

Nuevos hallazgos de huellas de dinosaurios en la Formación Candeleros (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, Neuquén, Argentina

Jorge O. CALVO¹ y Gerardo V. MAZZETTA²

Abstract. NEW FINDINGS OF DINOSAUR TRACKS IN THE CANDELEROS FORMATION (ALBIAN-CENOMANIAN), PICÚN LEUFÚ, NEUQUÉN, ARGENTINA A new dinosaur tracksite is described from the lower section of the Candeleros Formation, Río Limay Subgroup (Albian-Cenomanian). The footprints were found on greyish, coarse to thin sandstones from the Cerrito del Bote islet, located at the south-west end of Ezequiel Ramos Mexía artificial lake, 15 km East from Picún Leufú, Neuquén, Argentina. The relatively good preservation of the ichnosite allows to recognise three footprint morphotypes, corresponding to a middle-sized titanosaurian sauropod, a large carnosaurian theropod, and a small coelurosaurian theropods. The titanosaur footprints were referred to the ichnospecies *Sauropodichnus giganteus* Calvo. The presence of *Abelichnus astigarrae* Calvo was also documented through two footprints belonging to a carnosaur, and a non previously registered footprint morphotype was ascribed to coelurosaurs. The dinosaur speeds were estimated from stride and footprint lengths of the trackmakers. Footprint measurements were also used to estimate the body masses of the trackmakers. The ichnofauna studied shows, in all cases, low speeds that range from a maximum of 1.8 m s⁻¹ for a coelurosaur to a minimum of 0.9 m s⁻¹ for the titanosaur. The analyses show that the dinosaurs responsible for these trackways were either walking (the titanosaur and the carnosaur) or using a slow trot gait (the coelurosaurs). Whichever the case, these dinosaurs were progressing with gaits well below their potential locomotory capabilities. The overall correspondence in direction and speed observed in the tracks of the coelurosaurs is compatible with a social pack-moving hypothesis.

Resumen. Se describe un nuevo afloramiento portador de icnitas de dinosaurios correspondiente a la sección inferior de la Formación Candeleros del Subgrupo Río Limay (Albiano-Cenomaniano). Las icnitas se preservaron en areniscas gruesas a finas de color grisáceo y provienen del islote Cerrito del Bote, ubicado en el extremo suroeste del lago artificial Ezequiel Ramos Mexía, 15 km al este de Picún Leufú, Neuquén, Argentina. La relativamente buena preservación de las huellas del icnocyamiento permitió reconocer la presencia de tres morfotipos, correspondientes a un saurópodo titanosaurio de tamaño mediano, un terópodo carnosaurio de gran talla y terópodos celurosauros pequeños. Las huellas del titanosaurio fueron referidas a la icnoespecie *Sauropodichnus giganteus* Calvo. Se documenta también la presencia de *Abelichnus astigarrae* Calvo a través de dos huellas correspondientes a un carnosaurio, así como de un morfotipo icnológico no registrado anteriormente y correspondiente a celurosauros. Se estimó la velocidad de desplazamiento de los productores a partir de datos de longitud de zancada y longitud de huella. Las mediciones de longitud de huella fueron también empleadas para estimar las masas corporales de los productores. La icnofauna estudiada reveló, en todos los casos, bajas velocidades de desplazamiento que oscilan entre un máximo de 1,8 m s⁻¹ para un celurosauro y un mínimo de 0,9 m s⁻¹ para el titanosaurio. Se concluye que estos dinosaurios se desplazaban a marchas de caminata (el titanosaurio y el carnosaurio), o bien de trote lento (los celurosauros), situadas muy por debajo de sus capacidades locomotoras potenciales. La correspondencia global en dirección y velocidad observada en los celurosauros es compatible con la idea de un desplazamiento grupal.

Key words. Dinosaur footprints. Palaeoichnology. Locomotion. Speed. Body mass. Candeleros Formation. Patagonia.

Palabras clave. Huellas de dinosaurios. Paleoicnología. Locomoción. Velocidad. Masa corporal. Formación Candeleros. Patagonia.

Introducción

El conocimiento actual sobre las huellas de dinosaurios en la provincia del Neuquén, Patagonia argentina, se basa en especímenes hallados en Plottier (Huene, 1931), Picún Leufú (Calvo, 1991) y El Cho-

cón (Calvo, 1999). Las huellas de dinosaurios saurisquios aquí estudiadas fueron descubiertas por uno de los autores (JOC) en 1988, ampliando el espectro de la rica icnofauna de dinosaurios en la provincia. Las mismas se encuentran emplazadas en el islote Cerrito del Bote, cercanas al lugar donde ya se ha descrito una abundante y diversa asociación de icnitas dinosaurianas (Calvo, 1991). La relativamente buena preservación de las huellas de un saurópodo de tamaño mediano en dicho islote ha permitido obtener mayor información sobre las huellas de saurópodos asignadas al icnotaxón *Sauropodichnus giganteus* Calvo (Calvo, 1991, 1999). Asimismo se documenta la presencia de la icnoespecie *Abelichnus asti-*

¹Centro Paleontológico Lago Barreales, Universidad Nacional del Comahue, Ruta Prov. 51, km 65, Neuquén. C.P. Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina. jocalvo40@yahoo.com.ar

²Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. mazzetta@fcien.edu.uy

garrae Calvo (1991) a través de dos huellas producidas por un terópodo de gran tamaño, así como de otras huellas de un morfotipo icnológico no registrado anteriormente y correspondientes a pequeños terópodos. Algunos aspectos vinculados a la paleobiología de los productores de las huellas de Cerrito del Bote fueron abordados mediante metodologías aplicadas previamente sobre el material disponible de otros dinosaurios patagónicos (Mazzetta y Blanco, 2001; Mazzetta *et al.*, en prensa).

Abreviaturas: AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; HMN, Museum für Naturkunde der Humboldt Universität, Berlin, Alemania; MUCPv, Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Colección de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina.

Localidad y geología

Como ya se mencionó, las pistas y huellas descritas en este trabajo (en adelante indicadas con la sigla CB) proceden del islote Cerrito del Bote, el cual está ubicado en el extremo suroeste del lago artificial Ezequiel Ramos Mexía, 15 km al este de Picún Leufú (figura 1). Este islote se encuentra a 600 m al noreste de la Península Nueva, en donde Calvo (1991) describió un muy significativo icnoyacimiento de dinosaurios.

Los estratos portadores de icnitas corresponden a la sección inferior de la Formación Candeleros del Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén, con una edad asignable al Albiano-Cenomaniano (Calvo, 1991). Las icnitas se preservaron en areniscas gruesas a finas de color grisáceo. Las mismas constituyen hiporrelieves de huellas de pies y manos, observándose en muchas de ellas una rebaba en sus contornos. Las huellas estaban cubiertas por una capa de arcilita rojiza de 5 y 30 cm de espesor, para los niveles estratigráficos 1 y 2 (*sensu* Calvo, 1991), respectivamente. Tal situación es indicativa de su impresión verdadera, es decir, el resultado directo de la actividad locomotora de los animales. La evidencia fósil contribuiría también a descartar su subimpresión en el estrato asignable al nivel 1 (*sensu* Calvo, 1991) si se considera que sobre el mismo se disponen huellas superficiales y profundas, producidas respectivamente por animales de pequeño y gran tamaño.

El nivel estratigráfico portador de las huellas del saurópodo mediano y de los pequeños terópodos se corresponde con el nivel 1 del perfil local dado por Calvo (1991), mientras que el de las huellas del terópodo de gran tamaño correspondería al nivel 2 del mismo perfil. En el nivel 1 se han detectado seis pistas, de las cuales una de ellas corresponde a un dinosaurio saurópodo (CB-1), mientras que las cinco res-

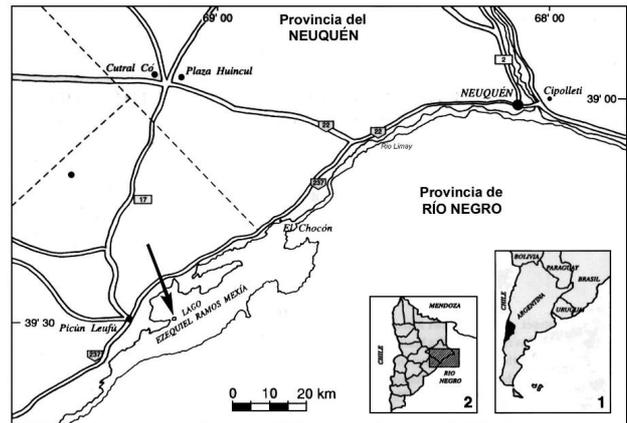


Figura 1. Mapa de Argentina (1), Neuquén (2) y lago artificial Ezequiel Ramos Mexía. La flecha indica la ubicación del islote Cerrito del Bote, en donde se encuentran las nuevas huellas de dinosaurios. / Location map of Argentina (1), Neuquén (2), and Ezequiel Ramos Mexía lake. The arrow indicates the location of the dinosaur track-site at Cerrito del Bote islet.

tantes fueron atribuidas a pequeños terópodos (CB-2 a CB-6). En el nivel 2 se registra solamente una pista conformada por dos huellas asignadas a un terópodo de gran tamaño (CB-7).

Sistemática y descripción

Orden SAURISCHIA Seeley, 1888

Suborden SAUROPODOMORPHA von Huene, 1932

Infraorden SAUROPODA Marsh, 1878

Ichnogénero *Sauropodichnus* Calvo, 1991

Ichnoespecie tipo. *Sauropodichnus giganteus* Calvo, 1991.

Sauropodichnus giganteus Calvo, 1991

Figuras 2-4 y tabla 1

Horizonte tipo y localidad. Nivel 1 del perfil (Calvo, 1991: figura 2). Areniscas gruesas a medianas de color grisáceo; Formación Candeleros (Albiano-Cenomaniano), Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén; lago artificial Ezequiel Ramos Mexía, Neuquén, Argentina.

Comentarios. Repositorio *in situ*. Lamentablemente, el material icnológico original no pudo ser extraído debido a problemas logísticos y litológicos. Se obtuvieron dibujos, imágenes fotográficas y mediciones de campo para corroborar la existencia del espécimen.

Descripción. Pista (CB-1) de dinosaurio cuadrúpedo de talla mediana (figuras 2 y 3) con una trayectoria levemente sinuosa y curvada hacia la izquierda (figura 4). El eje de la pista discurre aproximadamente a 30 cm del borde medial de las huellas traseras, ob-



Figura 2. *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Pista asignada a un saurópodo de mediano tamaño (CB-1) / *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Trackway assigned to a medium-sized sauropod (CB-1).

servándose un rumbo promedio de 325°. La pista tiene 6 m de longitud y 12 huellas impresas con una pobre morfología de detalle en la región correspondiente a los dedos, la cual no impide reconocer una marcada rotación negativa (*sensu* Thulborn, 1990) en las mismas. El ángulo de paso de las huellas delanteras oscila entre 75° y 95°, y el de las huellas traseras entre 100° y 120°. La anchura externa de la pista es de 1,40 m y la interna de 0,60 m. La longitud de paso oscila entre 2,00 m y 2,20 m, y la longitud total de la cupla (huellas ipsilaterales trasera y delantera) es de 1,54 m en promedio.

Las huellas traseras, con 70 cm de longitud y 60 cm de anchura, son más grandes que las delanteras y tienen una forma subtriangular sin detalle de separación entre las regiones correspondientes a los dedos y la planta. La longitud de zancada trasera, es decir, la distancia entre huellas sucesivas del mismo pie, es

Tabla 1. Velocidades de desplazamiento (v) y velocidades máximas ($v_{\text{máx}}$) estimadas a partir de las pistas de dinosaurios saurisquios del yacimiento paleoicnológico de Cerrito del Bote, provincia del Neuquén, Argentina. n , número de huellas; s , longitud de zancada; FL , longitud de la huella del pie; h , altura estimada de la articulación de la cadera; S, Sauropoda; T, Theropoda. / *Locomotor speeds (v) and maximum speeds ($v_{\text{máx}}$) estimated from saurischian dinosaur trackways at the ichnosite Cerrito del Bote, Neuquén Province, Argentina. n , number of footprints; s , mean stride length; FL , mean footprint length; h , hip joint height; S, Sauropoda; T, Theropoda.*

Taxón	Pista	n	s (m)	FL (m)	h (m)	s/h	v (m s ⁻¹)	$v_{\text{máx}}$ (m s ⁻¹)
S	CB-1	6	2,16	0,68	2,72	0,8	0,9	4,1
T	CB-2	5	0,84	0,09	0,41	2,1	1,7	7,5
T	CB-3	7	1,02	0,11	0,50	2,0	1,8	8,3
T	CB-4	6	0,92	0,10	0,45	2,0	1,7	7,8
T	CB-5	9	0,92	0,10	0,45	2,0	1,7	7,8
T	CB-6	8	0,99	0,11	0,50	2,0	1,7	8,3
T	CB-7	2	2,92	0,47	2,30	1,3	1,8	8,7

de aproximadamente 2,20 m y 2,00 m, para el pie derecho e izquierdo, respectivamente. Las huellas delanteras, con 25 cm de longitud y 40 cm de anchura, son reniformes y presentan un borde posterior levemente cóncavo. La longitud de zancada delantera es de 2,34 m y 2,20 m, para las huellas impresas por la mano derecha e izquierda, respectivamente. La diferente longitud de zancada observada tanto en huellas traseras como en delanteras se debe a la particular trayectoria de la pista.

Discusión icnológica. En base a su morfología y disposición, las huellas correspondientes a la pista CB-1 de Cerrito del Bote fueron asignadas por Calvo (1999) al Infraorden Sauropoda. La diagnosis del icnotaxón *Sauropodichnus giganteus* (véase Calvo, 1991) fue revisada y ampliada por Calvo (1999) en base a las huellas de la pista CB-1 aquí estudiadas. Sin embargo, hasta el presente trabajo nunca se realizó una descripción suficientemente detallada de las mismas con respecto a aspectos que permitan inferir la paleobiología de su productor (véase sección de discusión paleobiológica).

Las huellas denominadas *Sauropodichnus giganteus* fueron originalmente descritas en la península Nueva (Calvo, 1991), a corta distancia y en el mismo nivel estratigráfico correspondiente al emplazamiento de la pista CB-1. Esta icnoespecie fue diagnosticada en base a pistas conformadas por huellas mal preservadas, sin individualización de improntas de las manos. Las huellas de la pista CB-1 fueron probablemente producidas por un individuo de la misma especie que los que originaron las pistas del icnotaxón *Sauropodichnus giganteus* en la península Nueva. La anchura interna de la pista y la longitud de paso de CB-1 coincide con lo observado en el holotipo de *Sauropodichnus giganteus*, aunque su anchura externa es menor. También se advierten diferencias con el holotipo en la morfología global y profundidad de las huellas traseras. Probablemente las diferencias apuntadas sean una consecuencia de la mala preservación y mayor tamaño de las huellas del holotipo, o bien respondan a diferentes condiciones del sustrato durante la locomoción de los icnoprodutores.

Si bien, tal como lo reconocieron Lockley *et al.* (1994b), la morfología de detalle de las huellas del holotipo de *Sauropodichnus giganteus* es pobre; éstas resultan muy similares a muchas de las huellas traseras descritas por Calvo y Salgado (1995b) en el geográficamente cercano balneario de la villa El Chocón. En esa localidad, y en niveles estratigráficamente correlacionables, fueron reconocidas huellas traseras de forma circular como correspondientes al icnotaxón *Sauropodichnus giganteus* y otras con morfologías subtriangulares (huellas traseras) o reniformes (huellas delanteras) como las presentes en la pista CB-1 de Cerrito del Bote. En virtud de lo expuesto, y contra-

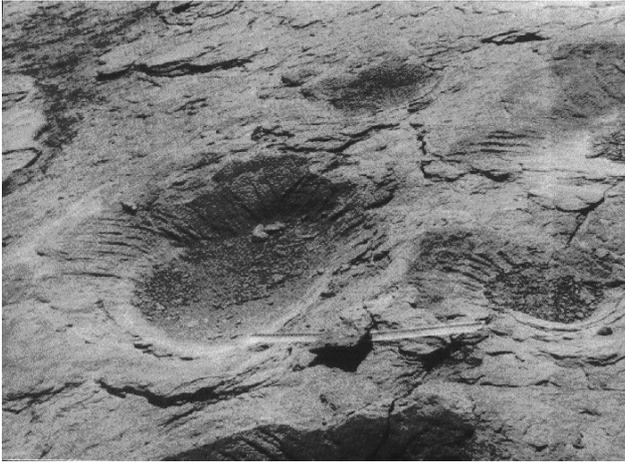


Figura 3. *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Detalle de las huellas de pie y mano en la pista asignada a un saurópodo de mediano tamaño (CB-1). / *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Detail of pes and manus prints at the trackway assigned to a medium-sized saurópodo (CB-1).

riamente a la opinión de Lockley *et al.* (1994a), los autores sostienen que las pistas de *Sauropodichnus giganteus* pertenecen a saurópodos y se cree conveniente mantener a este icnotaxón válido para incluir a gran parte, sino a todas, las huellas atribuidas a saurópodos en estos niveles del Formación Candeleros.

También han sido registradas huellas de saurópodos en otras localidades del Cretácico sudamericano. Las mismas corresponden al Cretácico inferior de Brasil y al Cretácico superior de Bolivia (Leonardi, 1984, 1989). Si bien estos icnofósiles no han sido formalmente descritos, es evidente que el eje de sus pistas está mucho más cercano al borde interno de las huellas que en la pista aquí estudiada. En consecuencia, resulta posible afirmar que la anchura de la pista CB-1, al igual que lo observado en las pistas de saurópodos de península Nueva y El Chocón, se asemeja más al morfotipo producido por un saurópodo de cadera ancha (*sensu* Farlow, 1992). Tal observación permitiría inferir que los productores de estas pistas fueron titanosaurios, de acuerdo al análisis presentado por Wilson y Carrano (1999).

Si bien existen diferencias morfológicas importantes, puede señalarse que las huellas de los saurópodos de Cerrito del Bote y El Chocón son groseramente similares a las presentes en las anchas pistas del lecho del río Paluxy, Texas, Estados Unidos, correspondientes a la icnoespecie *Brontopodus birdi* Farlow, Pittman y Hawthorne (1989). Estas últimas fueron asignadas tentativamente al saurópodo titanosaurio *Pleurocoelus* Marsh (1888) del Cretácico inferior de Texas (ver Gallup, 1975 y Farlow *et al.*, 1989: 382). Tal asignación se basó en el hallazgo de restos esqueléticos de dicho taxón en estratos cercanos de la misma edad que la correspondiente a las huellas de *Bronto-*

podus birdi. El material del Neuquén posee en sus huellas delanteras más afinidades morfológicas con las huellas delanteras referidas a *Breviparopus taghbaltoutensis* Dutuit y Ouazzou (1980), del Jurásico superior de Marruecos. Sin embargo, en esta icnoespecie las huellas contralaterales de los pies se solapan en la línea media de la pista, así indicando su pertenencia a un saurópodo de cadera angosta.

Los restos esqueléticos de saurópodos hallados en en la Formación Candeleros, para las localidades de El Chocón y Neuquén, corresponden a un primitivo titanosauriforme, *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte (1991), el cual es filogenéticamente próximo a *Pleurocoelus* (Salgado *et al.*, 1997), y a un diplodocoideo basal, *Rebbachisaurus tessonei* Calvo y Salgado (1995a). Los restos correspondientes a *Andesaurus* fueron localizados a 2 km de las huellas de saurópodos descubiertas en el balneario de El Chocón y en los mismos niveles.

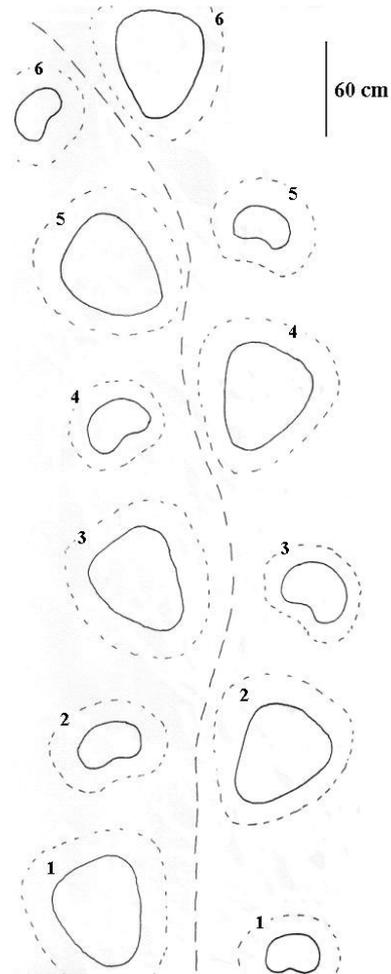


Figura 4. *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Vista de planta de la pista asignada a un saurópodo de mediano tamaño (CB-1). / *Sauropodichnus giganteus* Calvo (1991). Plan of the trackway assigned to a medium-sized saurópodo (CB-1).

Se sugiere entonces que el titanosaurio *Andesaurus delgadoi* es el candidato más razonable para la producción de la pista CB-1. Como en el caso de *Pleurocoelus* arriba mencionado, tal identificación tentativa se basó en criterios de correlación fenética (tamaño y forma general de las huellas, y anchura de la pista, en relación a su correspondencia con dimensiones esqueléticas pertinentes) y también en el criterio de proveniencia señalado por Carrano y Wilson (2001). Este último indica que cuando existen múltiples candidatos para la autoría de una pista, aquél más cercano espacio-temporalmente es el preferido para la asignación. Sin embargo, en el caso aquí considerado debe tenerse presente que un idéntico o incluso más ajustado patrón de correlación fenética y proveniencia para otras especies de titanosaurios no registradas hasta el presente no puede ser descartado en base al actual conocimiento paleontológico de la Formación Candeleros. En otras palabras, una mayor intensidad de muestreo podría eventualmente producir candidatos más apropiados que *Andesaurus delgadoi* en niveles estratigráficos cercanos y correlacionables con los niveles icnoportadores de Cerrito del Bote.

Suborden THEROPODA Marsh, 1881
Infraorden COELUROSAURIA von Huene, 1914

Ichnogénero e icnoespecie indeterminado
Figuras 5, 6 y tabla 1

Horizonte tipo y localidad. Igual que para el espécimen CB-1.

Comentarios. Se rescataron tres plastotipos (MUCPv-133, -134 y -135). Se obtuvieron dibujos, imágenes fotográficas y mediciones de campo del material icnológico original.

Descripción. Cinco pistas (CB-2 a -6) producidas por dinosaurios bípedos de talla pequeña. Las mismas están representadas por huellas largas y medianamente gráciles (*sensu* Lockley, 1998: fig. 9), mesaxónicas y tridáctilas, con postura digitígrada y sin rotación apreciable (figura 5). Sus dimensiones alcanzan los 10 cm de longitud y 5 cm de anchura en promedio. Las huellas están mayoritariamente mal preservadas, aunque ello no impide reconocer que el 80 % de su longitud es ocupado por la impronta de los dedos, como así también que el dedo III es más largo y algo más robusto que los laterales (figura 6). Dichas huellas son asimétricas, con la impronta del "talón" pequeña y desplazada hacia el exterior. El dedo III imprime tres falanges y su garra y su impronta está distalmente desplazada hacia el interior. El dedo II, más pequeño que el IV en las huellas mejor preservadas, imprime dos falanges y su garra y la impronta de su extremo distal se desplaza hacia el interior. El dedo IV, prácticamente recto, imprime tres falan-

ges y su garra con indicio de la falange ungueal. La divergencia interdigital de la mayoría de las huellas no supera los 10°. Las pistas son extremadamente estrechas y rectilíneas, con un ángulo de paso que oscila entre 175 y 180°. Las mismas se dirigen al este o este-sudeste, con los siguientes rumbos y detalles: CB-2 (107°; cinco huellas mal preservadas; plastotipo de huella MUCPv-133), CB-3 (115°; siete huellas; plastotipo de huella MUCPv-135), CB-4 (105°; seis huellas), CB-5 (108°; nueve huellas; plastotipo de huella MUCPv-134), y CB-6 (90°; ocho huellas). Excepto en el caso de la pista CB-6, las pistas de estos pequeños dinosaurios bípedos se disponen muy cercanas (la distancia entre las mismas no supera los 0,8 m) y aproximadamente paralelas entre sí, indicando una misma dirección y sentido de desplazamiento. La pista CB-6, emplazada aproximadamente a 4 m de distancia de las restantes pistas de celurosaurios, revelaría una posible tendencia de su autor hacia el acercamiento a la trayectoria de estas últimas.

Discusión icnológica. Las pistas revelan grandes similitudes con la morfología observada en especímenes del icnogénero *Grallator* Hitchcock (1858), correspondientes al Triásico medio-Jurásico inferior (Haubold, 1984) y al Triásico superior (Conrad *et al.*, 1987). Se observan similitudes en el tamaño y la forma de las huellas, en la posición de las improntas de los dedos, y en la relación entre la longitud de zancada y la longitud de la huella. Sin embargo, existen diferencias en la morfología de la impronta plantar. Asimismo, las pistas aquí estudiadas tienen algunas similitudes en su aspecto general con *Anchisauripus hitchcocki* Lull (1904), pero se diferencian de esta icnoespecie por no presentar una impronta de la garra del dedo I y por constituir un ángulo de paso mayor. También pueden señalarse algunas similitudes morfológicas con *Deferrariischnium mapuchensis* Calvo (1991), aunque los especímenes aquí estudiados difieren notablemente de esta icnoespecie en el tamaño y la simetría de sus huellas. Los dedos laterales en las huellas atribuidas a *Deferrariischnium mapuchensis* no muestran improntas de las garras y divergen del dedo III con un ángulo mucho mayor que en los especímenes aquí comunicados. En consecuencia, no resulta adecuado asignar el material estudiado a esta icnoespecie. Se observa también cierto parecido a *Coelurosaurichnus* von Huene, 1941 (véase Conrad *et al.*, 1987), pero las huellas aquí descriptas difieren de este icnotaxón en la morfología de la impronta del "talón", como así también por presentar un ángulo interdigital menor, un ángulo de paso mayor, y una relación entre las longitudes de zancada y de huella menor. La magnitud de las diferencias señaladas permite descartar la pertenencia de las huellas aquí estudiadas a este icnogénero. En base al actual conocimiento de las huellas de dinosaurios carnívoros y al tratarse de una morfo-



Figura 5. Pistas asignadas a celurosaurios de pequeño tamaño (CB-3 y -4). / Trackways assigned to small-sized coelurosaur (CB-3 and -4).

logía muy conservadora en lo que tiene que ver con icnitas de terópodos, los autores consideran conveniente no asignar las pistas aquí descritas a un nuevo icnogénero. No obstante, resulta posible afirmar que estas pistas fueron producidas por individuos de pequeño tamaño de una especie no identificable de terópodo celurosaurio. Cabe mencionar además que estas pistas constituyen hasta el presente el primer registro de celurosaurios en la Formación Candeleros. Las mismas señalan la presencia de cinco individuos cuyos cercanos desplazamientos presentan aproximadamente la misma dirección y sentido. Dicha evidencia paleoicnológica podría considerarse como indicativa de un desplazamiento grupal. Tal hipótesis resulta reforzada por la idéntica profundidad observada en las huellas de estas pistas adyacentes, las cuales fueron producidas por individuos con un tamaño de huella y longitud de zancada similares. Ello evidencia una misma consistencia y humedad del sustrato durante el desplazamiento de los animales, lo cual constituye una situación improbable sin el requisito de co-ocurrencia.

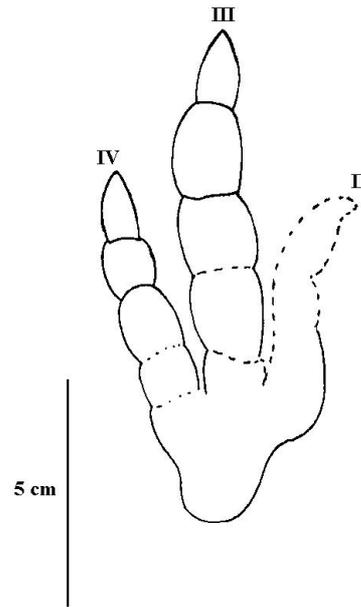


Figura 6. Dibujo de huella asignada a un celurosaurio de pequeño tamaño (CB-3). / Sketch of a footprint assigned to a small-sized coelurosaur (CB-3).

Infraorden CARNOSAURIA von Huene, 1920
Icnogénero *Abelichnus* Calvo, 1991

Icnoespecie tipo. *Abelichnus astigarrae* Calvo, 1991.

Abelichnus astigarrae Calvo, 1991
Figura 7 y tabla 1

Horizonte tipo y localidad. Nivel 2 del perfil local (Calvo, 1991: fig. 2). Arenisca fina de color grisáceo; Formación Candeleros (Albiano-Cenomaniano), Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén; lago artificial Ezequiel Ramos Mexía, Neuquén, Argentina.

Comentario. Se rescató un plastotipo (MUCPv-139) correspondiente a dos huellas de los pies. Se obtuvieron dibujos y mediciones de campo del material icnológico original.

Descripción. Pista (CB-7) de dinosaurio bípedo de gran tamaño, emplazada en un nivel situado a 148 cm por encima del nivel con las huellas anteriormente descritas. La misma está compuesta por dos huellas contralaterales con morfología media en cuanto a su longitud y grosor (*sensu* Lockley, 1998: fig. 9), con una longitud de paso de 146 cm y un rumbo de 55°. La huella mejor preservada (figura 7) tiene 47 cm de longitud y 42 cm de anchura. Las huellas son mesaxónicas y tridáctilas, con presencia de marcas de las garras en los extremos de las improntas de los dedos. La impronta del dedo II es más corta que la del dedo IV y ambas se continúan en bien desarrolladas improntas de las garras. La divergencia interdigital es

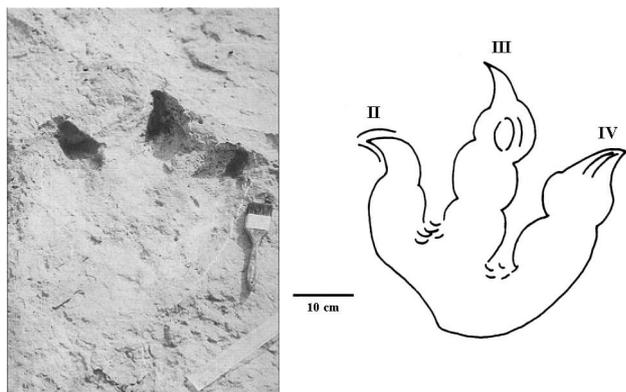


Figura 7. *Abelichnus astigarrae* Calvo (1991). Fotografía y dibujo de huella asignada a un carnosaurio de gran tamaño (CB-7) / *Abelichnus astigarrae* Calvo (1991). Photograph and sketch of a footprint assigned to a large-sized carnosaur (CB-7).

menor a 30°. La impronta del “talón” es pequeña y de contorno subredondeado.

Discusión icnológica. Huellas de terópodos carnosaurios de gran tamaño han sido descritas en el cercano icnoyacimiento de península Nueva como *Abelichnus astigarrae* (Calvo, 1991). Tanto la morfología, como así también las dimensiones y la posición estratigráfica de las huellas correspondientes a la pista CB-7 permiten con gran certeza su asignación al mencionado icnotaxón (figura 8). Las mismas presentan una longitud marcadamente menor al máximo de 86 cm registrado para la huella de un terópodo. Tal medición fue tomada en la huella del terópodo gigante productor de *Tyrannosauripus pillmorei* Lockley y Hunt (1994), la cual corresponde al Maastrichtiano de Nueva Mexico. No obstante ello, y aplicando una similar argumentación a la utilizada para el caso de la pista CB-1, se propone al terópodo gigante *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado (1995) como el más probable productor de la pista CB-7. El material holotípico de esta especie proviene de la Formación Candeleros del Subgrupo Río Limay (Coria y Salgado, 1995) y fue hallado en estratos cercanos y correlacionables al nivel portador de las huellas de la icnoespecie *Abelichnus astigarrae*.

Métodos

Velocidades y capacidades locomotoras. Se utilizó el método propuesto por Alexander (1976) para la estimación de la velocidad de desplazamiento de los dinosaurios responsables de las pistas de este yacimiento paleoicnológico. El mismo se basa en la medición de la longitud de la zancada s (entendida como la distancia comprendida entre puntos correspondientes en dos huellas sucesivas del mismo pie) y la longitud de la huella FL . Esta última permite esti-

mar la altura de la articulación de la cadera h y por ende el tamaño aproximado del animal. Según Alexander (1976), la razón h/FL equivale aproximadamente a 4,0 en saurópodos. A su vez, Thulborn (1989) señala que esta razón es aproximadamente igual a 4,5 en terópodos pequeños ($FL < 0,25$ m) y a 4,9 en terópodos grandes ($FL > 0,25$ m). El principio físico subyacente al método descrito por Alexander (1976) es el de la similitud dinámica, hipótesis según la cual los movimientos de animales de forma geoméricamente similar, aunque sean de tamaño diferente, son dinámicamente similares sólo cuando se mueven con iguales valores de un parámetro adimensional, el número de Froude v^2/gh (donde v es la velocidad de desplazamiento y g la aceleración gravitatoria). Los movimientos dinámicamente similares (es decir, con iguales números de Froude) requieren iguales valores de longitud de zancada relativa (razón s/h). Esta relación entre la longitud de zancada relativa y el número de Froude permite la estimación de las velocidades de desplazamiento de los dinosaurios a través de la siguiente ecuación (propuesta por Alexander, 1976): $v = 0,25 g^{0,5} s^{1,67} h^{-1,17}$, donde los valores de s y h se ingresan en metros y v se resuelve en metros por segundo. Hasta el presente, este enfoque representa el mejor método para estimar las velocidades implicadas por las pistas de dinosaurios.

Sin embargo, como señala Coombs (1978), debe tenerse presente que la ecuación desarrollada por Alexander (1976) se limita a estimar la velocidad a la cual se produjo una determinada pista y no puede ser utilizada para estimar la velocidad máxima de un dinosaurio. Tal estimación, evidentemente más representativa de la verdadera capacidad cursorial de los dinosaurios, puede lograrse en ciertos casos mediante la aplicación de la siguiente ecuación (según Thulborn, 1990): $v_{m\acute{a}x} = (135,99h)^{0,5}$. La misma permite predecir las velocidades máximas desarrolladas por pequeños dinosaurios bípedos desplazándose con un s/h de 5,03, es decir, igual al máximo valor estimado para los dinosaurios en estampida de la localidad australiana de Lark Quarry (Thulborn y Wade, 1984).

Los dinosaurios bípedos de mediano a gran tamaño también habrían estado capacitados para desarrollar velocidades correspondientes a la carrera, tal como se deduce a partir de mediciones realizadas sobre sus pistas (véase ejemplos correspondientes a terópodos en Farlow, 1981, y Day *et al.*, 2002). En consecuencia, la velocidad máxima en estos dinosaurios puede presumiblemente estimarse a través de la siguiente ecuación (Thulborn, 1990): $v_{m\acute{a}x} = (33,13h)^{0,5}$.

En aquellos dinosaurios graviportales presumiblemente restringidos a una marcha de caminata, e incapaces de superar las velocidades predichas para los mismos durante la transición entre la caminata y

el trote, la velocidad máxima puede estimarse como (según Thulborn, 1982): $v_{\text{máx}} = (6,12h)^{0,5}$. Tal condición habría sido la presente en saurópodos con masas corporales estimadas en varias decenas de toneladas.

Alexander (1976) encuentra que los mamíferos terrestres actuales cambian desde una marcha de caminata a una de trote o carrera cuando la razón s/h alcanza un valor de aproximadamente 2,0, y sugiere que lo mismo fue probablemente cierto para los dinosaurios. En posteriores estudios de la locomoción de los dinosaurios (Thulborn, 1982; Thulborn y Wade, 1984), las observaciones de Alexander (1976) sobre las marchas de los vertebrados actuales fueron extendidas para definir tres diferentes marchas en los dinosaurios: caminata (s/h menor a 2,0), trote (s/h comprendida entre 2,0 y 2,9), y carrera (s/h mayor a 2,9). Este criterio es uno de los mejores disponibles al presente para evaluar y comparar las capacidades locomotoras de los dinosaurios y, en consecuencia fue el aquí utilizado.

Masas corporales. Las masas corporales de los dinosaurios autores de las huellas de Cerrito del Bote fueron estimadas mediante la aplicación del concepto de similitud geométrica (véase Alexander, 1985b, por una discusión detallada del mismo), recurriendo a comparaciones con masas corporales previamente conocidas en otros dinosaurios y estimadas a partir de métodos volumétricos o como resultado de predicciones basadas en ecuaciones de regresión sobre las dimensiones de sus huesos apendiculares y cervicales (Mazzetta *et al.*, en prensa). De acuerdo al concepto antes mencionado, dos cuerpos son geométricamente similares si la forma de uno puede hacerse idéntica a la del otro al multiplicar todas sus dimensiones lineales por algún factor constante.

Resultados

Velocidades y capacidades locomotoras. Las mediciones de campo correspondientes a la icnofauna de Cerrito del Bote revelan, en todos los casos, bajas velocidades de desplazamiento que oscilan entre un máximo de $1,8 \text{ m s}^{-1}$ ($6,5 \text{ km h}^{-1}$) para un pequeño terópodo (autor de la pista CB-3) y un mínimo de $0,9 \text{ m s}^{-1}$ ($3,2 \text{ km h}^{-1}$) para el saurópodo productor de la pista CB-1. Por otra parte, las velocidades máximas inferidas resultan en todos los casos mucho mayores a las velocidades de desplazamiento implicadas por sus pistas (tabla 1). La razón entre la longitud de zancada y la altura de la cadera (s/h) de los terópodos celurosaurios oscila entre 2,0 y 2,1 (tabla 1). Lo último indica que, de acuerdo al criterio aquí empleado, los pequeños celurosaurios de Cerrito del Bote utilizaron valores de s/h iguales o apenas superiores a aquéllos en donde se produciría la transi-

ción entre la marcha de caminata y el trote. Puede también señalarse que el terópodo carnosaurio productor de la pista CB-7 se desplazaba a una marcha de caminata y, al igual que para el caso de los celurosaurios, empleando una velocidad muy por debajo de la indicada por su capacidad locomotora potencial (tabla 1).

Masas corporales. La pista CB-1 fue probablemente producida por un saurópodo titanosaurio. Ello se deduce de lo expuesto en su discusión icnológica (véase más arriba) y de la frecuente presencia de especies de este clado durante el Cretácico superior de América del Sur (Calvo, 1999). Si se considera entonces la propuesta cercana afinidad filogenética del clado Titanosauria con *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 (Calvo y Salgado, 1995a; Salgado *et al.*, 1997), resulta razonable suponer similitud geométrica (es decir, igual forma aunque diferente tamaño) entre este último y el saurópodo productor de la pista CB-1. La masa corporal de *Brachiosaurus brancai* alcanzó los 41.600 kg de acuerdo a la estimación de Christiansen (1997) a partir del volumen de un modelo a escala (dato recalculado para una densidad de 1000 kg m^{-3} considerando lo sugerido por Alexander, 1985a). La altura de la articulación de la cadera de este braquiosáurido es de 4,41 m (medición referida al espécimen HMN SII), mientras que el valor estimado para la misma en el titanosaurio de Cerrito del Bote es de 2,72 m. Por consiguiente, si se asume la misma forma y densidad global para ambos saurópodos, es posible estimar la masa corporal correspondiente al productor de la pista CB-1. En efecto, como sus respectivas masas resultan proporcionales al cubo de sus dimensiones lineales, la masa corporal del autor de la pista CB-1 habría sido $41.600 (2,72/4,41)^3 = 9761 \text{ kg}$, es decir aproximadamente 9,8 toneladas.

Idéntico razonamiento al expuesto anteriormente permite estimar las masas corporales de los terópodos celurosaurios de Cerrito del Bote. Suponiendo que los mismos hayan sido geométricamente similares al celurosaurio laurásico *Compsognathus longipes* Wagner (1861), con una masa corporal estimada en 6 kg y una altura de la articulación de la cadera de 0,33 m (según datos tomados de Thulborn, 1990), sus respectivas masas corporales oscilarían entre 12 y 21 kg, en función de sus correspondientes valores de h (tabla 1). Del mismo modo, resulta razonable asumir similitud geométrica entre el carnosaurio productor de la pista CB-7 y el espécimen AMNH 973 de *Tyrannosaurus rex* Osborn (1905). La altura de la cadera de este último es de 3,09 m, mientras que su masa corporal fue estimada volumétricamente en 7908 kg (Henderson, 1999). Tales valores permiten estimar una masa corporal de 3261 kg, o aproximadamente 3,3 toneladas, para el carnosaurio aquí estudiado.

Discusión paleobiológica

Velocidades y capacidades locomotoras. Como ya se mencionó, las longitudes de zancada relativa de los dinosaurios de Cerrito del Bote son indicativas de marchas de caminata o bien de trote lento, de acuerdo al criterio señalado por Alexander (1976), Thulborn (1982), y Thulborn y Wade (1984) para definir las marchas de los dinosaurios. Ello no difiere con lo señalado por Mazzetta y Blanco (2001) para los productores de las pistas del icnocyamiento de península Nueva. Por otra parte, las correspondientes velocidades máximas de los dinosaurios de Cerrito del Bote resultarían mucho mayores a las velocidades de desplazamiento estimadas a partir de sus pistas. Por consiguiente, es posible concluir que los dinosaurios de este yacimiento se desplazaban a velocidades situadas muy por debajo de sus capacidades locomotoras. Esto permite suponer un escenario en donde los dinosaurios progresaban apaciblemente, sin necesidad de desarrollar actividades locomotoras exigentes como las que supone la persecución de presas veloces o la huida ante el ataque de potenciales predadores.

Los resultados obtenidos sobre las pistas de pequeños terópodos celurosaurios de Cerrito del Bote permiten advertir que sus respectivas longitudes de zancada relativa son mayoritariamente coincidentes con el valor indicativo de la velocidad en donde se produciría la transición de marcha entre la caminata y el trote ($s/h = 2,0$). Esto podría estar sugiriendo la existencia de un valor óptimo de s/h en pequeños terópodos, para el cual el consumo energético implicado en la locomoción sería menor.

Thulborn (1990) sostiene que las pistas hechas por dinosaurios bípedos a marcha de trote parecen ser menos comunes que aquéllas producidas por dinosaurios a la carrera y sugiere que los dinosaurios bípedos podrían haber evitado esta marcha de velocidad intermedia. Esto contrasta notablemente con los datos recogidos en el yacimiento de Cerrito del Bote, donde no se advierten pistas de terópodos desplazándose a la carrera, mientras que la mayoría de los registros de velocidad obtenidos corresponderían a una marcha de trote. Por otra parte, y como ya fue señalado, la correspondencia global en dirección, sentido y velocidad observada en los pequeños celurosaurios de esta localidad es ciertamente consistente con una hipótesis de gregarismo. Por consiguiente, parece razonable admitir un escenario que supone la presencia de un pequeño agrupamiento social de celurosaurios desplazándose a una marcha de trote.

Masas corporales. La masa corporal del saurópodo productor de la pista CB-1 fue estimada en 9,8 toneladas, por lo cual se trataría de un individuo adulto con dimensiones algo menores a las del ejemplar holotipo de *Andesaurus delgadoi*. La masa corporal de este últi-

mo puede ser estimada en 16,2 toneladas, empleando una ecuación de regresión sobre la longitud de su fémur (Mazzetta *et al.*, en prensa). Tal relación de masas corporales entre individuos adultos no resulta inusual en vertebrados graviportales actuales (véase, por ejemplo, Owen-Smith, 1988). En consecuencia, es posible suponer que la apuntada diferencia en masa corporal caiga dentro del intervalo de variabilidad natural en individuos adultos de dicha especie.

La masa corporal de 3,3 toneladas estimada para el productor de la pista CB-7 correspondería a la de un ejemplar subadulto del tetanuro gigante *Giganotosaurus carolinii*, si se tiene en cuenta que los individuos adultos de esta especie habrían alcanzado masas corporales de hasta aproximadamente 10 toneladas (Mazzetta *et al.*, en prensa). Similares estimaciones realizadas a partir de las huellas del icnotaxón *Abelichnus* emplazadas en península Nueva revelan masas corporales de la misma magnitud a la obtenida para el productor de la pista CB-7. Lamentablemente, tales estimaciones aumentan la incertidumbre en cuanto a la propuesta asignación específica del icnoproductor. No obstante, tal asignación tentativa debería ser mantenida como la más razonable en vista del presente conocimiento paleontológico de la Formación Candeleros.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su reconocimiento a Silvina de Valais, José Ignacio Canudo y Vanda Faria dos Santos por la revisión crítica del manuscrito. Los trabajos de campo fueron financiados por proyectos de investigación de la Universidad Nacional del Comahue (1995-1999) y de la petrolera Chevron-Texaco.

Bibliografía

- Alexander, R.McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261: 129-130.
- Alexander, R.McN. 1985a. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 1-25.
- Alexander, R.McN. 1985b. Body support, scaling, and allometry. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 26-37.
- Calvo, J.O. 1991. Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano?), Picún Leufú, Provincia del Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda-Theropoda). *Ameghiniana* 28: 241-258.
- Calvo, J.O. 1999. Dinosaurs and other vertebrates of the lake Ezequiel Ramos Mexía area, Neuquén, Patagonia, Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs, N15, Tokyo, pp. 13-45.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995a. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A

- new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13-33.
- Carrano, M.T. y Wilson, J.A. 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology* 27: 564-582.
- Christiansen, P. 1997. Locomotion in sauropod dinosaurs. *Gaia* 14: 45-75.
- Conrad, K., Lockley, M.G. y Prince, N.K. 1987. *Triassic and Jurassic Vertebrate-dominated Trace Fossil Assemblages of the Cimarron Valley Region: Implications for Paleocology and Biostratigraphy*. New Mexico Geological Society, Guidebook for 38th Field Conference, pp. 127-138.
- Coombs Jr., W.P. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *Quarterly Review of Biology* 53: 393-418.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.
- Day, J.J., Norman, D.B., Upchurch, P. y Powell, H.P. 2002. Dinosaur locomotion from a new trackway. *Nature* 415: 494-495.
- Dutuit, J.M. y Ouazzou, A. 1980. Découverte d'une piste de Dinosaur saurope sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s. 139: 95-102.
- Farlow, J.O. 1981. Estimates of dinosaur speeds from a new trackway site in Texas. *Nature* 294: 747-748.
- Farlow, J.O. 1992. Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records. *Zubia* 10: 89-138.
- Farlow, J.O., Pittman, J.G. y Hawthorne, M. 1989. *Brontopodus biridi* Lower Cretaceous sauropod footprints from the U.S. Gulf coastal plain. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 371-394.
- Gallup, M.R. 1975. [Lower Cretaceous dinosaurs and associated vertebrates from north-central Texas in the Field Museum of Natural History. Tesis magistral, University of Texas, Austin, 159 pp. Inédita.]
- Haubold, H. 1984. *Saurierführten* (2da. ed.). A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 232 pp.
- Henderson, D.M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology* 25: 88-106.
- Hitchcock, E. 1858. *Ichnology of New England. A Report on the Sandstone of the Connecticut Valley and its Fossil Footmarks*. W. White (reimpreso en 1974 por Arno Press, New York). Boston, 232 pp.
- Huene, F. von. 1931. Die fossilen Führten im Rhaet von Ischigualasto in Nordwest Argentinien. *Palaeobiologica* 4: 99-112.
- Huene, F. von. 1941. Eine Führtenplatte aus dem Stubensandstein der Tübinger Gegend. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B: 138-141.
- Janensch, W. 1914. Uebersicht über die Wirbelthierfauna der Tendaguru-Schichte, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu auf geführten Arten von Sauropoden. *Archiv Biontologie* 3: 81-110.
- Leonardi, G. 1984. Le impronte fossili di dinosauri. En: J.F. Bonaparte, E.H. Colbert, P.J. Currie, A. de Ricqlès, Z. Kielan-Jaworowska, G. Leonardi, N. Morello y P. Taquet (eds.), *Sulle Orme dei Dinosauri*, Erizzo, Venezia, pp. 163-186.
- Leonardi, G. 1989. Inventory and Statistics of the South American Dinosaurian Ichnofauna and its Paleobiological Interpretation. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 165-178.
- Lockley, M.G. 1998. Philosophical perspectives on theropod track morphology: blending qualities and quantities in the science of ichnology. *Gaia* 15: 279-300.
- Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1994. A track of the giant theropod dinosaur *Tyrannosaurus* from close to the Cretaceous/Tertiary boundary, northern New Mexico. *Ichnos* 3: 213-218.
- Lockley, M.G., Farlow, J.O. y Meyer, C. 1994a. *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia* 10: 135-145.
- Lockley, M.G., Meyer, C., Hunt, A.P. y Lucas, S.G. 1994b. The distribution of sauropod tracks and trackmakers. *Gaia* 10: 233-248.
- Lull, R.S. 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Memoirs of the Boston Museum of Natural History* 5: 461-557.
- Marsh, O.C. 1888. Notice of a new genus of Sauropoda and other new dinosaurs from the Potomac Formation. *American Journal of Science* 25: 89-94.
- Mazzetta, G.V. y Blanco, R.E. 2001. Speeds of dinosaurs from the Albian-Cenomanian of Patagonia and sauropod stance and gait. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 235-246.
- Mazzetta, G.V., Christiansen, P. y Fariña, R.A. (en prensa) Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*.
- Osborn, H.F. 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin American Museum of Natural History* 21: 259-265.
- Owen-Smith, R.N. 1988. *Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, 369 pp.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Thulborn, R.A. 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 38: 227-256.
- Thulborn, R.A. 1989. The gaits of dinosaurs. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39-50.
- Thulborn, R.A. 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall. London, 410 pp.
- Thulborn, R.A. y Wade, M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 21: 413-517.
- Wagner, J.A. 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. II. Schildkroten und Saurier. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalischen Classe der Koeniglich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 9: 65-124.
- Wilson, J.A. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of "wide gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.

Recibido: 25 de marzo de 2004.

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.