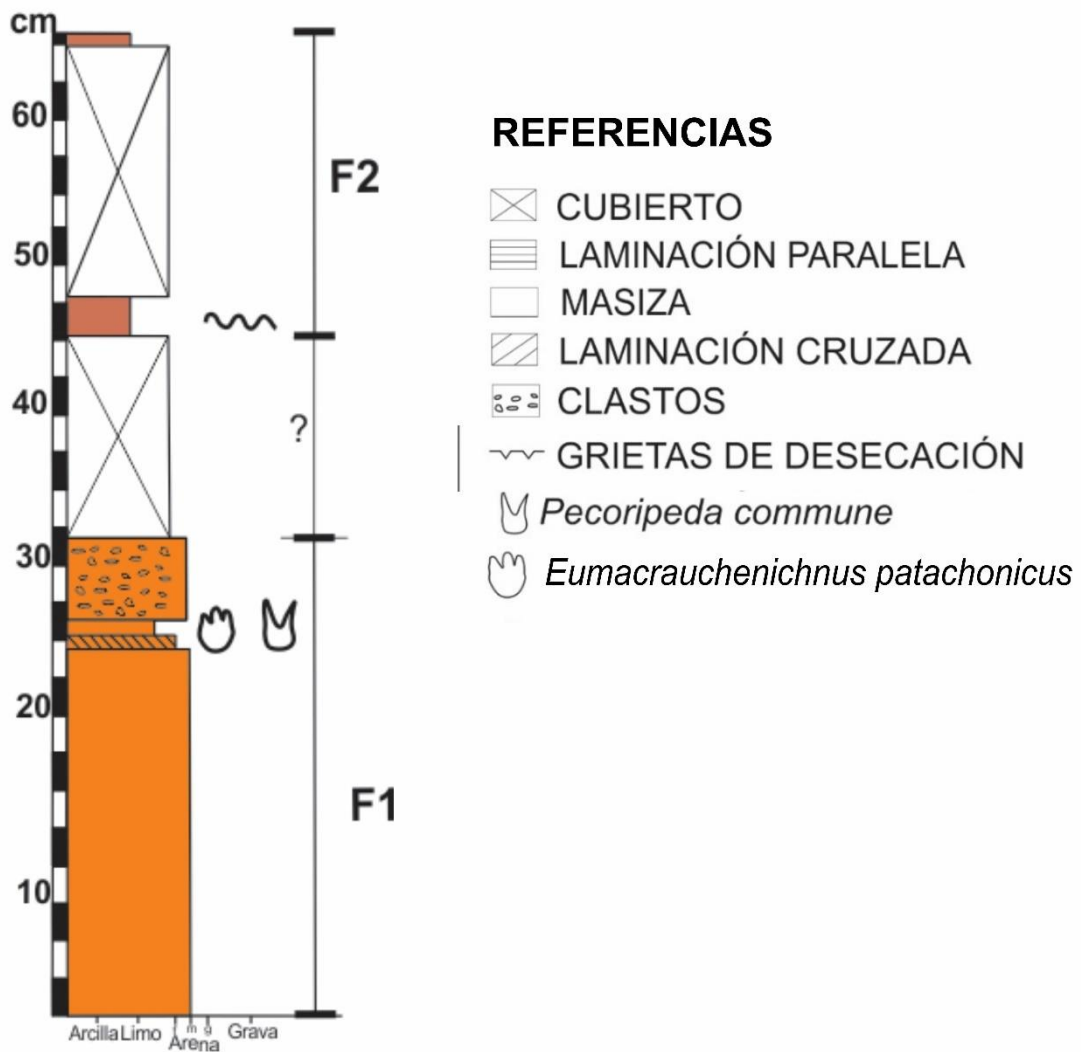


Figura A2.9. Sección estratigráfica de la Secuencia Agua Blanca del Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Co (Buenos Aires), donde se preservan huellas de macrauquénidos. Tomado y modificado de Feola (2022).

Apéndice 3: Estimaciones de masa

HUELLAS TRIDÁCTILAS		
<i>Macrauchenichnus rector</i>		
Unidad	N° de huella	MC (kg)
Fm. Toro Negro	M 1	428,26
	M 2	664,65
	M 3a	317,99
	M 3b	328,93
	M 4	421,21
Fm. Río Negro	HT1	703,47
	HT3	154,96
$\bar{X} = 431,35$	DE = 195,07	Min = 154,96
		Max = 703,47
<i>Macrauchenichnus troyana</i>		
Unidad	N° de huella	MC (kg)
Fm. Vinchina	HT16	126,11
	HT17	82,46
	HT19	62,06
	HT20	70,82
	HT21	69,63
	HT38	117,88
	HT39	93,69
	HT44	152,26
	HT45	89,78
	HT47	85,30
	RT1-1	240,82
	RT1-2	176,75
	RT1-3	203,28
	RT1-4	235,01
	RT1-5	175,13
	RT1-6	199,05
	RT1-7	127,20
	RT1-8	154,19
	RT1-9	133,78
	RT1-10	165,94
RT1-11	112,27	
RT1-12	150,34	
RT1-13	109,84	
RT1-14	133,78	
Fm. Huayquerías	HT5	156,51
	HT6	135,63
	HT7	134,52
Fm. Rodeo	RT1-1	124,31
	RT1-2	109,15
	RT1-3	111,58
	RT1-4	117,18
	RT1-5	109,50
	RT1-6	138,61
	RT1-8	129,74
	RT2-1	174,73
	RT2-2	134,52
	RT2-3	138,23
	RT2-4	199,90
	RT2-5	179,18
	RT2-6	179,59
	RT2-7	142,36

$\bar{X} = 138,60$		DE = 41,77	Min = 62,06	Max = 240,82
cf. <i>Macrauchenichnus troyana</i>				
Unidad	N° de huella	MC (kg)		
Fm. Huayquerías	HT9	49,40		
	HT10	117,88		
	HT11	114,36		
	HT12	179,59		
	HT13	109,84		
	HT15	196,11		
Fm. Chiquimil	RT1-1	126,80		
	RT1-2	90,80		
	RT1-3	159,20		
	RT1-4	109,50		
	RT1-5	139,00		
	RT1-6	198,60		
	RT1-7	160,40		
	RT1-8	152,30		
	RT1-9	182,40		
	RT1-10	184,10		
	RT1-11	177,20		
	HT1	181,20		
$\bar{X} = 146,04$		DE = 41,33	Min = 49,40	Max = 198,60
<i>Macrauchenichnus isp. (A)</i>				
Unidad	N° de huella	MC (kg)		
Fm. Vinchina	RT2-1	412,8031		
	RT2-2	348,0343		
	RT2-3	363,8796		
	RT2-4	419,2643		
$\bar{X} = 386$		DE = 35,38	Min = 348,03	Max = 419,26
<i>Llastaya yesera</i>				
Unidad	N° de huella	MC (kg)		
Fm. Vinchina	HT1	152,8		
	HT2	148,7		
	HT4	100,99		
	HT4	100,99		
	HT5	96,98		
	HT6	136,74		
	HT7	127,92		
	CPBA-V14294	89,78		
	CPBA-V14295	72,92		
	CPBA-V14296	28,93		
	HT11	100,65		
	HT12	56,99		
	HT13	131,21		
	HT14	141,98		
	HT15	129,38		
	CPBA-V14297	32,09		
	CRILAR lc 35 RT1-1	53,42		
	RT1-2	49,14		
	RT1-3	35,35		
	RT1-4	43,19		
	RT1-5	52,07		
	RT1-6	69,34		
	RT1-7	61,21		
	CRILAR lc 35 RT2-1	121,44		
	RT2-2	167,13		

	RT2-3	120,72	
	crilar ic 36 RT3-1	53,97	
	RT3-2	53,42	
	RT3-3	41,18	
	RT3-4	46,00	
	HT22	30,95	
	HT23	95,00	
	HT25	77,18	
	HT26	74,13	
	HT27	70,23	
	HT28	59,79	
	HT29	44,71	
	HT30	72,62	
	HT31	32,55	
	HT32	73,53	
	HT34	55,34	
	HT35	33,01	
	HT36	39,20	
	HT37	51,00	
	HT40	37,98	
	HT41	59,79	
	HT42	52,07	
	HT43	141,60	
	RT3-1	69,93	
	RT3-3	89,46	
	RT3-4	75,04	
	RT3-5	100,65	
	RT3-6	158,85	
Fm. Huayquerías	HT1	103,01	
	HT2	98,98	
	HT3	146,52	
	HT4	174,73	
$\bar{X} = 80,60$	DE = 39,17	Min = 28,93	Max = 174,73

Eumacrauchenichnus patachonicus

Unidad	N° de huella	MC (kg)
Secuencia Agua Blanca del YPPC	HT1	2194,48
	HT2	3000,05
$\bar{X} = 2597,26$		DE = 569,63

HUELLAS MONODÁCTILAS

Okana andina

Unidad	N° de huella	MC (kg)
Fm. Toro Negro	HO1	15,36
	HO2	19,99
	HO3	14,73
	HO4	15,05
	HO5	12,61
	HO6	15,68
	HO7	17,62
	HO8	13,81
	HO9	16,32
	HO10	11,45
	HO11	23,17
	HO12	17,95
	HO13	20,68
	HO14	14,12
	HO15	6,70

HO16	12,61
HO17	12,02
HO18	12,91
HO19	17,29
HO20	20,33
HO21	12,02
HO22	12,61
HO23	17,29
HO24	14,12
HO25	18,29
HO26	22,09
HO27	18,62
HO28	21,73
HO29	21,38
HO30	18,96
HO31	17,62
HO32	16,32
HO33	11,73
HO34	16,97
HO35	11,16
HO36	12,61
HO37	10,60
HO38	12,61
HO39	13,81
HO40	16,32
HO41	16,64
HO42	13,21
HO43	14,12
HO44	14,12
HO45	24,26
HO46	16,32
HO47	12,61
HO48	15,05
HO49	11,73
HO50	18,29
HO51	23,89
HO52	12,61
HO53	19,30
HO54	8,19
HO55	13,81
HO56	14,73
HO57	17,95
HO58	14,42
HO59	16,32
HO60	14,12
HO61	19,30
HO62	15,36
HO63	12,91
HO64	6,00
HO65	12,61
HO66	11,45
HO67	13,51
HO68	19,64
HO69	11,16
HO70	19,64
HO71	22,09
HO72	29,98

HO73	18,96
HO74	16,64
HO75	18,96
HO76	20,33
HO77	23,89
HO78	14,73
HO79	10,88
HO80	18,96
HO81	12,61
HO82	16,00
HO83	14,42
HO84	15,68
HO85	14,73
HO86	16,00
HO87	17,29
HO88	13,81
HO89	24,26
HO90	15,36
HO91	13,21
HO92	11,16
HO93	14,42
HO94	13,21
HO95	12,32
HO96	8,71
HO97	7,68
HO98	12,91
HO99	15,36
HO100	11,45
HO101	23,78
HO102	24,15
HO103	8,80
HO104	13,35
HO105	13,96
HO106	13,35
HO107	10,43
HO108	14,58
HO109	23,78
HO110	20,55
HO111	12,74
HO112	16,82
HO113	10,99
HO114	10,71
HO115	12,45
HO116	18,14
HO117	13,04
HO118	15,21
HO119	18,48
HO120	15,84
HO121	19,50
HO122	34,78
HO123	19,16
HO124	14,27
HO125	15,84
HO126	16,82
HO127	14,89
HO128	12,45
HO129	15,84

	HO130	13,35
	HO131	13,96
	HO132	8,54
	HO133	8,02
	HO134	10,43
	HO135	12,74
	HO136	9,07
	HO137	9,33
	HO138	11,28
	HO139	10,99
	HO140	12,74
	HO141	10,71
	HO142	10,99
	HO143	9,33
	HO144	12,74
	HO145	13,04
	HO146	14,58
	HO147	12,74
	HO148	9,33
	HO149	12,15
	HO150	9,07
	HO151	12,74
	HO152	13,04
	HO153	11,28
	HO154	14,58
	HO155	20,90
	HO156	16,17
	HO157	8,54
	HO158	22,32
	HO159	19,16
	HO160	21,25
	HO161	23,78
	HO162	18,82
	HO163	19,50
	HO164	15,21
	HO165	21,61
	HO166	17,15
	HO167	19,16
	HO168	11,28
	HO169	10,43
	HO170	10,15
	HO171	12,74
	HO172	15,21
	HO173	14,89
	HO174	15,21
	HO175	15,44
	HO2	26,41
	HO3	28,59
	HO4	12,35
	HO5	12,72
	HO6	13,67
Fm. Huayquerías	HO7	21,34
	HO8	13,48
	HO9	29,57
	HO10	19,59
	HO11	10,19
	HO12	11,44

HO13	18,94
HO14	11,62
HO15	10,02
HO16	7,23
HO17	10,72
HO18	12,35
HO19	11,80
HO20	18,09
HO21	34,15
HO22	18,09
HO23	28,10
HO24	30,07
HO25	25,94
HO26	38,12
HO27	38,93
HO28	21,56
HO29	25,70
HO30	19,16
HO31	23,14
HO32	24,06
HO33	10,90
HO34	10,19
HO35	22,23
HO36	13,86
HO37	12,35
HO38	23,60
HO39	21,56
HO40	18,73
HO41	16,64
HO42	15,03
HO43	10,90
HO44	24,06
HO45	16,64
HO46	20,02
HO47	11,07
HO48	15,23
HO49	16,03
HO50	14,83
HO51	17,47
HO52	14,44
HO53	13,10
HO54	22,01
HO55	14,05
HO56	23,14
HO57	41,96
HO58	10,37
HO59	34,41
HO60	20,68
HO61	15,03
HO62	17,47
HO63	18,52
HO64	10,90
HO65	26,65
HO66	33,11
HO67	30,07
HO68	21,56
HO69	24,99

HO70	51,47		
HO71	16,85		
HO72	26,89		
HO73	16,64		
HO74	15,03		
HO75	24,06		
HO76	25,70		
HO77	12,53		
HO78	19,80		
HO79	19,37		
HO80	15,03		
HO81	17,26		
HO82	30,57		
HO83	20,90		
HO84	14,64		
HO85	18,09		
HO86	22,91		
HO87	15,23		
HO88	14,64		
HO89	14,05		
HO90	23,60		
HO91	23,14		
HO92	18,73		
HO93	22,69		
HO94	35,19		
HO95	33,89		
HO96	31,83		
HO97	10,37		
HO98	38,39		
HO99	25,46		
HO100	50,58		
HO101	36,25		
$\bar{X} = 15,24$	DE = 4,41	Min = 6,00	Max = 51,47

Apéndice 4: Orientaciones de huellas

N	FORMACIÓN TORO NEGRO N = 247	FORMACIÓN HUAYQUERÍAS N = 111
	Angle (°)	Angle (°)
1	88,409	46,591
2	110,376	88,493
3	176,424	107,928
4	210,256	109,058
5	213,690	59,886
6	206,565	27,951
7	245,433	83,660
8	218,991	301,777
9	198,435	272,936
10	272,291	307,875
11	234,689	309,806
12	237,804	73,540
13	275,711	72,072
14	242,526	248,749
15	230,440	258,690
16	233,973	251,565
17	243,435	251,565
18	76,504	253,540
19	97,352	258,366
20	91,591	291,318
21	85,914	292,249
22	253,301	165,324
23	255,174	131,309
24	65,854	254,745
25	77,471	114,102
26	173,991	250,253
27	210,651	289,901
28	180,000	300,700
29	127,476	229,844

30	197,879	148,570
31	196,928	141,340
32	245,854	111,595
33	181,736	104,281
34	225,000	95,947
35	164,578	135,000
36	267,879	285,945
37	201,541	111,038
38	259,509	138,814
39	207,979	280,081
40	151,557	94,970
41	198,435	91,123
42	180,000	186,340
43	59,349	106,821
44	90,000	103,392
45	81,634	325,561
46	255,964	311,987
47	240,461	289,502
48	246,801	132,089
49	57,381	130,764
50	231,340	135,000
51	241,699	62,447
52	242,526	112,521
53	202,479	135,000
54	223,781	120,343
55	236,310	145,008
56	223,958	305,707
57	217,476	36,027
58	218,454	324,090
59	223,919	292,306
60	198,435	331,821
61	197,447	310,426
62	194,470	311,987

63	233,427	308,660
64	227,816	316,975
65	208,413	323,807
66	208,740	283,707
67	203,385	304,992
68	181,397	258,111
69	190,713	107,281
70	222,946	113,025
71	226,042	218,480
72	236,310	233,746
73	80,838	181,193
74	231,582	112,414
75	214,562	119,578
76	214,046	253,909
77	239,657	119,932
78	246,801	350,538
79	182,793	274,289
80	182,793	7,667
81	294,102	232,815
82	310,426	262,504
83	320,389	236,310
84	190,539	244,058
85	231,072	221,496
86	244,799	256,675
87	208,496	233,973
88	191,041	66,038
89	184,399	35,096
90	187,125	244,134
91	188,616	234,728
92	234,904	237,339
93	247,521	191,310
94	247,932	245,323
95	217,999	237,339

96	320,194	260,074
97	317,386	290,726
98	193,325	260,838
99	195,422	234,638
100	186,009	209,055
101	200,759	213,690
102	135,000	210,964
103	198,004	239,349
104	131,987	192,680
105	253,610	250,463
106	93,366	196,821
107	196,557	246,371
108	189,926	282,875
109	196,390	216,254
110	50,389	212,276
111	201,251	294,864
112	189,926	-
113	196,390	-
114	210,768	-
115	190,784	-
116	213,179	-
117	208,301	-
118	184,764	-
119	218,418	-
120	207,759	-
121	204,146	-
122	191,976	-
123	209,197	-
124	213,341	-
125	198,925	-
126	219,094	-
127	215,707	-
128	214,077	-

129	214,380	-
130	216,573	-
131	205,866	-
132	201,448	-
133	208,610	-
134	209,197	-
135	193,325	-
136	207,216	-
137	191,310	-
138	225,000	-
139	221,348	-
140	201,501	-
141	204,905	-
142	198,435	-
143	221,496	-
144	216,870	-
145	199,026	-
146	228,215	-
147	219,936	-
148	217,504	-
149	181,042	-
150	169,695	-
151	170,218	-
152	270,000	-
153	186,116	-
154	171,170	-
155	196,887	-
156	138,366	-
157	170,395	-
158	179,029	-
159	161,323	-
160	141,009	-
161	138,366	-

162	197,103	-
163	194,036	-
164	164,578	-
165	146,070	-
166	147,095	-
167	229,514	-
168	48,013	-
169	240,593	-
170	206,162	-
171	227,070	-
172	185,711	-
173	244,231	-
174	198,435	-
175	185,477	-
176	152,241	-
177	202,286	-
178	195,524	-
179	229,939	-
180	255,964	-
181	271,081	-
182	182,322	-
183	201,975	-
184	234,162	-
185	27,848	-
186	232,431	-
187	208,179	-
188	195,422	-
189	157,380	-
190	155,140	-
191	149,184	-
192	173,991	-
193	176,309	-
194	200,433	-

195	191,113	-
196	184,086	-
197	185,389	-
198	161,565	-
199	171,327	-
200	197,592	-
201	140,966	-
202	193,349	-
203	154,628	-
204	183,879	-
205	121,799	-
206	90,000	-
207	104,036	-
208	186,226	-
209	201,448	-
210	197,176	-
211	180,000	-
212	217,093	-
213	219,806	-
214	209,168	-
215	189,951	-
216	203,356	-
217	136,102	-
218	168,887	-
219	199,502	-
220	188,276	-
221	204,341	-
222	137,070	-
223	167,989	-
224	139,236	-
225	177,138	-
226	165,379	-
227	210,619	-

228	185,906	-
229	174,987	-
230	180,000	-
231	165,500	-
232	266,945	-
233	186,072	-
234	172,185	-
235	165,700	-
236	138,215	-
237	219,207	-
238	119,219	-
239	168,503	-
240	167,347	-
241	171,870	-
242	159,864	-
243	130,236	-
244	133,854	-
245	145,582	-
246	133,152	-
247	202,620	-