



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESCRIPCIÓN E INTERPRETACIÓN DEL PRIMER
REGISTRO DE DINOSAURICNITAS EN EL GRUPO
CABULLONA (CRETÁCICO SUPERIOR) DE
ESQUEDA, MUNICIPIO DE FRONTERAS, SONORA.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

RICARDO SERVÍN PICHARDO



**DIRECTOR DE TESIS:
M. EN C. RENÉ HERNÁNDEZ RIVERA**

2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

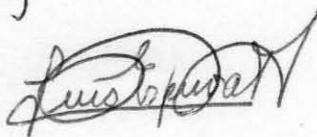
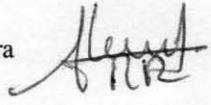
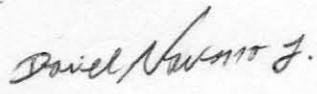
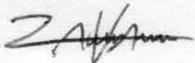
Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Descripción e interpretación del primer registro de dinosauricnitas en el Grupo Cabullona (Cretácico Superior) de Esqueda, Municipio de Fronteras, Sonora.

realizado por **Servín Pichardo Ricardo** con número de cuenta **3-0316589-5** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

- | | | |
|----------------------|---------------------------------------|--|
| Propietario | Dr. Carlos Manuel González León |  |
| Propietario | M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena |  |
| Propietario
Tutor | M. en C. René Hernández Rivera |  |
| Suplente | M. en C. Daniel Navarro Santillán |  |
| Suplente | Biól. Angel Alejandro Ramírez Velasco |  |

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "
Ciudad Universitaria, D. F., a 03 de abril de 2013
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.
MAG/mdm



DEDICATORIAS.

A mis papás Ricardo Servín Serrano y Cecilia Pichardo Galindo y hermanas Cecilia Atzirisuiyuam y Luz Távata Servín Pichardo por todo su amor, paciencia, enseñanzas y apoyo. No solo durante mi carrera profesional, sino durante toda mi vida. En buena parte, gracias a ustedes soy quien y como soy. Muchas gracias por todo. ¡Los amo mucho!

A la maravillosa y hermosa memoria de mi querida abuelita Josefina Pichardo y abuelito Antonio Servín. Los extraño mucho y siempre guardaré en mí su cariño y recuerdo.

A mi Pequeña y Linda Chica Cósmica: Natalia Guzmán Ávila “Naty” por tocar mi vida, por todo su amor y cariño, por tantos momentos lindos e inolvidables y apoyarme en todo momento. “¡Toma la Luna!” Eres mi persona. También a su familia: Elizabeth Ávila Mendoza, Fernando Guzmán Aguilar, Gabriela Renata Guzmán Ávila, Claudia Becerril, Alfredo Ávila Mendoza y Guadalupe Alegría. Por toda su hospitalidad, apoyo, afecto y confianza.

A los Pequeños Arapahoe y Toshka y a la memoria de mis queridos y queridas Nany “Nana”, Lobo “Chochito”, “Gorda” y “Chillón”. Por su compañía, amistad, cariño, cuidados y por ser parte de la familia.

A mis tíos Gabriel Pichardo, María del Pilar Rivera, mis primas Gabriela (Gaby) y Metzery Pichardo y mi primo Emilio Pichardo. Por todo su apoyo y entusiasmo en mis intereses desde que era niño.

A mi gran amigo, colega y maestro Ángel Alejandro Ramírez Velasco. Por todas sus enseñanzas en el mundo de los dinosaurios y todo su apoyo, confianza y amistad.

A mi buen amigo, colega y maestro Amilcar Amaya López por todas sus enseñanzas y aventuras.

A Hector Munive “Splinter”, Dalia Castillo y al pequeño Elliot “Rex” por su amistad, invaluable apoyo y hospitalidad.

Al M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena por todo su apoyo desde el inicio de mis estudios y fomentar en mí cada vez más el gusto por la paleontología. Además, a las autoridades del Museo de Geología de la UNAM; Lic. María Isabel Ponce Urbietta, Ing. Julio Caballero Corona e Ing. Oscar Irazaba Ávila por todo su apoyo durante mi estancia en el museo.

Al Dr. Jesús Alvarado Ortega y al M. en C. Alejandro Cristín Ponciano. Por todas sus enseñanzas teóricas y prácticas en paleontología. Gracias a ellos pude reconsiderar muchas cuestiones que previamente no entendía.

Al Sr. Gerardo Álvarez por su amistad y por todas sus enseñanzas prácticas en el laboratorio y campo.

A mis amigos preparatorianos: Liliana Ronces, Marcela Martínez, Gerardo Romero, Antonio "Toño" López, Mijussa Colín, Ángel Romero, Fernando Rivero, Diana Elizabeth Miranda, Shirley Hermann, Adriana Cabello, Érika Méndez, Isabel Martínez, Estefanía Calderón, Ivette estrada, Monica Muñiz, Ivonne Álvarez y Llzmeth Rodríguez.

A mis amigos y amigas de la Facultad de Ciencias: Verenise Carmona, Yamili Vargas, Diana Buzo, Daniela Torres, Daniela Vargas, Mónica Díaz, Alejandra Barrios, Berenice Velasco, Elizabeth Romero, Yazmín Zurita, Georgina Rebeles, Diego Bistraín "Mijares" y Gerardo Ángeles "El Mijo".

A mi amiga Ana Hernández Damián que además de ser colega paleontóloga, siempre me ha apoyado y ha compartido tanto conmigo.

A mis amigas Laura Díaz y Fernanda Itsel Jiménez por todo su apoyo, amistad y cariño.

A mi gran amiga Minerva Galván "Mine" quien siempre me ha apoyado escuchándome y aconsejándome sin importar el momento ni la circunstancia.

A mi amiga Helga López Carbajal por todo su apoyo, compañía, amistad y cariño. A lo largo del tiempo, me has demostrado que eres una verdadera amiga.

A mis amigos y compañeros del Museo de Geología: Ángel Alejandro Ramírez Velasco, Amilcar Amaya, Francisco Beristain, Edgar Ángeles, Víctor Padilla "Amarillo", Hermes Rochin, Romano Vázquez, Cisteil Pérez, Liliana Arrazola, Lourdes Serrano "Lulú", David Venegas, Antonio Tapia "Toño", José Luis Martínez "Chepe", Abril Alaniz, María José "Majo" Nuñez, Griselda García, Bruno Gutiérrez, Miguel Atl Silva "Mike", Vania Rivera, María Cauich, Berenice Abreu, Flor de Lirio Uribe, Andrés Bellón, Nelby González, Rosario Chavarría, Daniela González "Dany", Luis Trujillo "Pollo", Javier Alejandro Barrios "Doncan",

A mis amigos, colegas paleontólogos y compañeros anfitriones: Gonzalo Ramírez "Gonzo", Germán López "Germánicus" y Gisel Solano. Por tantas aventuras vividas dentro y fuera del Museo (desde el "hada del calcio" hasta "el niño Iguanodonte") y en salidas de campo. Gracias por su amistad y apoyo mutuo.

A Claudio Estrada por su amistad, apoyo y por compartir su pasión por las formas de vida extintas.

A mi amiga María Fernanda Zúñiga "Mafer" por su amistad que ha perdurado ante el tiempo, las circunstancias y la distancia.

A mis amigas Jimena Rangel y Magie Pintor por todo su apoyo y sincera amistad.

A mi amigo y colega paleocinólogo Aldo Castañeda. Por su amistad, apoyo y entusiasmo en este campo de estudio.

A Segio y Rodrigo Monroy por su interés y entusiasmo en el estudio de los dinosaurios.

A José Luis Gudiño y Valentina Zavaleta por su amistad y apoyo.

A mi amiga Valeria Mendoza por su amistad que ha perdurado ya desde hace largo tiempo.

A Lilia Tavera por su amistad.

A los primeros visitantes a la zona de estudio en Esqueda que pudieron escuchar las explicaciones que les dimos y comprender la importancia de respetar y resguardar las icnitas fósiles: Jesús y José Luis Núñez Villa, Abel Y Rosa María González Ambriz, Luis Javier Espinosa, Juan Pablo Vizcarra, José Luis Sánchez Ibarra, Nayely y José Luis Sánchez González, José Luis y Emanuel Sánchez González.

AGRADECIMIENTOS.

Al M. en C. René Hernández Rivera por sus asesorías, lecciones, apoyo y amistad en el ambiente académico y personal.

A mis sinodales y jurado: Dr. Carlos Manuel González León, M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena, M. en C. René Hernández Rivera, M. en C. Daniel Navarro Santillán y Biol. Ángel Alejandro Ramírez Velasco. Por sus revisiones y comentarios que ayudaron significativamente en el mejoramiento de este trabajo.

A los proyectos PAPIIT IN 101811-3, PAPIIT IN 216511-2, a Grupo México, el Instituto de Geología de la UNAM (incluida la ERNO), la Universidad de Sonora y las autoridades del Municipio de Fronteras, Sonora por el apoyo y financiamiento brindados para la realización de este trabajo.

A la Dra Marisol Montellano Ballesteros por todas sus enseñanzas y apoyo en mi formación y durante la realización de este trabajo.

A todos aquellos que hicieron posibles las salidas de campo en el Municipio de Fronteras, Sonora, con su apoyo, compañía, hospitalidad y amistad: René Hernández Rivera, Rafael Pacheco Rodríguez, Carlos Manuel González León, Ángel Alejandro Ramírez Velasco, Manuel Gámez Santacruz "Lito", Guillermo Santacruz Gámez, Eduardo Gamez Grijalba "Chava", Perla Adelina Medrano y Rubén Duarte Bigurra.

Al Dr. Carlos Manuel González León y Rafael Pacheco Rodríguez por todos sus comentarios y apoyo en campo, por compartir información siempre útil y todos sus consejos durante la realización de este trabajo.

Al Ingeniero Rubén Ángel Parra Lara y a su familia: Marisela Saiz Ballesteros, Ricardo Addon, Ángel Enrique y José Zaher Parra Ballesteros. Por su hospitalidad y generoso apoyo al permitirme estudiar sus lajas con icnitas en su hogar.

A los profesores Ignacio Lara Bustamente y Cruz Guadalupe Lara Morales. Por su gran apoyo y facilidades al permitirme estudiar sus lajas con icnitas en su hogar.

A los trabajadores de las canteras del sitio "Carro Quebrado" por su invaluable apoyo en la excavación de las icnitas estudiadas.

Al Dr Luigi Solari del Centro de Geociencias UNAM, Juriquilla, por realizar la datación de la zona de estudio. También al Dr. Sergio Cevallos Ferriz y Uxue Villanueva por el apoyo en las observaciones de las láminas delgadas.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme formarme profesional y personalmente mediante la Facultad de Ciencias y el Instituto de Geología.

CONTENIDO.

ABREVIATURAS.....	9
RESUMEN.	10
INTRODUCCIÓN.	11
Los fósiles de dinosaurios.....	11
La paleoicnología y su objeto de estudio.	11
La información que brindan las icnitas fósiles de dinosaurio.	11
Tipos de icnitas y su preservación.	12
Estudios previos de las dinosauricnitas de México.	15
Dinosauricnitas del Jurásico.	15
Dinosauricnitas del Cretácico Temprano.	16
Dinosauricnitas del Cretácico Tardío.	17
El conocimiento actual de las dinosauricnitas de México.....	19
Los dinosaurios del Estado de Sonora.....	21
OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN.....	22
HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	22
ÁREA DE ESTUDIO.....	23
Marco geológico.....	24
Unidad litológica con dinosauricnitas.....	27
MATERIALES ESTUDIADOS.	33
Asignación de claves de referencia a las calcas plásticas obtenidas.	33
Ubicación de las icnitas originales estudiadas.	33
MÉTODOS.	34
Aspectos geológicos y paleontológicos.....	34
Terminología descriptiva utilizada.	35
Mediciones y abreviaturas.	37
Cálculos:	42
Dimensiones.	42
Modo de andar.....	45
Velocidad.	45
Identificación taxonómica.....	46

RESULTADOS.....	48
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	49
Theropoda indet.....	49
Discusión particular.....	53
Ornithomimidae Marsh, 1890.....	58
Discusión particular.....	62
Tyrannosauridae Osborn, 1905.....	74
Discusión particular.....	76
Deinonychosauria Colbert y Russell, 1969.....	81
Troodontidae Gilmore, 1924.....	81
Dromaeosauridae Matthew y Brown, 1922.....	82
Discusión particular.....	85
Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993.....	97
Discusión particular.....	98
Hadrosauridae Cope, 1869.....	101
Discusión particular.....	110
DISCUSIONES GENERALES.....	122
Importancia relativa del depósito icnológico de Esqueda, Sonora.....	122
Comparación con faunas de dinosaurios norteamericanas contemporáneas como apoyo de las asignaciones taxonómicas realizadas.....	123
Aspectos biológicos.....	127
Grupos ontogenéticos.....	127
Evidencia patológica.....	128
Comportamiento.....	128
Paleoecología.....	129
Icnitas de Deinonychosauria del Cretácico Tardío.....	131
Hiato de Sauropoda.....	132
Importancia de las icnitas aisladas en este estudio.....	133
CONCLUSIONES.....	135
REFERENCIAS.....	136

ABREVIATURAS.

Ícnitas aisladas (In, donde n indica el número de la ícnita).

Parámetros usados en la metodología de Thulborn (1990).

FL	longitud de la ícnita
FW	ancho de la ícnita
DL	longitud digital
DW	ancho digital
αD_n - D_n	ángulo de divergencia digital (n indica el número del dígito)
α_{total}	ángulo de divergencia digital total

Parámetros usados en la metodología de Moratalla *et al.* (1988).

En todos los casos, n indica el número del dígito.

L	largo total de la ícnita
W	ancho total de la ícnita
Ln	largo total digital
WBn	ancho basal digital
WMn	ancho en la parte media del dígito
BLn	largo del dígito desde su base hasta la punta
K	distancia del talón al <i>hypex</i> entre los dígitos II y III
M	distancia del talón al <i>hypex</i> entre los dígitos III y IV

Rastros (Rn, donde n indica el número del rastro).

Parámetros usados en la metodología de Thulborn, 1990).

PL	longitud del paso
SL	longitud de la zancada
ANG	ángulo de paso
TL	longitud del rastro
TW	ancho del rastro

Diferenciación entre ícnitas derechas e izquierdas.

Der	ícnita derecha
Izq	ícnita izquierda

Cálculos y unidades.

h	altura acetabular
cm	centímetros
°	grados
m	metros
m/s	metros por segundo
km/h	kilómetros por hora

RESUMEN.

La mayoría de los estudios de dinosauricnitas en México se han centrado en aspectos taxonómicos y descriptivos (como en la identificación de los grupos de dinosaurios que generaron las icnitas, en la diversidad de los morfotipos presentes y en las variaciones de los mismos); omitiendo o abordando brevemente otros aspectos biológicos.

En este trabajo se estudiaron treinta y cinco dinosauricnitas procedentes del Ejido Esqueda, Municipio de Fronteras, en el noreste del Estado de Sonora. La unidad litológica pertenece al Grupo Cabullona y tiene una edad de 71-72 millones de años. Los objetivos particulares de este trabajo fueron: describir las dinosauricnitas presentes y asignarlas taxonómicamente; realizar inferencias biológicas de los autores de las icnitas; así como comparar los grupos taxonómicos presentes con los reportados mediante evidencia osteológica en el Grupo Cabullona y en otras Formaciones dentro de áreas geográficas cercanas y geológicamente correlacionables en el norte de México y Sur de Estados Unidos.

La icnofauna identificada incluye Theropoda indet, Ornithomimidae, Tyrannosauridae, Troodontidae, Dromaeosauridae, Titanosauria y Hadrosauridae. Los grupos taxonómicos coinciden parcialmente con los reportados previamente en el norte de México (Sonora y Coahuila) y Sur de Estados Unidos (Arizona y Nuevo México). Se reconocieron individuos subadultos y adultos en el caso de las icnitas de Hadrosauridae y posiblemente, Theropoda indet y Titanosauria. Un rastro de Ornithomimidae tiene características patológicas y posiblemente, una icnita aislada de Theropoda indet. La presencia de Dromaeosauridae y Troodontidae incrementa su registro icnológico global en el Cretácico Tardío (Campaniano Tardío); al igual que las icnitas de Titanosauria en el intervalo temporal conocido como “Hiato de Sauropoda” en el Cretácico Tardío de Norteamérica. Las icnitas de Hadrosauridae y Titanosauria tienen implicaciones paleoecológicas debido a que se han propuesto ambientes preferenciales distintos para ambos grupos.

Además de determinar que la icnofauna estudiada es una de las más diversas de México, se desarrollaron extensamente aspectos biológicos novedosos en estudios icnológicos nacionales (evidencia patológica en icnitas) o pocas veces abordados (determinaciones ontogenéticas y preferencias paleoambientales). Los resultados obtenidos son un precedente para que continúen los estudios paleontológicos de dinosaurios en México a fin de entender más sobre los grupos no representados mediante evidencia directa.

Este trabajo se realizó gracias al financiamiento de los proyectos PAPIIT IN 101811-3, PAPIIT IN 216511-2, al apoyo brindado por Grupo México, el Instituto de Geología de la UNAM, la Universidad de Sonora (UNISON) y de las autoridades del Municipio de Fronteras, Sonora.

INTRODUCCIÓN.

Los fósiles de dinosaurios.

El registro fósil de dinosaurios se compone de evidencias directas (también llamadas “fósiles corporales”) e indirectas (Thulborn, 1990). Las evidencias directas son partes duras y perdurables como dientes, garras, huesos aislados y fragmentados; así como esqueletos completos (Thulborn, 1990). Por su parte, las evidencias indirectas incluyen huellas, rastros, huevos, nidos, contenidos estomacales, gastrolitos y excrementos (Thulborn, 1990). Ambos tipos de fósiles (directos o indirectos) son complementarios en el estudio de los dinosaurios. (Thulborn, 1990).

Los fósiles indirectos se producen durante la vida de los organismos; mientras que los fósiles directos, después de su muerte (Lockley, 1993). Las evidencias indirectas fósiles de vertebrados representan la interacción entre el animal y su medio (Hasiotis *et al.*, 2007); así como indicios de su actividad (Thulborn, 1990).

La paleoicnología y su objeto de estudio.

La icnología de vertebrados abarca principalmente el estudio de huellas y rastros, madrigueras, nidos, marcas de depredación, coprolitos y gastrolitos (Hasiotis *et al.*, 2007).

El estudio científico de los fósiles indirectos es llamado paleoicnología; nombre derivado del griego *palaios* (antiguo) e *ichnos* (huella o rastro). Actualmente, cuenta con sus propias metodologías y terminologías, sistemas de clasificación y literatura (Thulborn, 1990).

Las huellas (también llamadas icnitas) pueden encontrarse aisladas o formando pistas o rastros (Lockley, 1993). Estos últimos se definen por tres o más icnitas consecutivas de un mismo individuo –tres para un bípedo y seis para un cuadrúpedo- (Leonardi, 1987; Thulborn, 1990).

La información que brindan las icnitas fósiles de dinosaurio.

Las dinosauricnitas proporcionan gran cantidad de información paleobiológica acerca de las actividades cotidianas de especies extintas, sus velocidades, comportamiento social, ecología, actividad dinámica, sus dimensiones y evolución (Lockley, 1993). Además, permiten inferir información paleoambiental acerca de los lugares en que se formaron y que los dinosaurios habitaron (Lockley, 1993). También tienen utilidad sedimentológica al revelar las características originales del sedimento en que se formaron con base en su preservación (Benton, 1986).

El estudio e interpretación de las icnitas de vertebrados tiene dos aspectos fundamentales: la búsqueda de icnitas aisladas (las cuales brindan información

sobre la morfología autopodial y tamaño relativo de su autor) y de rastros (de los que se pueden deducir los patrones de movimiento y velocidad. Moratalla *et al.*, 1988). Los datos obtenidos conducen a la identificación de los organismos que produjeron las icnitas y la reconstrucción de sus comportamientos (Moratalla *et al.*, 1988).

La identificación de los autores de las icnitas, al menos a nivel de familia, es uno de los principales objetivos del estudio de las mismas (Lockley y Gillete, 1989). Incluso aquellas que no han sido identificadas a tal nivel, proporcionan información sobre la morfología podial y manual, la cuál no está disponible en el registro osteológico (Lockley y Gillete, 1989).

Tipos de icnitas y su preservación.

A diferencia de las partes corporales, las icnitas siempre son autóctonas y con transporte prácticamente nulo (Fastovsky y Smith, 2004). Las condiciones de preservación de un tipo de fósil (directo o indirecto) no siempre resultan favorables para ambos (Thulborn, 1990).

La ausencia de restos corporales o esqueléticos en las mismas localidades donde se encuentran icnitas puede deberse a varios factores o causas. Getty y Bush (2011) mencionaron que los huesos sin sepultarse pudieron descomponerse rápidamente; así como ser sepultados en sedimentos ácidos u oxidativos. Adicionalmente, alteraciones diagenéticas de los sedimentos pueden alterar significativamente los huesos (Getty y Bush, 2011). El efecto del clima templado actual en los afloramientos también puede destruir los fósiles corporales (Getty y Bush, 2011).

Existen diferentes tipos de preservación en las icnitas fósiles (**Fig. 1**). Considerando un modelo simplificado para la formación de las icnitas, se reconocen los principales procesos y tipos de preservación involucrados. Inicialmente, el dinosaurio tuvo que desplazarse sobre el sedimento, registrando sus huellas (Thulborn, 1990). Las icnitas recién impresas necesitan sepultarse para evitar su destrucción, aunque un enterramiento inmediato no necesariamente aumenta su potencial de preservación (Thulborn, 1990). Un periodo de tiempo entre la impresión de la icnita y su enterramiento favorece la desecación parcial del sedimento y el endurecimiento de la misma (Thulborn, 1990). Con la depositación de sedimento, se da el enterramiento; preservando las icnitas. Posteriormente, ocurre la litificación de las capas que contienen las icnitas y aquellas que las cubren (Thulborn, 1990).

La impresión original se conoce como una **huella o icnita verdadera** (Lockley, 1993; **Fig. 1**). Sobre ella se formó una **réplica o contramolde natural** debido a que el sedimento depositado registró la forma de la icnita en relieve negativo (Lockley, 1993; **Fig. 1**). Ambas pueden quedar expuestas naturalmente por efecto del desgaste de las rocas o la acción humana (Lockley, 1993). Dependiendo de la dureza y resistencia de las rocas en que se formaron, pueden encontrarse

únicamente las huellas verdaderas, sus réplicas naturales o ambas (Thulborn, 1990).

Además de los ejemplos anteriores, se pueden generar impresiones en capas subyacentes a la superficie que pisó el dinosaurio por el efecto de la presión generada (Lockley, 1993). Éstas se denominan **subimpresiones** y tienen un alto potencial de preservación por ya estar sepultadas al momento de su formación (Lockley, 1993; **Fig. 1**). Una sola icnita verdadera puede generar múltiples subimpresiones en las capas estratigráficamente inferiores a ella (Lockley, 1993).

Otro tipo de preservación poco estudiada ocurre cuando las icnitas son rellenadas con sedimento posteriormente a su formación (Lockley, 1993). A éstas se les conoce como **huellas rellenas** y se observan como impresiones reales sobre las capas que cubren a las icnitas verdaderas (Lockley, 1993; **Fig. 1**).

Tafonómicamente, sedimentos plásticos y húmedos registran mejor las icnitas que aquellos más duros y secos (Lockley, 1993). Generalmente, los animales más pesados y grandes dejan icnitas más profundas (Lockley, 1993). Comprender el mecanismo de preservación de las icnitas es importante cuando se estudian icnitas fósiles (Lockley, 1993). Diferentes niveles de preservación pueden brindar distinta información (obs. pers.).

Las dinosauricnitas se encuentran preservadas solo en ciertos depósitos continentales, siendo sedimentos de línea de costa la mayoría de ellos: playas, niveles de marea, ambientes lacustres, costas marinas, pantanos, ambientes ribereños, líneas de costa de lagos y otros donde el sedimento originalmente estaba bajo condiciones de humedad (Lockley, 1993).

Debido a los registros documentados a lo largo del tiempo, se han reconocido los sitios con mayor potencial para el hallazgo de dinosauricnitas: montañas, acantilados y pendientes naturales; seguidos por las canteras y minas, valles de los ríos, carreteras y bloques caídos (Lockley, 1993; **Fig. 2**).

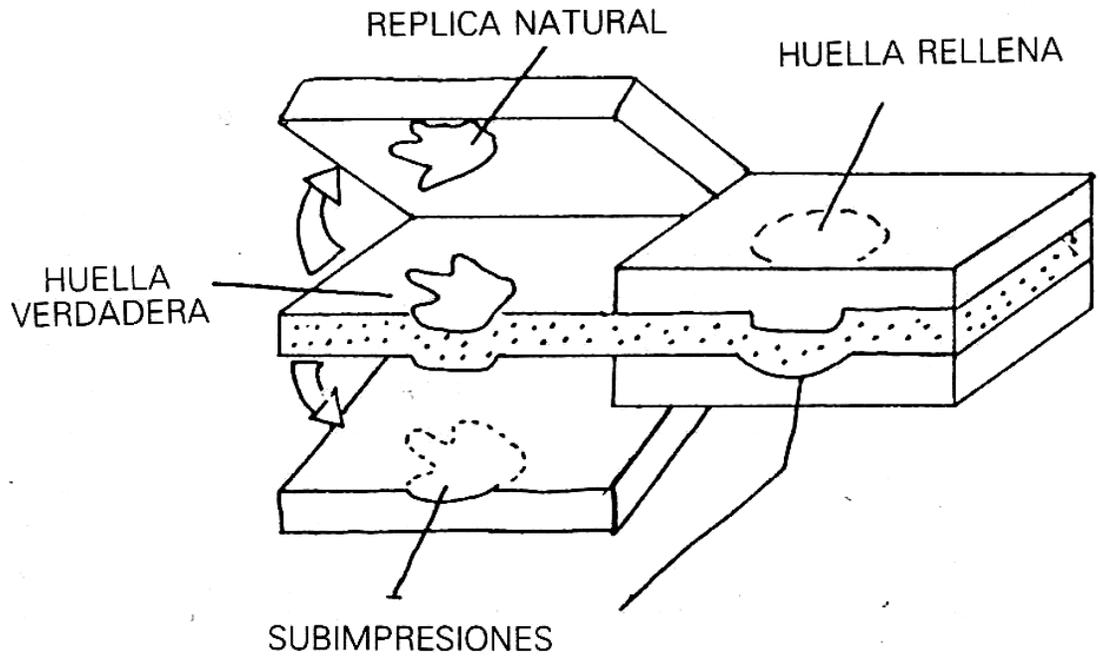


Figura 1. Diferentes tipos de icnitas según su preservación (tomada de Lockley, 1993).

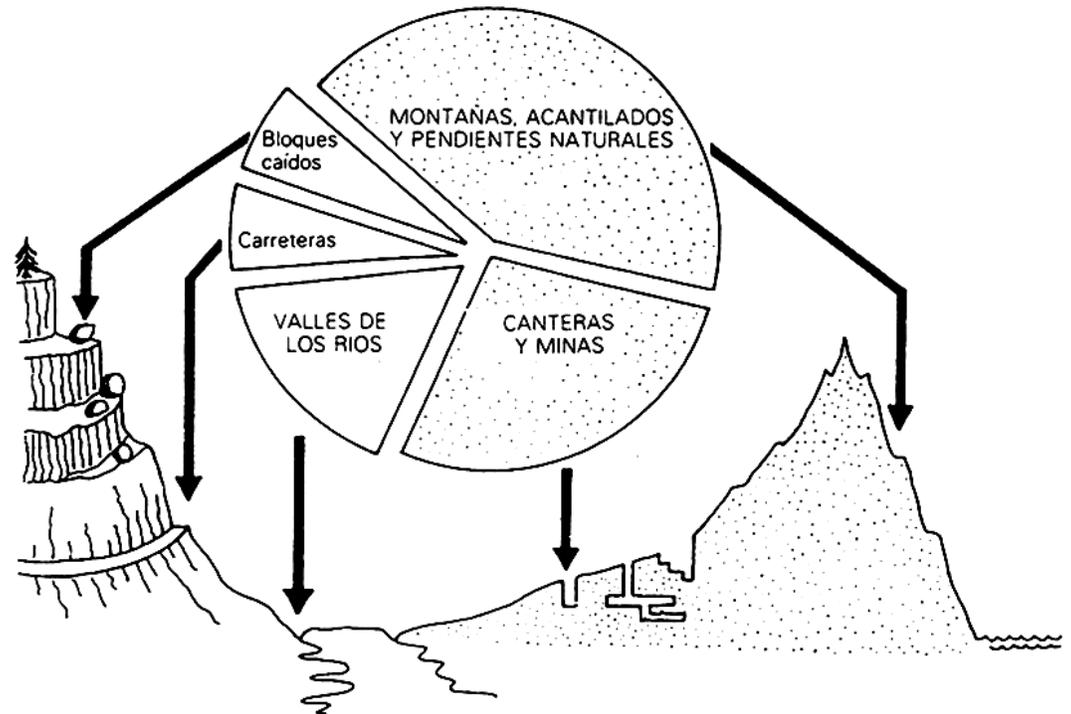


Figura 2. Sitios potenciales para el hallazgo de dinosauricnitas (tomada de Lockley, 1993).

Estudios previos de las dinosauricnitas de México.

El registro icnológico de dinosaurios en México abarca desde el Jurásico Medio al Cretácico Tardío (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004). A continuación se mencionarán los Estados dentro del territorio nacional con dichos registros divididos temporalmente en Jurásico, Cretácico Temprano y Cretácico Tardío.

Dinosauricnitas del Jurásico.

Los registros reportados provienen de los Estados de Oaxaca, Michoacán y Durango.

Oaxaca. El registro más antiguo en México proviene del Jurásico Medio del Grupo Tecocoyunca, cerca de Santa María Xochixtlapilco, Municipio de Huajuapán de León (**Fig. 3 A**). La dinosauricnofauna consta de icnitas podiales pequeñas pertenecientes a un Coelurosauria basal, una probable familia de Sauropoda no descrita, un Ornithopoda anquilopolexiano y una icnita aislada probablemente producida por un Allosauriodes (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2007).

La icnofauna del Grupo Tecocoyunca representa el registro más austral de dinosaurios jurásicos norteamericanos (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996; Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2007). A pesar de ser una icnofauna pequeña, es relativamente diversa y probablemente represente una fauna endémica con enanismo insular dadas las implicaciones ecológicas y paleogeográficas de la zona (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2007).

Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2013) reportaron brevemente icnitas de Theropoda, Sauropoda y Ankylosauria cerca de Tlaxiaco, en la Formación Zorrillo-Taberna del Jurásico Medio (**Fig. 3 B**). Debido a que este reporte es breve, aún se requieren estudios más extensos de estas icnitas dada su relevancia como uno de los registros más antiguos de México; así como para comprobar la presencia de icnitas de Ankylosauria en dicha zona (Obs. pers.).

Michoacán. Ferrusquía-Villafranca *et al.* (1978) reportaron dinosauricnitas en una secuencia vulcanosedimentaria en el área de Playa Azul, asignándoles una edad de Jurásico Medio-Cretácico Temprano (**Fig. 3 C**). Esta fue la primera descripción de dinosauricnitas para México (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Rivera-Sylva *et al.*, 2006).

Las icnitas de Playa Azul fueron reestudiadas por Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (1996), reasignándoles una edad de Jurásico Tardío. Los morfotipos se redefinieron como pertenecientes a grupos de Theropoda (Coeluridae, Allosauridae y/o Ceratosauridae) y Ornithopoda (Camptosauridae e Hypsilophodontidae –actualmente, esta última familia no es válida-). Esta es una de las dinosauricnofaunas más diversas de México (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996; Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004).

Durango. Existe un registro de tres icnitas de Theropoda que originalmente fueron atribuidas a icnitas aviares del Paleógeno (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; **Fig. 3 D**). Posteriormente, Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2004) las atribuyeron al icnogénero *Grallator* (a su vez, considerado como Coelurosauria). La única fotografía fue publicada por Rodríguez-de la Rosa (2007a), en la cual no se observa una clara semejanza con el morfotipo de *Grallator* (obs. pers.). La laja que contiene estas icnitas fue donada al Redpath Museum, McGill University en Montreal, Canadá en 1931 (Rodríguez-de la Rosa, 1998). El ejemplar no contiene datos detallados sobre la localidad en que fue encontrada (Rodríguez-de la Rosa, 1998; Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004). Posiblemente, la laja que contiene estas icnitas procede de las rocas continentales del Complejo Nazas del Jurásico Tardío (Rodríguez-de la Rosa, 2007a).

Dinosauricnitas del Cretácico Temprano.

Los registros reportados provienen de los Estados de Puebla y Chihuahua.

Puebla. Para el Cretácico Inferior (Aptiano), en la Formación San Juan Raya, cerca de San Martín Atexcal, Puebla, se encuentra un sitio perteneciente al Río La Magdalena (de seis niveles estratigráficos) con rastros de Theropoda (posiblemente Allosauroidea) e icnitas aisladas de Ornithopoda (Iguanodontia) y Sauropoda (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2012; **Fig. 3 E**).

Castañeda-Salmon (2012) describió e identificó rastros asociados de Titanosauriformes en el sitio conocido como “Afloramiento las turritelas”; así como rastros de diferentes individuos identificados como Carcharodontosauridae y Coelurosauria en el “Afloramiento las pisadas” también dentro de la Formación San Juan Raya en el Municipio de Zapotitlán de Salinas (**Fig. 3 E**).

También en el Estado de Puebla, en el Miembro Medio de la Cantera de Tlayúa, (Formación Tlayúa, Albiano Medio-Tardío) se informó la presencia de icnitas de aves y dinosaurios, junto con otras de tortugas, pterosaurios y cocodrilos (Pantoja-Alor, 2009; **Fig. 3 F**).

Chihuahua. El Estado de Chihuahua contiene icnitas Cretácicas (Albiano Tardío-Cenomaniano Temprano) en el Miembro Sarten, Formación Mojado. Se localizan en la Sierra de Juárez (Ciudad Juárez), dentro del lado sur del sitio Cerro de Cristo Rey (Kappus *et al.*, 2011; **Fig. 3 G**). El área incluye zonas aledañas a dicho cerro con presencia de icnitas de dinosaurios en Estados Unidos (Nuevo México y El Paso, Texas) con una icnofauna similar (Kappus *et al.*, 2011).

Las icnitas de Ciudad Juárez están presentes en dos sitios denominados como G y H (Kappus *et al.*, 2011). Fueron identificadas como pertenecientes a Theropoda (*Magnoavipes*), Ornithopoda (dos icnoespecies del icnogénero *Caririchnium* que podrían representar tanto individuos Iguanodontia como Hadrosauridae) y Ankylosauridae o Nodosauridae (posiblemente *Ankylosauripus* ichnosp. Kappus,

2007; Kappus *et al.*, 2011). Estas localidades son relevantes al tener el primer registro confirmado de icnitas de Ankylosauria para México conocido hasta el momento.

Dinosauricnitas del Cretácico Tardío.

Los registros reportados provienen de los Estados de Puebla, Michoacán, Coahuila y Sonora.

Puebla. En la Formación Mexcala, cerca del poblado de Mitepec, se encuentran icnitas asignadas por Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (1996) a individuos de Hadrosauridae y Titanosauridae, siendo esta última una familia actualmente inválida (**Fig. 3 H**). Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (1996) consideraron la presencia de un “Titanosauridae” juvenil dadas las pequeñas dimensiones de las icnitas. Como hipótesis alternativa, se ha propuesto que podría representar un adulto de talla pequeña por efecto de enanismo insular (Rivera-Sylva *et al.*, 2006).

Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (1996) también mencionaron que las icnitas de Hadrosauridae presentes en la Formación Mexcala son de dimensiones pequeñas comparadas con las de otros registros de Hadrosauridae contemporáneos en otras partes del Mundo. Al igual que en el caso de “Titanosauridae”, las icnitas de Hadrosauridae podrían representar individuos juveniles (obs. pers).

Michoacán. Los morfotipos de las icnitas presentes en la Arenisca Aguililla, Municipio El Aguaje, han sido asignados a Tyrannosauridae, Dromaeosauridae, Ornithomimidae y Hadrosauridae por Ortiz-Mendieta (2001; **Fig. 3 I**). La diversidad observada podría deberse a variaciones de un solo morfotipo y/o variación extramorfológica (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004).

Los registros de la Formación Mexcala en Puebla y la Arenisca Aguililla en Michoacán son las únicas dinosauricnitas del Cretácico Tardío reportadas al sur del Eje Neovolcánico (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004).

Coahuila. Se conocen varias localidades dentro de la Formación Cerro del Pueblo, del Cretácico Tardío (Campaniano Tardío). Las Aguilas, cerca de Porvenir de Jalpa, Municipio de General Cepeda, es el sitio documentado con icnitas de dinosaurio más grande de México con aproximadamente 5000 m² (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Rodríguez-de la Rosa, 2007b; **Fig. 3 J**). Contiene icnitas atribuidas a la familia Hadrosauridae (tanto icnitas verdaderas como réplicas naturales); las cuales indican tendencias de desplazamiento bípedo y cuadrúpedo (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Rodríguez-de la Rosa, 2007b). Otros morfotipos sugieren la presencia de Ornithomimidae y Tyrannosauridae (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Rodríguez-de la Rosa, 2007b).

También en Las Aguilas, Meyer *et al.* (2008) mencionaron la presencia de icnitas de Theropoda, de otras similares a aves y otras aisladas de Titanosauria (**Fig. 3 J**). También comentaron un rastro con icnitas didáctilas en Cañón de Cerro de

Angostura, cerca de Las Aguilas, dentro de la Formación Cerro del Pueblo (Meyer *et al.*, 2008; **Fig. 3 J**). Dicho rastro fue interpretado como perteneciente a un Dromaeosauridae de cerca de 7 metros de longitud con base en su extremidad posterior didáctila (Meyer *et al.*, 2008). Esta última interpretación es incierta debido al deterioro de las icnitas y a la poca información publicada de las mismas. En el reporte no se muestran ilustraciones claras sobre ellas (obs. pers.).

Como en el caso de Las Aguilas, icnitas encontradas en el sitio La Parrita (**Fig. 3 K**) indican que algunos Hadrosauridae llegaron a medir cerca de 12 m de longitud (Rodríguez-de la Rosa 2007b). Además de ellas, existe un rastro de posible Titanosauria (Rodríguez-de la Rosa 2007b).

Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2004) mencionaron la presencia de rastros de Theropoda y aves en tres localidades no nombradas cercanas a Rincón Colorado, también en el Municipio General Cepeda (**Fig. 3 K**),

La localidad El Pelillal, en el Municipio de Ramos Arizpe, contiene icnitas de un Theropoda pequeño, asociadas con otras de Pterosauria atribuidas al icnogénero *Pterioichnus* (Rodríguez-de la Rosa, 2003; **Fig. 3 L**). También en el Municipio de Ramos Arizpe, en una localidad en la parte superior de la Formación Las Encinas (Maastrichtiano Tardío) se encuentran icnitas avianas (Espinosa *et al.*, 2004. **Fig. 3 L**). Estas icnitas se encontraron en dos niveles y son abundantes, mostrando distintos morfotipos y tamaños (Espinosa *et al.*, 2004). Están asociadas a posibles marcas de alimentación, galerías de gusanos y posibles impresiones manuales de Pterosauria (Espinosa *et al.*, 2004).

Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2004) reportaron que la localidad El Quemado también contiene icnitas de Pterosauria y Theropoda pequeños. Sin embargo, solo posicionaron esta localidad en un mapa al sureste del Estado sin mencionar el municipio al que pertenece (**Fig. 3 M**).

En la localidad Santa Helena, dentro de la Formación Olmos (Campaniano-Maastrichtiano) cerca de Melchor Muzquiz, Municipio de Sabinas, existen dinosauricnitas atribuidas a Theropoda muy similares en morfología y tamaño a las conocidas en la Formación Cerro del Pueblo (Meyer *et al.*, 2005; **Fig. 3 N**).

Al suroeste del Municipio de Sabinas, en la localidad Rancho Soledad, Meyer *et al.* (2005) reportaron icnitas de aves, Theropoda y Ornithopoda (**Fig. 3 N**). En dicho reporte, es ambiguo si la localidad pertenece a la Formación Olmos (Campaniano) o Escondido (Maastrichtiano). Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2004) mencionaron brevemente icnitas de Ornithopoda procedentes de la Formación Olmos. Por lo tanto, es posible que los reportes de Rodríguez-de la Rosa *et al.* (2004) y Meyer *et al.* (2005) se refieran a la misma localidad en la Formación Olmos (Obs. pers.). Las dinosauricnitas consideradas en este trabajo se encontraron en el Ejido Esqueda, Municipio de Fronteras, Sonora (**Fig. 3 Ñ**).

El conocimiento actual de las dinosauricnitas de México.

El registro de dinosauricnitas en México es amplio, considerando el número de localidades conocidas (algunas con un abundante número de icnitas), su distribución temporal y geográfica, así como la diversidad de dinosaurios representada (**Fig. 3**).

El estudio de las dinosauricnitas de México es relativamente reciente y ha sido discontinuo. Aunque los primeros estudios iniciaron en 1978 con el trabajo de Ferrusquía-Villafranca *et al.* en el área de Playa Azul, Michoacán (Jurásico Tardío), el descubrimiento de nuevas localidades y el número de publicaciones han aumentado recientemente. Muchos de los reportes que componen la literatura son breves y no han sido publicados formalmente.

Del registro total de localidades conocidas en el territorio nacional, el Estado de Coahuila es el más extenso. No obstante, las icnitas de este Estado no se han estudiado extensivamente y la mayoría de reportes publicados son cortos.

En general, los estudios de las icnitas en México se han centrado principalmente en la identificación de los grupos de dinosaurios que las generaron, en la diversidad de los morfotipos presentes y en las variaciones de los mismos. Otros aspectos importantes como inferencias de comportamiento no han sido abordados extensivamente a pesar que existen localidades que permitirían hacerlo debido a su abundancia de icnitas (p. ej. Las Águilas en la Formación Cerro del Pueblo del Cretácico Tardío del Estado de Coahuila).

Considerando el amplio registro de dinosauricnitas en México, el conocimiento de las mismas continúa siendo limitado. A la par de la búsqueda y descubrimiento de nuevas localidades, y de la identificación de los grupos taxonómicos representados, es necesario estudiar extensivamente otros aspectos biológicos no considerados anteriormente.

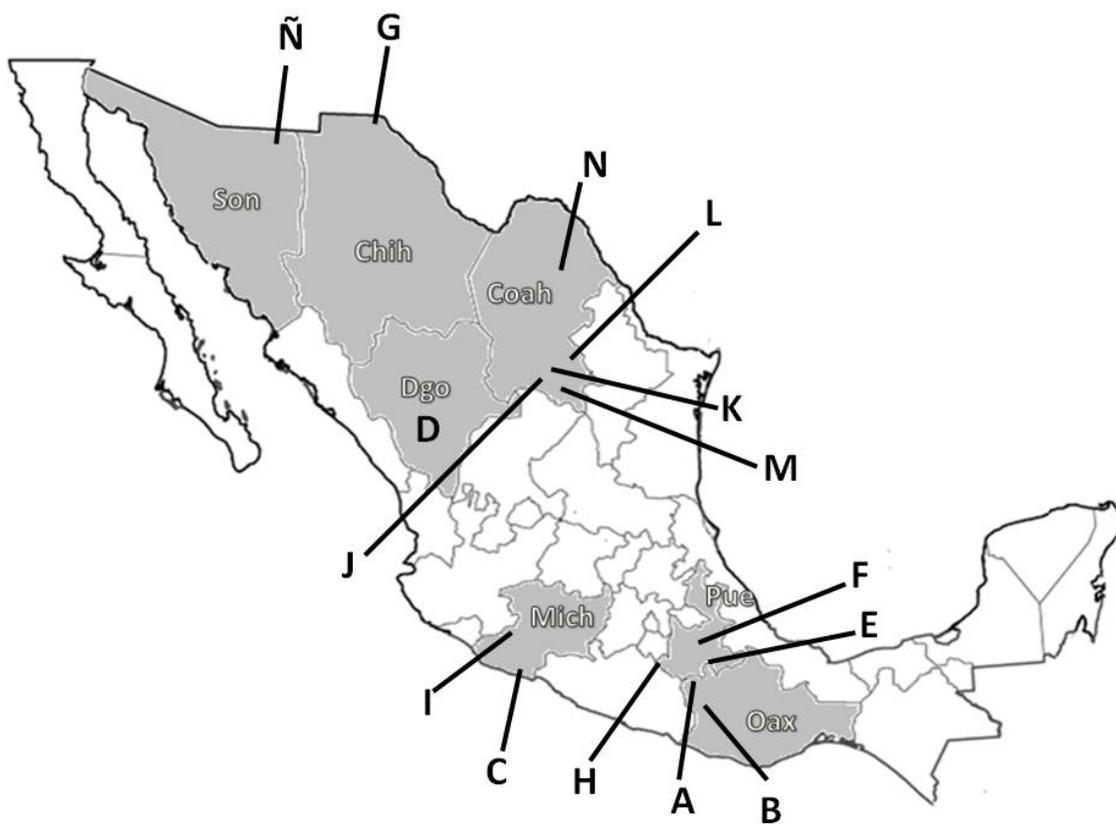


Figura 3. Localidades con dinosauricnitas en México. **Localidades del Jurásico:**

A) Santa María Xochixtlapilco. B) Tlaxiaco. C) Playa Azul. D) Localidad desconocida en Durango. **Localidades del Cretácico Temprano:** E) Formación San Juan Raya (San Martín Atexcal y San Juan Raya). F) Tlayúa G) Cerro Cristo Rey. **Localidades del Cretácico Tardío:** H) Mitepec. I) El Aguaje. J) Las Águilas. K) La Parrita y localidades no nombradas en Rincón Colorado. L) Área Ramos Arizpe (El Pelillal y localidad en Formación Las Encinas). M) El Quemado. N) Área Sabinas (Santa Helena, Rancho Soledad). Ñ) Esqueda, Sonora.

Los dinosaurios del Estado de Sonora.

Taliaferro (1933) realizó la primera referencia sobre dinosaurios en el Estado de Sonora. Reportó huesos fragmentarios y dientes procedentes de la parte superior de la Formación “Snake Ridge” del Grupo Cabullona, nombre que él le dio a las rocas de esta región (Lucas y González-León, 1996). Barnum Brown, del American Museum of Natural History, identificó estos elementos como pertenecientes a “*Trachodon mirabilis*” (Lucas *et al.*, 1995). Actualmente, esta identificación no está justificada por realizarse únicamente con un diente aislado (Lucas y González-León, 1996).

Lucas *et al.* (1995) reportaron la presencia de las familias Tyrannosauridae (cf. *Albertosaurus*), Hadrosauridae y Ceratopsidae en las Formaciones del Grupo Cabullona (Cretácico Tardío). Los elementos osteológicos fragmentarios y dientes que analizaron no permitieron asignaciones genéricas y/o específicas (Lucas *et al.*, 1995; Lucas y González-León, 1996).

Además de restos de dinosaurios, Lucas *et al.* (1995) también reportaron restos fragmentarios de peces de las familias Lepisosteidae y Amiidae; de tortugas de la familia Trionychidae; de Eusuchia y de la lagartija *Chamops segnis* (la única especie de vertebrado identificada). Incluyeron moluscos de las clases Gasteropoda y Bivalvia (Lucas *et al.*, 1995). Igualmente, hicieron la breve mención de hojas, tallos (pobremente preservados) y maderas fósiles no descritas, carofitas y palinoformos (previamente reportados por otros autores) y estromatolitos (Lucas *et al.*, 1995).

Duarte-Bigurra (2013) analizó elementos esqueléticos poscraneales de dos individuos (referidos como H1 y H2); identificados como Hadrosauridae. Con base en comparaciones con los huesos de la cintura pélvica, Duarte-Bigurra (2013) mencionó que el ejemplar H2 tiene semejanzas con géneros de Hadrosauridae dentro de la subfamilia Saurolophinae; siendo posiblemente similar a *Kritosaurus*. Ambos ejemplares estudiados proceden de rocas asignadas al Grupo Cabullona en el Municipio de Fronteras (Duarte-Bigurra, 2013).

OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN.

Las dinosauricnitas consideradas en el presente trabajo representan el primer registro en su tipo para el Grupo Cabullona y el Estado de Sonora. Este estudio tiene relevancia al contribuir al conocimiento de la diversidad de los dinosaurios del Estado de Sonora y de todo México. Además, ayuda a comprender mejor las semejanzas y diferencias de los grupos de dinosaurios presentes entre regiones contemporáneas de Norteamérica.

Los objetivos particulares de este trabajo son:

- Describir las dinosauricnitas presentes (icnitas aisladas y rastros) y asignarlas taxonómicamente (sin llegar al nivel de especie biológica o parataxonómica).
- Realizar inferencias biológicas de los dinosaurios que generaron las icnitas con base en los datos morfométricos obtenidos, las observaciones y los cálculos realizados.
- Comparar bibliográficamente los grupos taxonómicos de dinosaurios presentes en la zona de estudio con los registros previamente reportados mediante evidencia osteológica en el Grupo Cabullona y con los presentes en otras unidades dentro de áreas geográficas cercanas y geológicamente correlacionables en el norte de México y sur de Estados Unidos.

HIPÓTESIS DE TRABAJO.

Se espera que la identificación taxonómica del registro de icnitas en estudio coincida, al menos parcialmente, con los grupos de dinosaurios previamente reportados para el Estado de Sonora mediante huesos y dientes, o bien, que aumente la diversidad conocida de los mismos.

ÁREA DE ESTUDIO.

El área se localiza en el Ejido Esqueda, Municipio de Fronteras (al sur de la cabecera municipal homónima), en el noreste del Estado de Sonora. El Ejido Esqueda está aproximadamente a 70 kilómetros al sur de la frontera internacional entre Agua Prieta, Sonora y Douglas, Arizona en Estados Unidos (**Fig. 4 A**). La localidad con icnitas está a 11 kilómetros hacia el este de la población de Esqueda, siguiendo el camino sinuoso de terracería hacia la Presa La Angostura. Se encuentra en la zona conocida popularmente como “Carro Quebrado”. Tiene como acceso una desviación en el camino al inicio de zona de canteras de explotación comercial local (**Fig. 4 B**).

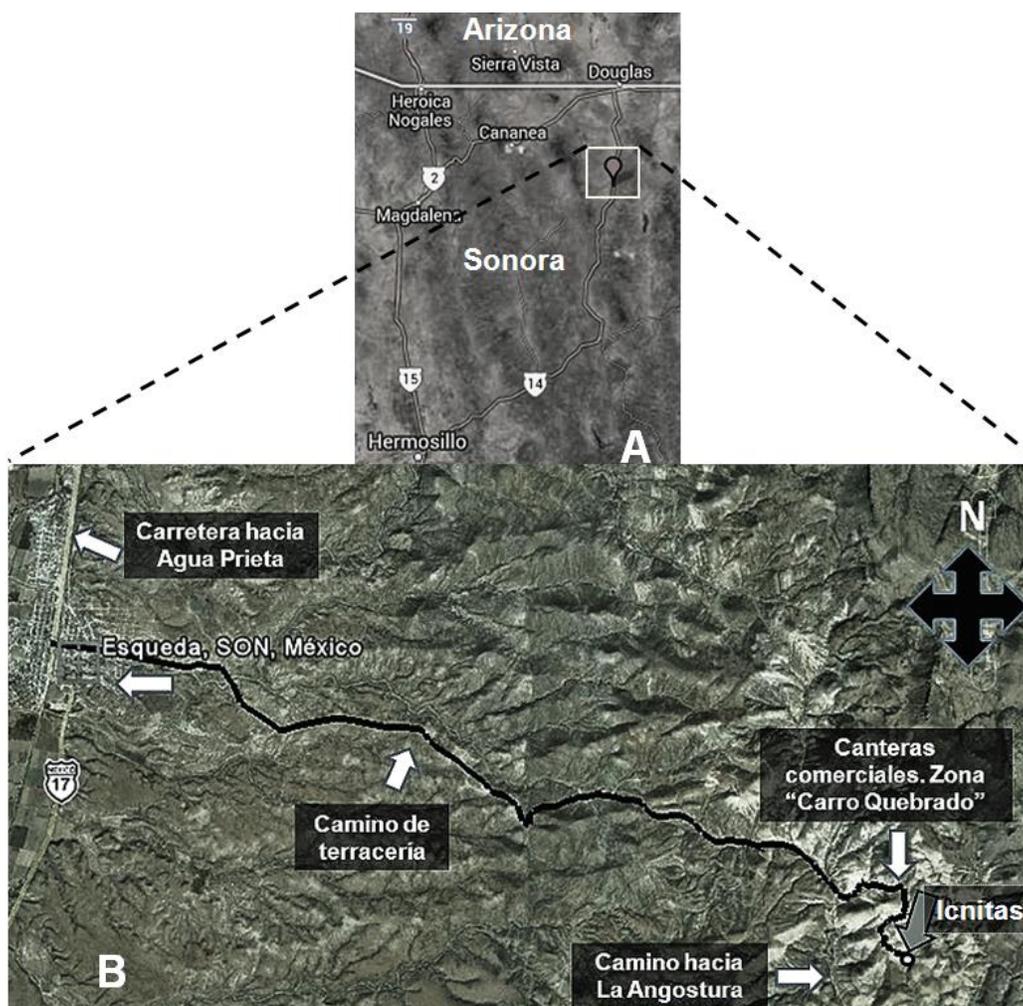


Figura 4. Fotografías satelitales en que se aprecia: A) la ubicación del Ejido Esqueda al Noreste de Sonora y B) el camino de acceso a la localidad en la zona “Carro Quebrado” (modificadas de PueblosAmerica.com: <http://mexico.pueblosamerica.com/fotos-satelitales/esqueda> -A- y Google Earth – B-).

Marco geológico.

Taliaferro (1933) nombró la cuenca Cabullona y definió el Grupo Cabullona en las siguientes cinco Formaciones en la región Naco-Agua Prieta en el noroeste de Sonora: Snake Ridge, Arenisca Camas, Lutita Packard, Capas Rojas Superiores y Toba Riolítica (en secuencia ascendente). Además, con base en el contenido fósil presente, asignó una edad Cretácico Tardío para el grupo y que al menos partes del mismo (refiriéndose especialmente a la Lutita Packard) eran de origen marino (Taliaferro, 1933).

González-León y Lawton (1995) estudiaron el origen y evolución del Grupo Cabullona y redefinieron las Formaciones que lo componen con base en análisis estratigráficos; realizando algunos cambios a la nomenclatura estratigráfica original de Taliaferro (**Fig. 5**).

El Grupo Cabullona, de aproximadamente 2.5 kilómetros de espesor, incluye las siguientes Formaciones, litologías, contenido fosilífero y ambientes de depositación según los trabajos de González-León y Lawton (1995) y Lucas y González-León (1996; **Fig. 5**):

- Corral de Enmedio: La Formación más antigua en el Grupo (Lucas y González-León, 1996). De aproximadamente 115 m de espesor (González-León y Lawton, 1995), representa depósitos lacustres someros con lodolitas, limonitas, areniscas y calizas (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996). Es la Formación más fosilífera del Grupo (Lucas y González-León, 1996). Contiene estromatolitos, carofitas, ostrácodos, bivalvos y gasterópodos bien preservados, vértebras de peces, huesos de tortugas y de dinosaurios (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996).
- Arenisca Camas: Se superpone en disconformidad a la Formación Corral de En medio (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996). De aproximadamente 620 m de espesor (González-León y Lawton, 1995), representa depósitos fluviales de ríos meandros y anastomosados (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996). Contiene diferentes facies dentro de un paquete de areniscas, lodolitas y lentes conglomeráticos locales (González-León y Lawton, 1995). Contiene troncos fosilizados y huesos de dinosaurios (Lucas y González-León, 1996).
- Lutita Packard: Se superpone gradacionalmente a la Arenisca Camas (González-León y Lawton, 1995). De 1070 m de espesor, está formada por ocho miembros que representan complejos sistemas lacustres y deltaicos en que predominan, lodolitas y limonitas finamente laminadas, lodolitas masivas y areniscas (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-

León, 1996). Contiene fósiles de bivalvos y gasterópodos abundantes; ostrácodos, al igual que huesos de dinosaurios y tortugas (Lucas y González-León, 1996).

- Lomas Coloradas: Es la Formación más joven del grupo (Lucas y González-León, 1996). Se encuentra en aparente contacto gradacional con la Lutita Packard; si bien presenta disconformidades locales con la misma (González-León y Lawton, 1995). Tiene un espesor aproximado de 700 m (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996). Su litología consiste en limonitas rojas con nódulos calcáreos intercaladas con areniscas de estratificación cruzada y conglomerados (Lucas y González-León, 1996). Sus tres facies representan depósitos fluviales de tipo meandro (González-León y Lawton, 1995). Contiene huesos de cocodrilos, tortugas y dinosaurios (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996).
- Conglomerado el Cemento: Esta Formación se interdigita lateralmente con las Formaciones Lutita Packard y Lomas Coloradas; siendo su equivalente (González-León y Lawton, 1995). Con un espesor mínimo de 800 m, en ella predominan conglomerados y areniscas; teniendo limonitas y lodolitas en menor proporción (Lucas y González-León, 1996). Salvo por la presencia local de fragmentos de plantas, marcas de raíces, gasterópodos y bivalvos, no se han recuperado fósiles tan abundantes como en el resto de las Formaciones del grupo (González-León y Lawton, 1995). Representa depósitos de abanicos aluviales (González-León y Lawton, 1995; Lucas y González-León, 1996).

Con base en varias características y estructuras tectónicas regionales, la historia sedimentaria y la edad, González-León y Lawton (1995) interpretaron el proceso de formación de la cuenca de Cabullona, cuyos límites no están definidos, como una cuenca intermontaña por la deformación y sedimentación “estilo Laramide” durante el Cretácico Tardío en una región tectónicamente activa. Las regiones vecinas del noreste de Sonora tienen una historia geológica similar al sudeste de Arizona; sin embargo, la naturaleza de la deformación que afectó estas áreas es controversial (González-León y Lawton, 1995). El levantamiento de la cercana Sierra Anibacachi, generado por la falla de cabalgadura Cabullona, fue propuesto por González-León y Lawton (1995) como genéticamente relacionado con el origen y evolución de la cuenca y por lo tanto, del Grupo Cabullona (**Fig. 6**).

El contenido fósil de las Formaciones antes mencionadas (polen, huesos de dinosaurios y otros vertebrados, gasterópodos y bivalvos) indican una edad Cretácico Tardío (Campaniano Tardío a Maastrichtiano) para todo el Grupo Cabullona (González-León y Lawton, 1995; Lucas *et al.*, 1995). Todas las formas fósiles presentes en el grupo son terrestres o dulceacuícolas (Lucas *et al.*, 1995).

Al no existir animales o plantas marinas, la conclusión original de Taliaferro (1933) sobre el origen marino de la Lutita Packard es refutable (Lucas *et al.*, 1995).

		Taliaferro (1933)	González-León y Lawton (1995)		
CRETÁCICO TARDÍO	GRUPO CABULLONA	Toba Riolítica	Toba Riolítica	X	PAL.
		Capas Rojas Superiores	Formación Lomas Coloradas	Conglomerado el Cemento	
		Lutita Packard	Lutita Packard		CRETÁCICO TARDÍO
		Arenisca Camas	Arenisca Camas		
		Formación Snake Ridge	Formación Corral de Enmedio		

Figura 5. Nomenclatura estratigráfica original de Taliaferro (1933) y los cambios realizados por González-León y Lawton (1995) en el Grupo Cabullona (modificada de Lucas *et al.*, 1995).

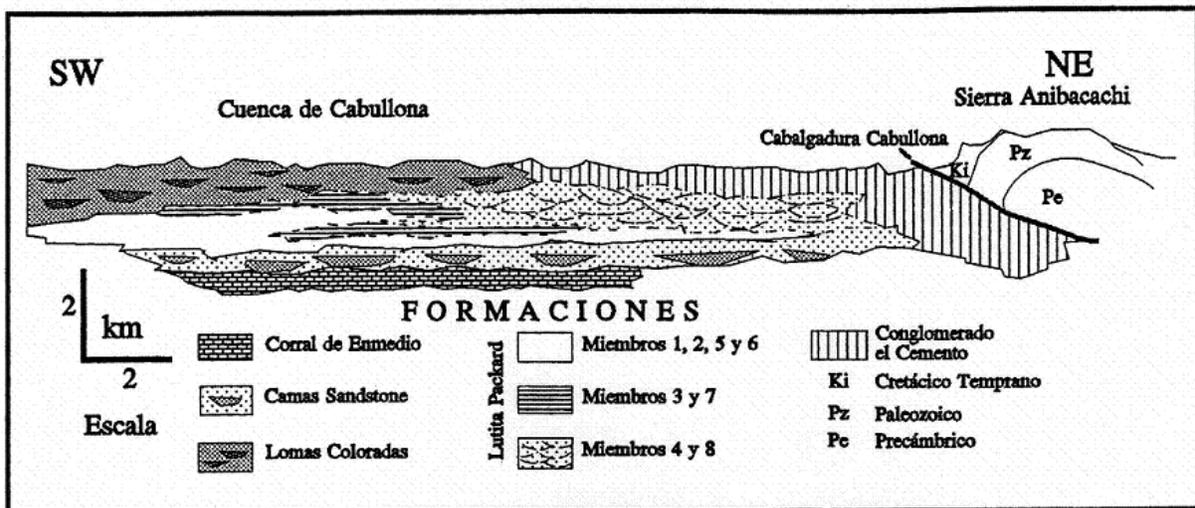


Figura 6. Sección de la Cuenca de Cabullona dirección Noreste-Suroeste. En ella se observa la Sierra Anibacachi relacionada genéticamente con el origen de la Cuenca de Cabullona (tomada de González-León y Lawton, 1995).

Unidad litológica con dinosauricnitas.

Los afloramientos de las rocas del Grupo Cabullona se extienden desde la región de Naco, Sonora (localizada a 30 km al norte del área de estudio) hasta las vecindades de la región de Esqueda; donde se reconocen por sus características litológicas, contenido fósil y edad (González León, com. pers., 2012). Sin embargo y debido a cambios litológicos laterales de ésta secuencia sedimentaria entre ambas regiones, los afloramientos de Esqueda, que alcanzan varios cientos de metros de espesor, se asignan solo al Grupo Cabullona (González-León, com. pers., 2012).

La unidad con dinosauricnitas estudiadas se presenta en la parte superior de una secuencia de calizas arcillosas, tobas volcánicas y areniscas de grano fino intercaladas y bien estratificadas que alcanza un espesor de 800 m (González-León, com. pers., 2012). En éstas rocas existen varias canteras de explotación comercial de las que se extraen lajas de roca para uso ornamental en construcción. Gracias a esa actividad, en el sitio conocido popularmente como “Carro Quebrado”, se ubicó la cantera principal con las icnitas incluidas en este estudio (con coordenadas UTM 643621 E y 3396313 N y 1294 msnm; **Fig. 4 y 7**)

Varias de las dinosauricnitas estudiadas fueron encontradas en tres niveles estratigráficos de una columna de 2.7 m de espesor (**Fig. 7 y 8**) formada por calizas de color café claro a pardo con matriz micrítica. Otras calizas tienen granos de limo y arena; mientras que otras más son laminadas y se le intercalan capas de ceniza volcánica y lutitas laminadas (**Fig. 8**). Las rocas están dispuestas en estratos o capas casi horizontales (con un rumbo de 20° en dirección NO y echado de 8° al NE; González-León, com. pers., 2010) y son lateralmente continuos (**Fig 9 A**). En algunos estratos se observan contactos abruptos, mientras que en otros, son gradacionales.

En los niveles superiores de la columna medida se observan laminaciones estromatolíticas de solo unos centímetros de espesor en calizas. La base de la secuencia es una lodolita que muestra múltiples marcas de desecación (**Fig. 8 B y 9 B**). Ello indica que los niveles de humedad eran variables y que al menos en algún momento, esta zona se encontraba seca.

Respecto a la secuencia sedimentaria completa, se observan algunos estratos con plegamiento tanto en la parte inferior (**Fig. 10 A**), como en la superior (en niveles estratigráficamente superiores y cercanos a la cima de la localidad con las dinosauricnitas en estudio; **Fig. 10 B**). Se encuentran restos vegetales muy fragmentados dentro de capas de cenizas volcánicas (**Fig. 10 C**). En otros niveles inferiores del paquete sedimentario, como por ejemplo sobre el camino de terracería hacia la presa La Angostura, se observan estratos con marcas de rizaduras de oleaje simétricas (**Fig. 10 D**); así como estructuras tepee por inyección de fluidos (**Fig. 10 E**).

En varios niveles a lo largo de la unidad se presentan estructuras estromatolíticas. Los estromatolitos más abundantes se encuentran hacia la base de la unidad, también sobre el camino de terracería hacia la presa (**Fig. 10 F**). Estos estromatolitos cuentan con varios m de extensión lateral y poca altura (de solo cm en algunos casos). También sobre el camino de terracería hacia la presa, hay capas de areniscas de grano grueso poco abundantes.

Mediante análisis petrográficos, se observaron conchas de ostrácodos), así como pequeños nódulos de hierro. Algunas de las conchas observadas se encontraron articuladas y medían hasta 1mm de longitud. También se observó materia orgánica fragmentada que posiblemente representa tejidos vegetales indeterminados (Ceballos-Ferriz, com. pers., 2011).

Gracias a la evidencia litológica, las estructuras sedimentarias presentes y los fósiles encontrados, se concluye un paleoambiente lacustre para esta unidad. La edad de las rocas que contienen las icnitas en estudio es de 71-72 millones de años (González-León, com. pers., 2013). Esta edad se obtuvo del fechamiento de dos rocas volcánicas intercaladas en la sección completa (González-León, com. pers., 2013). La primera fue una riolita que se intercala con lodilitas y cenizas volcánicas, encontrada aproximadamente a una distancia estratigráfica de 10 m debajo de la base de la cantera principal (**Fig. 8**). La segunda roca también corresponde a una riolita, pero encontrada cerca de la base de la unidad litológica.

Debido a que ambas rocas datadas se encontraron tanto en la parte superior de la unidad litológica (cerca de la cantera principal estudiada; **Fig 7**) y hacia la base de la misma, se considera que la edad de toda la unidad es similar y corresponde al Campaniano Tardío. Este fechamiento también indica que la unidad en estudio tiene la edad de la Lutita Packard del Grupo Cabullona, siendo equivalente a esta Formación (**Fig. 11**).



Figura 7. Vista de la cantera en el sitio Carro Quebrado. En la base está presente el rastro R2 incluido en este estudio.

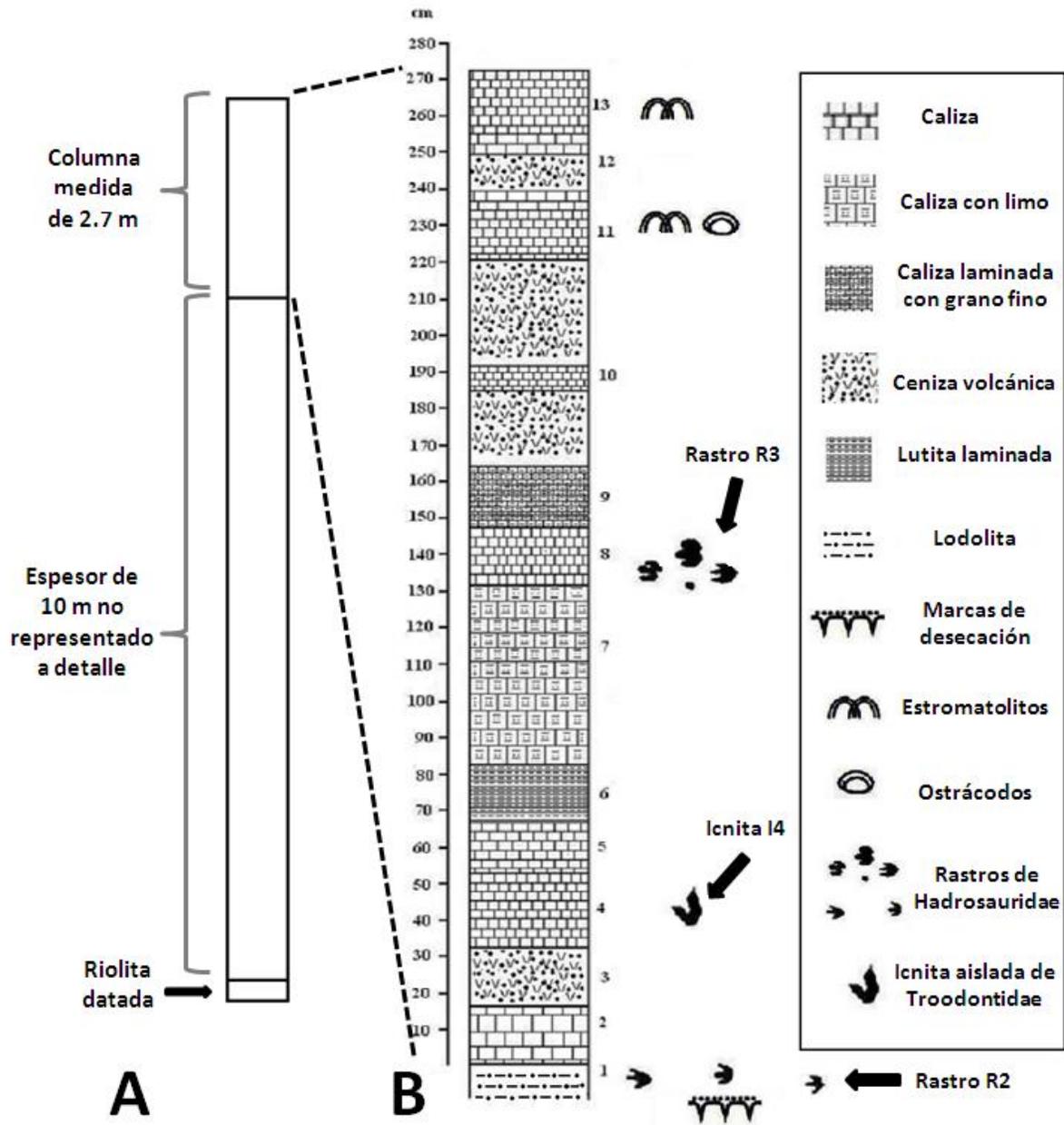


Figura 8. A) Espesores generales de las rocas la cantera principal del sitio Carro Quebrado, indicando la posición de una de las riolitas datadas. B) Columna estratigráfica de 2.7 m medida a detalle. En B) se muestra la posición de las icnitas dentro de secuencia medida (principalmente, rastros *in situ*). Los números a la derecha indican cada estrato representado. La altura está expresada en cm a la izquierda en B).

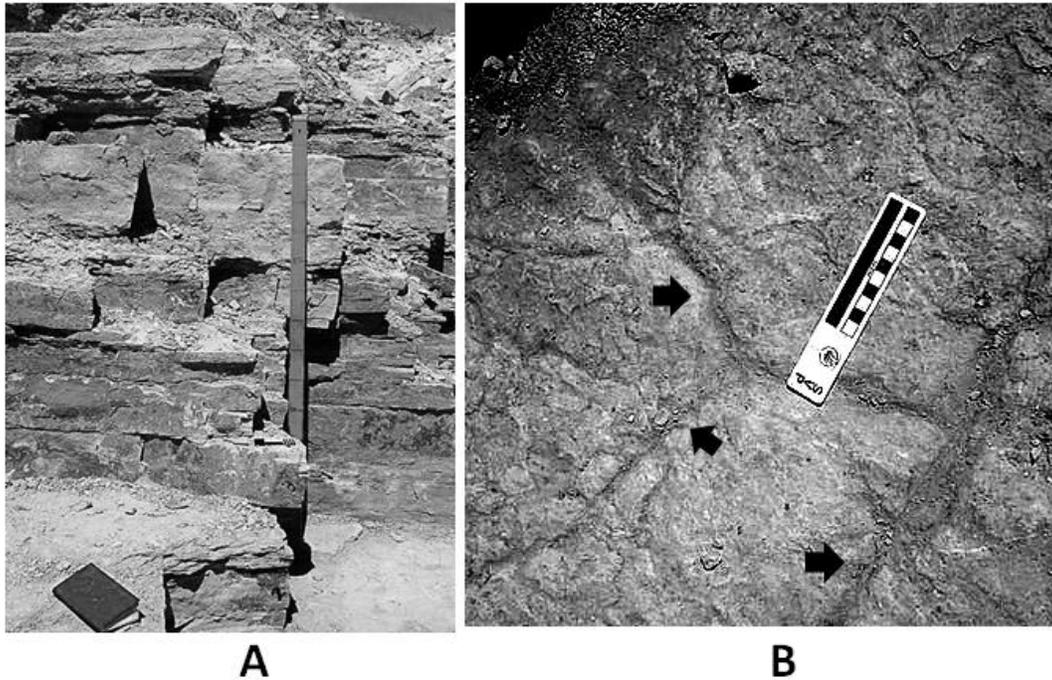


Figura 9. Estructuras sedimentarias en la cantera principal. A) Estratos horizontales. B) Marcas de desecación en la base de la cantera (flechas negras).

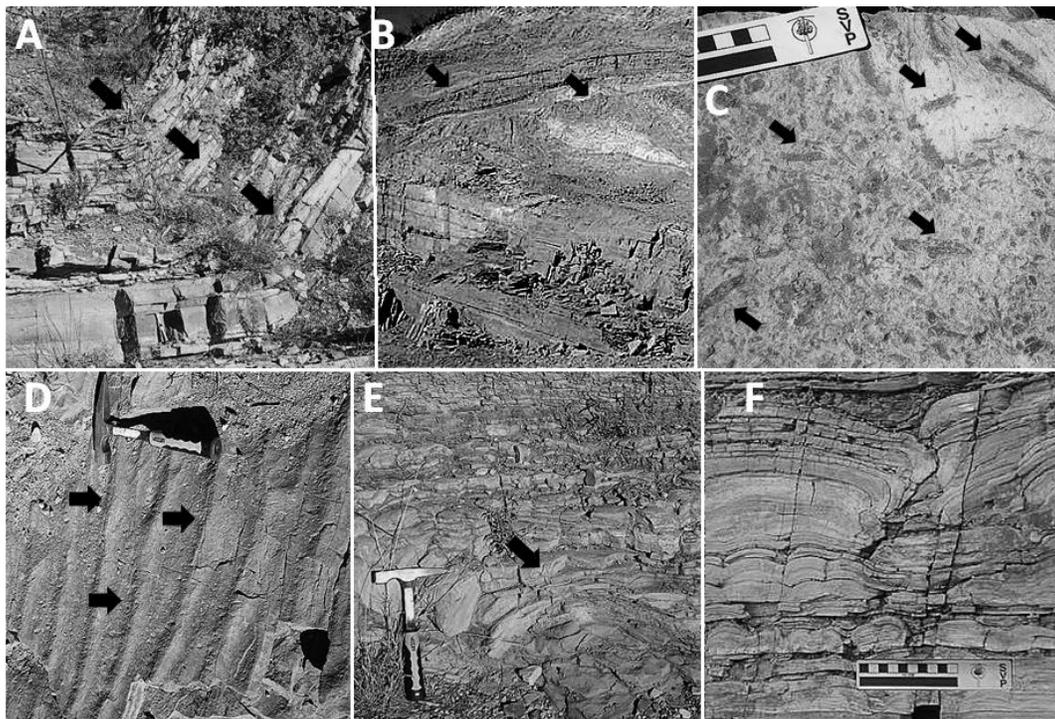


Figura 10. Estructuras sedimentarias y fósiles presentes en la unidad litológica en estudio. A y B) Estratos plegados (flechas negras). C) Fragmentos vegetales (flechas negras). D) Rizaduras simétricas (flechas negras). E) Estructura tepee (flecha negra). F) Estromatolitos.

CRETACICO TARDIO	MAAS.	FORMACIÓN LOMAS COLORADAS	CONGLOMERADO EL CEMENTO
	CAMPANIANO	GRUPO CABULLONA LUTITA PACKARD ↓ ● ●	
		ARENISCA CAMAS	
		FORMACIÓN CORRAL DE ENMEDIO	

Figura 11. Equivalencia de la unidad geológica en estudio (indicada con icnitas negras) con la Lutita Packard dentro del Grupo Cabullona (modificada de Lucas *et al.*, 1995).

MATERIALES ESTUDIADOS.

Se analizaron un total de treinta y cinco dinosauricnitas procedentes de la zona en estudio. Veintisiete de ellas están dispuestas en tres rastros; mientras que ocho se encontraron aisladas.

Asignación de claves de referencia a las calcas plásticas obtenidas.

Preliminarmente, se asignaron letras y números consecutivos a las icnitas estudiadas para identificarlas y ordenarlas. **In** para icnitas aisladas y **Rn** para los rastros; seguido de un guión y un número para referirse particularmente a las icnitas que lo conforman (**Rn-n**), En todos los casos, **n** indica el número individual asignado.

Ubicación de las icnitas originales estudiadas.

Todas las icnitas originales incluidas en este estudio proceden de la unidad litológica en el área de Esqueda, Sonora (**Fig. 4**). Algunas de ellas fueron encontradas dentro de la cantera principal en el sitio Carro Quebrado (**Fig. 7 y 8**). Otras más, aunque procedan de la misma área general, son estratigráficamente indefinidas. Dichas características serán mencionadas en cada icnita previamente a su descripción.

Varias de las icnitas recuperadas se localizan en distintos sitios. No están depositadas propiamente en colecciones paleontológicas formales. Se pretende que posteriormente, estos materiales ya estudiados puedan ser ingresados a colecciones de este tipo. A continuación se mencionan los lugares de resguardo y las claves de referencia de cada material original.

- Estación Regional del Noroeste (ERNO) del Instituto de Geología de la UNAM, Hermosillo; Sonora: Rastro R1.
- Universidad de Sonora (UNISON), Hermosillo, Sonora: Icnita I4.
- Colección particular de Ingeniero Rubén Parra Lara, Esqueda, Sonora: Icnitas I1, I2, I5, I6 e I7.
- Colección particular del Profesor Ignacio Lara Bustamente, Esqueda. Sonora: Icnitas I3 e I8.
- Cantera Carro Quebrado (*in situ*), Esqueda, Sonora: Rastros R2 y R3.

MÉTODOS.

Aspectos geológicos y paleontológicos.

En el **aspecto geológico** se llevó a cabo el reconocimiento y descripción básica de la litología y paleoambiente de la unidad litológica que contiene las dinosauricnitas. Esto se logró a base de recorridos en campo y obtención directa de datos y muestras litológicas. Mediante observaciones directas en campo, se registraron estructuras sedimentarias y rasgos litológicos presentes en la unidad (**Fig 7, 9 y 10**). También se realizó una columna estratigráfica en la cantera principal con icnitas (**Fig 8**). La identificación del tipo de roca en la localidad se realizó mediante el análisis petrográfico de las muestras de mano colectadas, Dicho análisis fue realizado por el Doctor Carlos González León (Estación Regional del Noroeste –ERNO- del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México –UNAM-).

La edad absoluta de la unidad se obtuvo mediante datación en circones con U-Pb por el método LA-ICPMS (“ablación láser asociada con un espectrómetro de masas de plasma inductivamente acoplado” según Solari y Tanner, 2011) en muestras de riolita. Esta datación fue realizada por el Doctor Luigi Solari (Centro de Geociencias UNAM, Juriquilla) y financiada por el proyecto PAPIIT vigente No. IN101811-3 del Doctor Carlos González-León (ERNO, Instituto de Geología, UNAM).

El **aspecto paleontológico** se enfocó en la obtención de materiales en campo y datos morfométricos lineales a partir de estos; así como su posterior descripción e identificación. El material estudiado se obtuvo en salidas de campo los días 6-15 de mayo de 2010 y 30 de junio- 14 de julio de 2011. En dichas salidas se contó con apoyo del personal del Instituto de Geología y ERNO de la UNAM, la Universidad de Sonora (UNISON) y voluntarios de las comunidades de Esqueda y Fronteras, en el Municipio de Fronteras, Sonora. Ambas salidas fueron financiadas por el apoyo económico del Instituto de Geología de la UNAM, la Universidad de Sonora (UNISON), Grupo México y el Municipio de Fronteras, Sonora.

El trabajo de campo consistió en el calcado de las siluetas de las icnitas sobre plástico transparente (conocido también como plástico o hule cristal) con tintas indelebles de punto fino de acuerdo con Hernández-Rivera (com. pers., 2010). Se registraron los morfotipos de las icnitas (aisladas y en rastros) y otras características con diferentes colores (obs. pers.): con un color, estructuras morfológicas (p. ej. marcas de garras, cojinetes); mientras que las estructuras litológicas o rasgos relevantes, con otro (p. ej. fracturas, depresiones, desgaste, marcas de desecación). También se tomó un extenso registro fotográfico de las icnitas como materiales de apoyo para sus descripciones. Posteriormente, se procedió a la obtención de medidas morfométricas lineales y angulares sobre las calcas realizadas y a las descripciones de las icnitas como se describirá a continuación.

Terminología descriptiva utilizada.

Las icnitas se describieron con base en los morfotipos obtenidos a partir del calcado de sus siluetas. Para las icnitas aisladas únicas solo se incluyó una descripción. En caso de que existieran diferencias o variaciones entre las icnitas pertenecientes a un mismo morfotipo, se mencionaron posteriormente a la descripción de las características generales del mismo.

Las partes que componen las icnitas (**Fig. 10**) y su simetría (**Fig. 11**) se nombraron según la terminología de Thulborn (1990). Las puntas de los dígitos tienen “forma de V” cuando se observan en ellas garras puntiagudas; mientras que tienen “forma de U” cuando las garras son más amplias (Thulborn, 1990). Los nódulos son los abultamientos presentes en los dígitos que corresponden a las impresiones de los cojinetes o almoadillas digitales (Thulborn, 1990; **Fig. 10**). Los *hypex* se localizan en la unión de dos dígitos hacia su base (Thulborn, 1990; **Fig. 10**). Se describieron con forma de “U” si los dígitos estaban abiertos; mientras que se nombraron con forma de “V” si estaban más cerrados (obs. pers). Cabe destacar que el margen posterior de la icnita corresponde a la impresión distal del metapodio en la extremidad de los dinosaurios. Según Thulborn (1990), esta impresión metapodial es similar a un talón. Por lo tanto, esta parte de la huella será referida como “talón” a lo largo de este trabajo (**Fig. 10**).

La simetría de las icnitas está dada en función del dígito más largo. Cuando se trata del dígito medio (III), es una simetría mesaxónica (Thulborn, 1990; **Fig. 11 A**). Al ser alguno de los dígitos dirigidos anatómicamente hacia lateral (IV o V), se trata de simetría ectaxónica (Thulborn 1990; **Fig. 11 B**). Los dígitos se contaron progresivamente a partir de aquellos que están dirigidos anatómicamente hacia medial (indicados con números romanos). El número de los mismos se indicó como *tridáctilo* -para tres- y *didáctilo*- para dos (Thulborn 1990; **Fig. 11**).

Debido a que existen diferentes tipos de icnitas según su preservación, se optó por emplear la nomenclatura de Lockley (1993) antes mencionada (**Fig. 2**).

Para describir la configuración general de las icnitas, se empleó la terminología usada por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2007; **Fig. 12**).

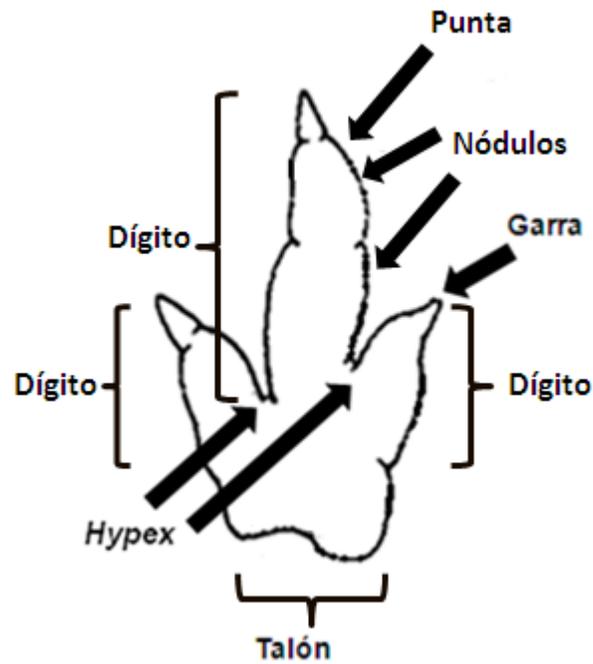


Figura 10. Terminología utilizada en este trabajo para nombrar las partes de las icnitas (modificada de Thulborn, 1990).

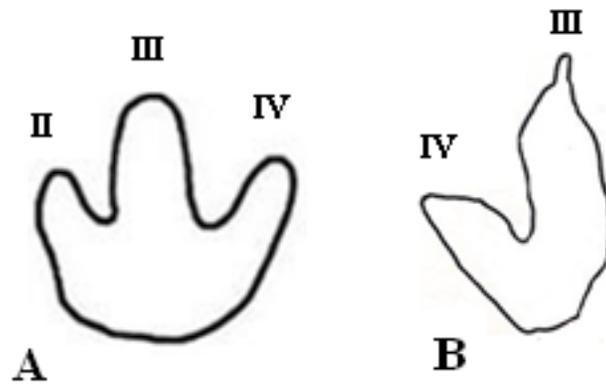


Figura 11. Icnitas con diferente número de dedos y simetrías: A) Icnita tridáctila mesaxónica. B) Icnita didáctila ectaxónica. Los números romanos indican la numeración de los dedos. En el caso de B), se refiere a esta simetría porque sólo cuenta con la impresión de los dos dedos dirigidos hacia lateral (obs. pers.). Dibujos realizados a partir de morfotipos utilizados en este trabajo.

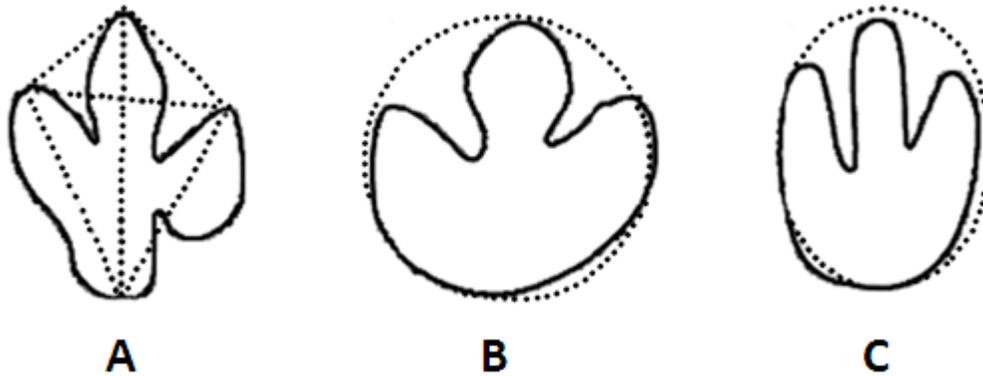


Figura 12. Terminología usada por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2007) para describir las configuraciones generales en dinosauricnitas: A) romboidal, B) circular y C) ovalada.

Mediciones y abreviaturas.

Para la obtención de datos morfométricos lineales en cada icnita se obtuvieron los siguientes parámetros:

- a) De acuerdo con la metodología de Thulborn (1990), el largo de la icnita (FL) se obtuvo midiendo desde la punta del dígito medio, o más largo, hasta el talón; tomando en cuenta el eje medio principal (**Fig. 13**). Thulborn (1990) mencionó que la mejor forma de medir FL es sobre este eje o bien, paralelamente a él. El ancho de la icnita (FW) se midió a partir de los bordes exteriores máximos en ángulo recto a la medida del largo digital (**Fig. 13**). Thulborn (1990) comentó que este parámetro no necesariamente coincide con la extensión de la icnita (medida a partir de las puntas de los dígitos que dan anatómicamente hacia medial y hacia lateral en la icnita).
- b) El largo digital (DL) se midió a partir de una línea trazada longitudinalmente desde la punta del dígito hasta a intersección con otra trazada a partir de los dos *hypex* en el caso del dígito medio (Thulborn, 1990; **Fig 14 A**). Para los dígitos mediales o laterales, la línea longitudinal se intersectó perpendicularmente con otra trazada a partir del *hypex* cercano hasta el borde de la icnita (Thulborn, 1990; **Fig 14 B**). En ambos casos, las líneas longitudinales se trazaron desde las puntas de los dígitos hasta el talón de la icnita. En los casos en que la línea no pudiera trazarse desde la punta del dígito hasta el talón, se intersectó con la línea del eje principal de la icnita (obs pers.). Siempre se obtuvieron en un ángulo recto a partir del eje con que se midió la divergencia digital (**Fig 14 C y D**).
- c) Thulborn (1990) mencionó la dificultad que implica la medición del ancho de los dígitos (DW) con base en las formas que pueden presentarse. Dependiendo de la forma de los dígitos, DW se obtuvo de diferentes

formas. Si los dígitos mostraban curvaturas o nódulos, se tomó a partir del ancho máximo (**Fig. 15 A**). Por otra parte, si los dígitos se observaban demasiado rectos y extendidos, se tomó en cuenta el ancho hacia su base, pero alejado de los *hypex* sin que coincidieran completamente (**Fig. 15 B**). Lo anterior fue para no estimar un ancho demasiado grande afectado por la apertura de los dígitos (obs. pers). Siempre se obtuvieron en un ángulo recto a partir del eje con que se midió la divergencia digital.

- d) Thulborn (1990) indicó que son varias las formas en que pueden obtenerse los ángulos de divergencia digital (α) en icnitas. Esta medida se obtuvo a partir de los ángulos internos formados por líneas longitudinales trasadas para medir la longitud digital (trasadas desde las puntas de los dígitos hasta el talón o el eje medial de la icnita). En cada caso se indicará los dígitos entre los cuales se haya medido este ángulo ($D_n - D_n$, donde n indica el número del dígito). El ángulo de divergencia total (α_{total}) se obtuvo sumando los valores de los dos ángulos presentes. (**Fig. 16**).
- e) En el caso de icnitas completamente circulares u ovaladas, sin impresiones digitales, solo se midió el ancho (FW) y largo (FL) máximos de las mismas como lo indicó Lockley (1993; **Fig. 17**).
- f) Los rastros también se midieron según la metodología de Thulborn (1990). Los pasos (secuencia de una icnita izquierda a una derecha y viceversa, abreviados como PL; **Fig. 18 A**) y las zancadas (secuencia de una icnita derecha a otra derecha o de una izquierda a otra izquierda, abreviadas como SL; **Fig. 18 B**) se midieron a partir de la punta del dígito medio de cada icnita. El ángulo de paso (ANG) se midió en el ángulo interior de las dos líneas imaginarias formadas a partir de dos pasos consecutivos (**Fig. 18 C**). El largo del rastro (TL) se midió a partir del borde posterior del talón de la primera icnita hasta la punta del dedo medio de la última (**Fig. 18 D**). El ancho del rastro (TW) se obtuvo midiendo la distancia a partir de los bordes laterales de las icnitas más separadas en ángulo recto a partir de la línea media imaginaria del rastro (**Fig. 18 E**).

Adicionalmente, se indicó con Izq o Der si una icnita era izquierda o derecha, respectivamente.

Las abreviaturas dadas al largo y ancho digital (DL y DW), así como al ángulo de divergencia digital (α) no fueron asignadas por Thulborn (1990) debido a que menciona estos parámetros por su nombre. No obstante, se propusieron en este trabajo con el fin de abreviarlas en la presentación de sus valores en cada descripción y en los respectivos cuadros.

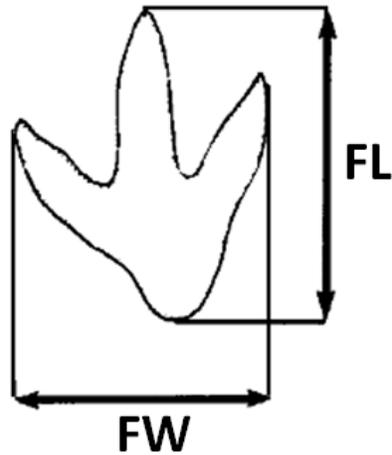


Figura 13. Medición de longitud (FL) y ancho (FW) de la icnita (modificada de Thulborn, 1990).

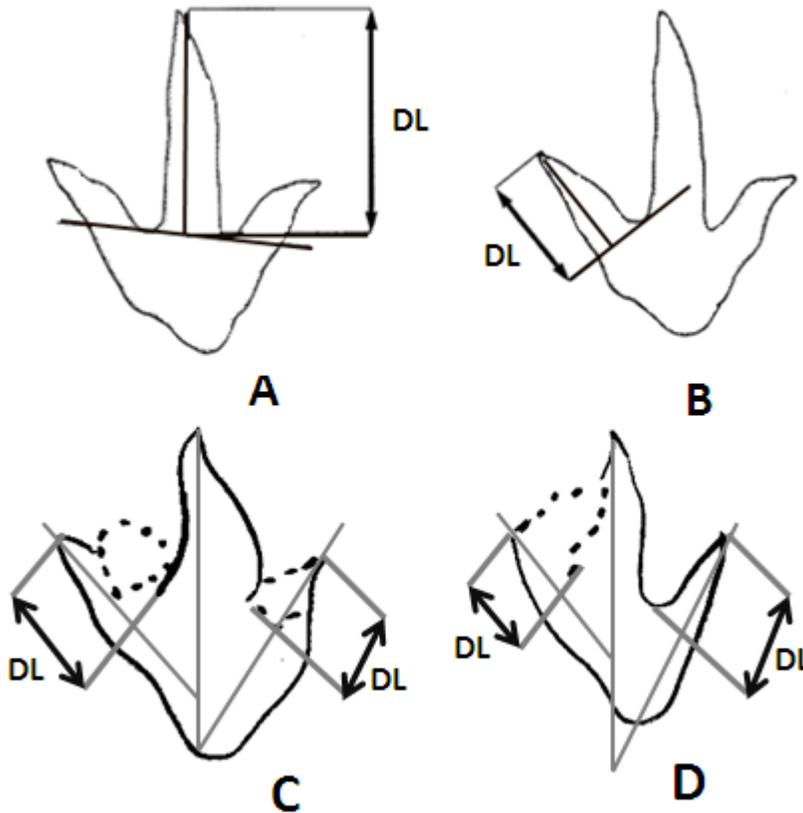


Figura 14. Medición del largo digital (DL) en el dígito medio (A), medial o lateral (B) y en casos en que la línea longitudinal no pudiera trasarse desde la punta del dígito hasta el talón (C y D). A y B fueron modificadas de Thulborn (1990). C y D corresponden a dibujos utilizados en este trabajo.

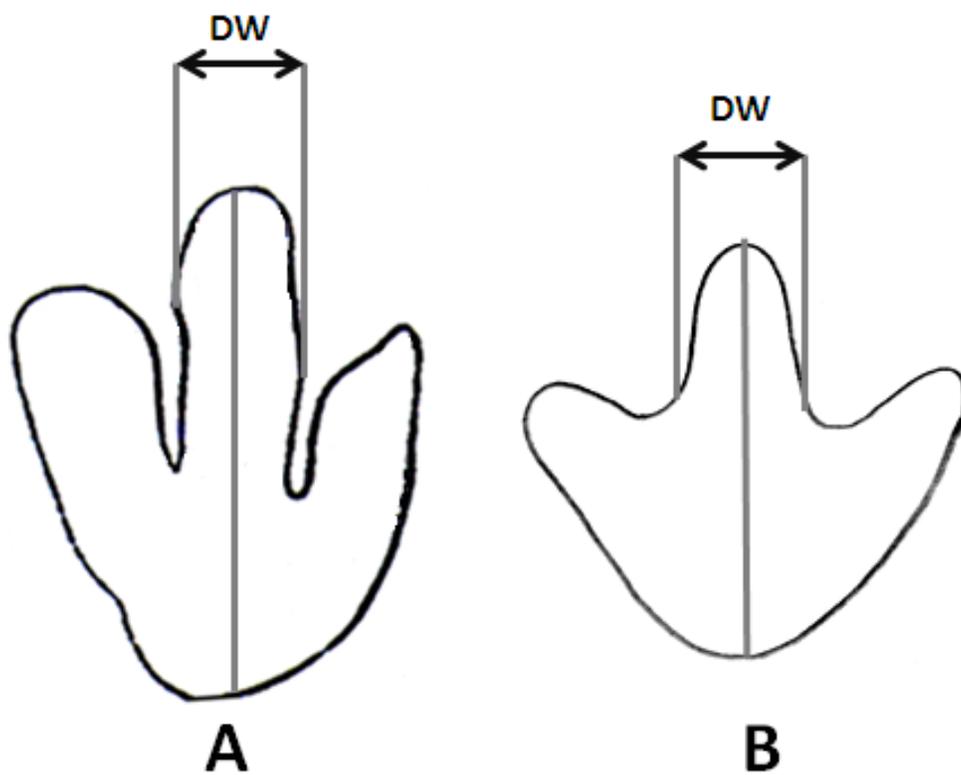


Figura 15. Medición de ancho digital (DW) con base en la presencia de nódulos (A) y la posición de los dígitos (B). Dibujos realizados a partir de morfotipos utilizados en este trabajo.

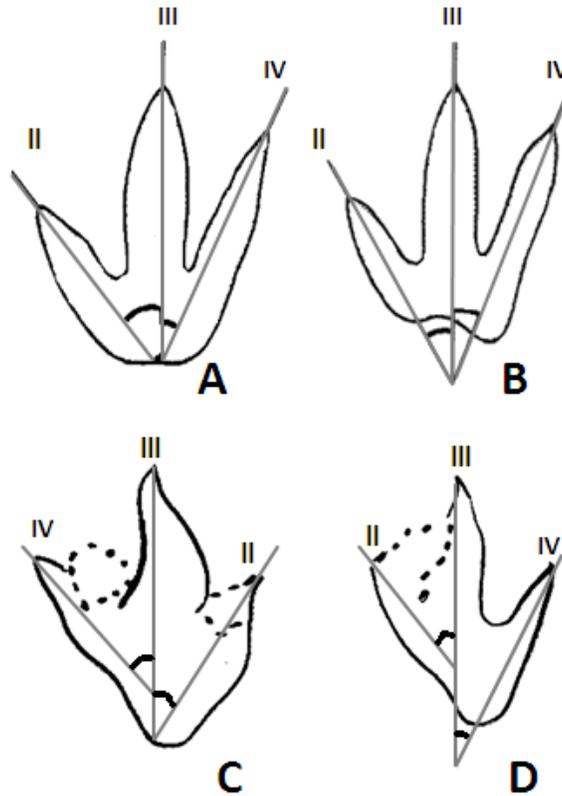


Figura 16. Distintas formas en que se midió el ángulo de divergencia del dígito II a III ($\alpha_{D_{II}-D_{III}}$) y del dígito III a IV ($\alpha_{D_{III}-D_{IV}}$). A) Icnita completa y simétrica. B) Icnita simétrica con talón incompleto. C y D) Icnitas asimétricas con dígitos en diferentes posiciones. El ángulo de divergencia digital total (α_{total}) es la suma de los anteriores. A y B fueron modificadas de Thulborn (1990). C y D corresponden a dibujos utilizados en este trabajo.

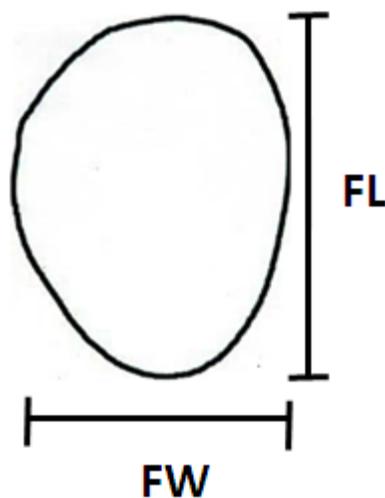


Figura 17. Metodología para la medición en icnitas circulares sin marcas digitales: longitud (FL) y ancho (FW) de acuerdo con Lockley (1993). Dibujo realizado a partir de un morfotipo utilizado en este trabajo.

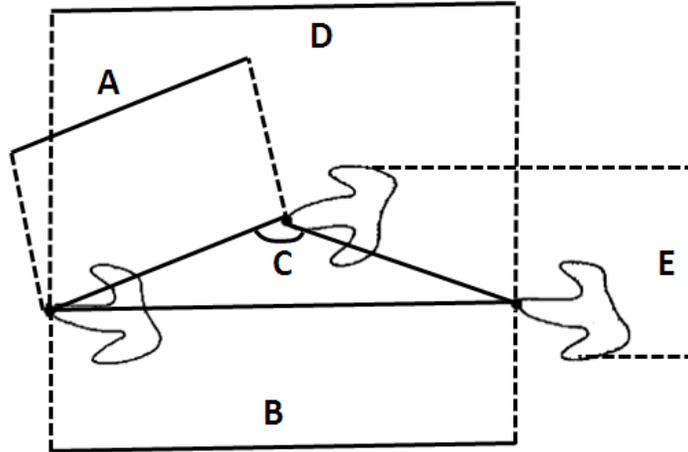


Figura 18. Mediciones en rastros: A) paso (PL); B) zancada (ZL); C) ángulo de paso (ANG); D) largo del rastro (TL) y E) ancho del rastro (TW; modificada de Thulborn, 1990).

Cálculos:

Dimensiones.

Para obtener la medida h (altura acetabular), se utilizaron las ecuaciones alométricas propuestas por Thulborn (1989) mostradas en el cuadro 1. La longitud de los metatarsos está relacionada con la longitud total de la extremidad posterior (fémur, tibia y metatarsos) en los grupos mayores de dinosaurios como Ornithopoda y Theropoda (Thulborn, 1990; **Fig. 19**).

Debido a su relación, la longitud total puede predecirse a partir de la medida de los metatarsos mediante una regresión lineal (**Fig. 20**). La forma general de dicha regresión es la siguiente:

$$h = a * (MT^b)$$

El exponente b corresponde al coeficiente alométrico que define la pendiente de la regresión lineal (Thulborn, 1990). a es el coeficiente de proporcionalidad y expresa diferencias en tamaño entre líneas de regresión con pendientes similares (Thulborn, 1990). MT representa la medida de los metatarsos. Con base en múltiples observaciones a partir de medidas realizadas en varios esqueletos, se ha determinado que MT es similar a la longitud del dígito III en la mayoría de los dinosaurios bípedos (Thulborn, 1990). Por lo tanto, debido a esta similitud, MT puede ser sustituido por la longitud de la icnita medida directamente (Thulborn, 1990).

Con base en las observaciones anteriores, se han desarrollado una serie de ecuaciones alométricas predictivas (Thulborn, 1989; **Cuadro 1**). En estas ecuaciones se considera que dinosaurios de diferentes edades y tamaños

probablemente pueden diferir en las proporciones de sus extremidades posteriores (Thulborn, 1990). Theropoda y Ornithopoda cuentan con dos ecuaciones en función del tamaño del dinosaurio. FL (medida directamente de la icnita) se compara con un valor establecido de 25 cm. Con ello se determina la categoría a la que pertenece la icnita (grande o pequeña) y se elige la ecuación adecuada.

Dentro de las icnitas de Theropoda, Thulborn (1989) considera solo una ecuación para las icnitas pertenecientes a Ornithomimidae:

$$h = 5.24 * (FL^{1.02})$$

Esta única ecuación se debe a las proporciones de los metatarsos y dígitos tan distintas a los de otros Theropoda (Thulborn, 1990).

En el caso de Sauropodomorpha, se utilizó la ecuación de González-Riga (2011):

$$h = 4.546 * FL$$

Basándose en la longitud de h reconstruida a partir de extremidad de un titanosaurio derivado del Cretácico Tardío de Argentina y en la longitud del icnotaxón *Titanopodus* (ambos en estratos correlacionables); González-Riga, (2011) desarrolló esta fórmula mediante la proporción h/FL. Sauropodomorpha no cuenta con ecuaciones alométricas (Thulborn, 1990). Por ello, se utilizó esta proporción específica.

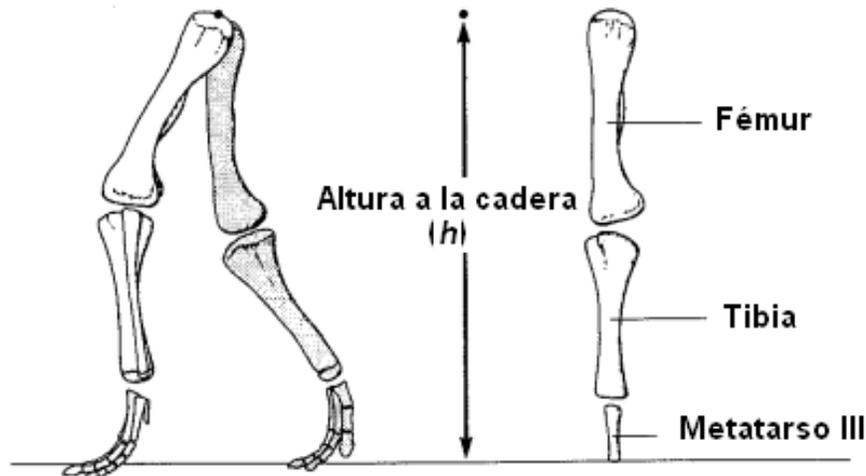


Figura 19. Comparación entre la medida h y la longitud total del fémur, tibia y metatarsos en la extremidad posterior de un dinosaurio. Esta altura considera la longitud de la extremidad hasta el acetábulo (modificada de Thulborn, 1990).

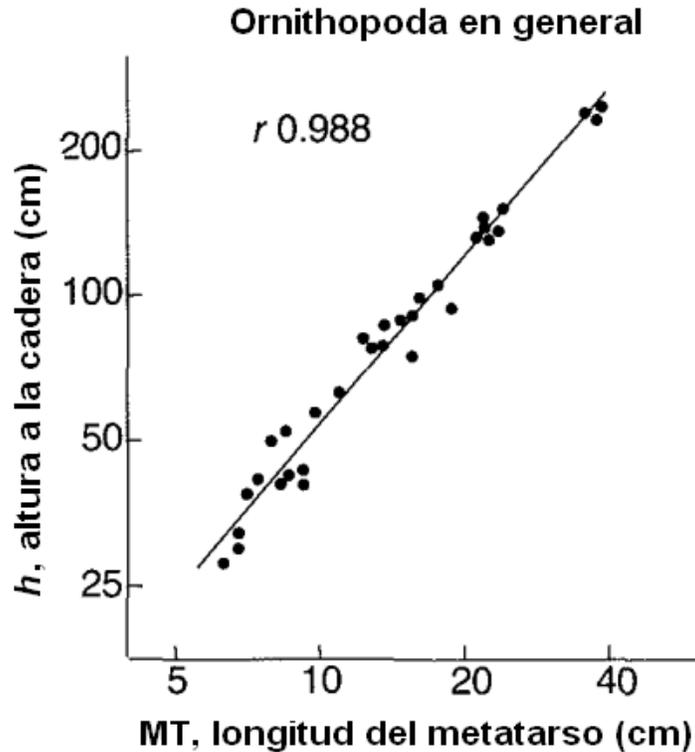


Figura 20. Relación entre la altura acetabular (h) y la longitud de los metatarsos en esqueletos de Ornithopoda. La recta indica la regresión lineal de mínimos cuadrados entre los datos. r representa la correlación entre ambas variables. Al ser cercana a 1, indica que ambas se ajustan bien a la recta (tomada de Thulborn, 1990).

Cuadro 1. Ecuaciones alométricas utilizadas para calcular h (altura acetabular) según Thulborn (1989).

Tipo de icnita.	Longitud.	Ecuación.
Theropoda pequeños.	FL < 25 cm.	$h = 3.06 * (FL^{1.14})$
Theropoda grandes.	FL > 25 cm.	$h = 8.6 * (FL^{0.85})$
Ornithopoda pequeños	FL < 25 cm.	$h = 3.97 * (FL^{1.08})$
Ornithopoda grandes	FL > 25 cm.	$h = 5.06 * (FL^{1.07})$

FL se introduce en cm dentro de las ecuaciones del cuadro 1 y el resultado también se obtiene en cm.

Modo de andar.

A partir de observaciones del desplazamiento de vertebrados actuales realizadas originalmente por Alexander (1976, 1977), en trabajos posteriores, se desarrollaron una serie de proporciones para conocer el modo de andar de los dinosaurios a partir de sus rastros (Thulborn, 1982; Thulborn y Wade, 1984; **Cuadro 2**). Dichas proporciones fueron utilizadas en este trabajo y consistieron en dividir la distancia de SL (medida directamente del rastro) entre el valor h antes calculado. Ambos valores deben estar expresados en las mismas unidades (cm o m). El resultado obtenido (número adimensional) fue comparado con un valor o rango de valores establecidos que indican el modo de desplazamiento (**Cuadro 2**).

Cuadro 2. Proporciones utilizadas para determinar el modo de andar de un dinosaurio según Thulborn (1982) y Thulborn y Wade (1984).

Tipo de icnita.	Valores de comparación.	Modo de andar.
SL/h	< 2	Caminata.
SL/h	÷ 2-2.9	Trote.
SL/h	> 2.9	Carrera.

Velocidad.

Se utilizó la ecuación propuesta por Alexander (1976) para obtener la velocidad a partir del rastro de un dinosaurio:

$$V = (0.25 * g^{0.5}) * (SL^{1.67}) * (h^{-1.17})$$

Donde **g** es la gravedad con un valor de 9.8 m/s². **SL** se midió directamente del rastro (expresada en m) y **h** (expresado en m) se calculó con las ecuaciones alométricas antes mencionadas. El resultado se expresa en m/s, pero puede transformarse en km/h.

Existen varias ecuaciones para determinar la velocidad de un dinosaurio, dependiendo de su modo de andar. Thulborn (1990) mencionó que la ecuación anterior es adecuada para rastros con patrón de caminata (SL/h < 2). Debido a que no se encontraron rastros con otros modos de andar distintos (trote o carrera), se utilizó únicamente esta ecuación.

Identificación taxonómica.

Las identificaciones de los grupos taxonómicos a los que pertenecen los morfotipos de la icnitas se lograron con base en sus características morfológicas, medidas obtenidas y posteriores comparaciones bibliográficas en la literatura especializada. Principalmente, se utilizaron las características mencionadas por Thulborn (1990) para los distintos tipos de dinosauricnitas existentes.

Carrano y Wilson (2001) mencionaron que los datos distribucionales se utilizan comúnmente para identificar los organismos que produjeron icnitas fósiles. Dichos datos incluyen la edad geológica, la procedencia geográfica y la composición faunística local (Carrano y Wilson, 2001). Con base en lo anterior, otro aspecto que apoyó las identificaciones fueron las coincidencias encontradas al comparar los grupos taxonómicos reportados dentro del Grupo Cabullona y las Formaciones Cerro del Pueblo (Coahuila), Fort Crittenden (Arizona) y Ringbone (Nuevo México) a base de elementos osteológicos, dientes e icnitas. Por ello, con el fin de comparar la diversidad presente, las identificaciones se realizaron a nivel de familia y no se identificaron icnogéneros, icnoespecies ni especies biológicas.

Para diferenciar entre rastros con icnitas similares de Theropoda y Ornithopoda con mayor certeza, se utilizó adicionalmente el método propuesto por Moratalla *et al.* (1988; **Fig. 21; Cuadro 3**). Dicho método consiste en realizar varias medidas morfométricas lineales en distintos puntos de cada icnita para posteriormente, obtener divisiones sucesivas entre ellos. Solo se consideran medidas que indiquen largos y anchos, excluyendo los α . Dichos parámetros incluyen: L (largo total de la icnita), W (ancho total de la icnita), Ln (largo total digital), WBn (ancho basal digital), WMn (ancho en la parte media del dígito), BLn (largo del dígito desde su base hasta la punta), K (distancia del talón al *hypex* entre los dígitos II y III) y M (Distancia del talón al *hypex* entre los dígitos III y IV); donde n indica en todos los casos en el número del dígito al que se refiere.

Los resultados se comparan con valores determinados que indican la probabilidad porcentual de pertenencia a Theropoda u Ornithopoda. Este método ha permitido a otros autores obtener una discriminación práctica entre estas icnitas, sumada a sus características morfológicas (Mateus y Milàn, 2008; Romilio y Salisbury, 2011). Aunque algunos parámetros coinciden con los considerados por Thulborn (1990), en esta metodología se manejarán con las abreviaturas originales de Moratalla *et al.* (1988)

Adicionalmente, se utilizaron algunos métodos o ecuaciones complementarias en la identificación taxonómica de algunas icnitas aisladas (Tyrannosauridae, Deinonychosauria), así como en la determinación del significado del patrón anómalo mostrado en un rastro (Ornithomimidae). Dichos métodos se describirán conforme se utilicen a lo largo de este trabajo en las secciones correspondientes.

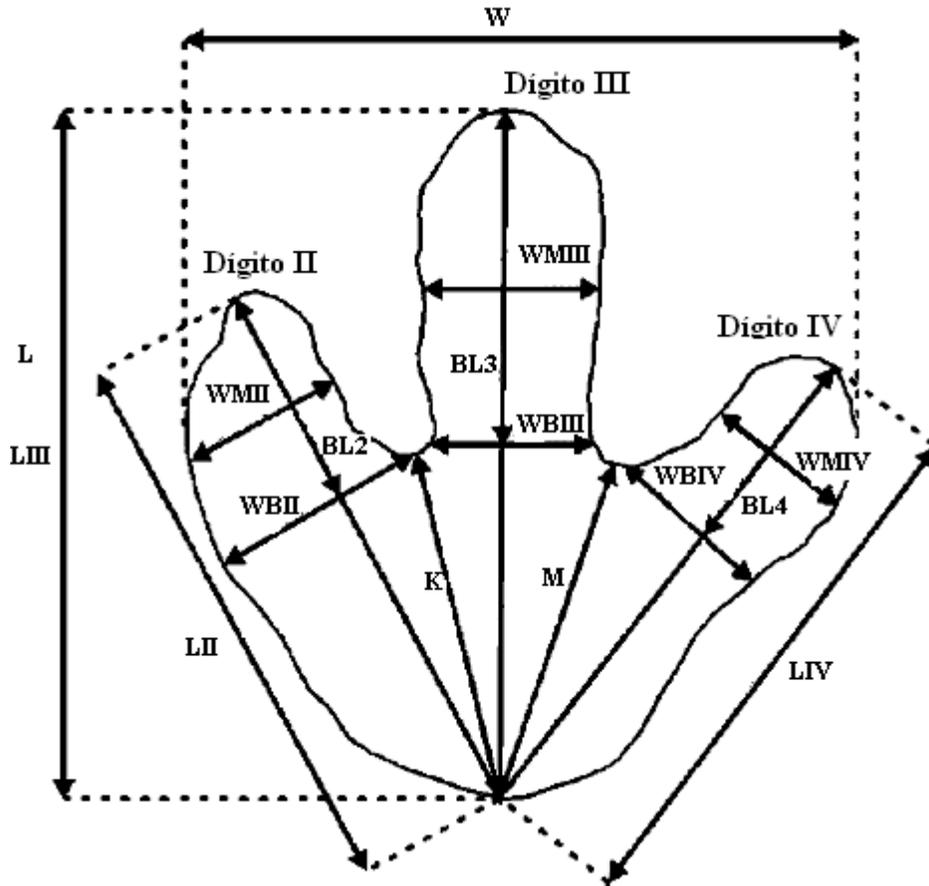


Figura 21. Medidas utilizadas por Moratalla *et al.* (1988) para diferenciar entre icnitas de Theropoda y Ornithopoda (modificada de Mateus y Milàn, 2008).

Cuadro 3. Relaciones utilizadas en la metodología de Moratalla *et al.* (1988) para diferenciar entre rastros de Theropoda y Ornithopoda con base en las medidas mostradas en la Figura 21 (modificada de Mateus y Milàn, 2008).

Relaciones	Valores comparativos y probabilidades.
L / W	80.0% Theropoda >1.25> Ornithopoda 88.2%
L / K	70.5% Theropoda >2.00> Ornithopoda 88.0%
L / M	65.0% Theropoda >2.00> Ornithopoda 90.7%
BL2 / WMII	76.1% Theropoda >2.00> Ornithopoda 97.4%
BL3 / WMIII	72.7% Theropoda >2.20> Ornithopoda 97.7%
BL4 / WMIV	76.1% Theropoda >2.00> Ornithopoda 97.6%
LII / WBII	84.6% Theropoda >3.75> Ornithopoda 90.2%
LIII / WBIII	70.6% Theropoda >4.00> Ornithopoda 91.5%
LIV / WBIV	73.7% Theropoda >3.75> Ornithopoda 93.4%

RESULTADOS.

La dinosauricnofauna identificada consta de cuatro grupos taxonómicos dentro de Theropoda (así como uno indeterminado), uno de Ornithopoda y uno de Sauropodomorpha (**Cuadro 4**). A continuación, se describirán y mencionarán los grupos taxonómicos a los que pertenecieron los dinosaurios que generaron las icnitas y los argumentos que llevaron a cada identificación.

Cuadro 4. Resumen de los materiales estudiados y las identificaciones realizadas en este trabajo.

Clave de referencia	Tipo y número de icnitas	Asignación taxonómica
I1	Podial Izq aislada	Theropoda indet.
I2	Podial aislada	Theropoda Indet.
R1	Rastro de 5 icnitas podiales	Ornithomimidae
I3	Podial aislada	Tyrannosauridae
I4	Podial Izq aislada	Troodontidae
I5	Podial Der aislada	Dromaeosauridae
I6	Podial Izq aislada	Dromaeosauridae
I7	Podial aislada	Titanosauria
R2	Rastro de 8 icnitas podiales	Hadrosauridae
R3	Rastro de 14 icnitas podiales y manuales	Hadrosauridae
I8	Podial aislada	Hadrosauridae

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Theropoda Marsh, 1881.

Theropoda indet.

Características generales del morfotipo: Icnitas tridáctilas, con simetría mesaxónica, dígitos largos y robustos con puntas redondeadas. Talón redondeado o más estrecho. *Hypex* en forma de “V”. Configuración romboidal a elíptica.

Las icnitas de este morfotipo coinciden con las características antes mencionadas. Las diferencias o variaciones presentes, así como descripciones detalladas, se abordarán a continuación.

- **Materiales referidos:** Calca plástica con dos icnitas determinadas como **I1** (Fig. 22 A y B) e **I2**, respectivamente (Fig. 22 C y D).
- **Procedencia:** Sitio Carro Quebrado.

Las icnitas originales están aisladas en una misma laja sin mostrar disposición en rastro o un patrón de desplazamiento definido (Fig. 23). Están estratigráficamente indefinidas dentro de la cantera principal. Sus direcciones respecto al norte actual son desconocidas.

Descripciones:

- **La icnita I1 (Fig. 22 A y B)** muestra relieves poco prominentes que podrían indicar cojinetes. Presenta una concavidad posterior al dígito II que indicaría la parte de la icnita que estuvo dirigida hacia medial. Posiblemente, se trate de una icnita Izq (considerando que el relieve es contrario a la expresión podial original al ser una réplica natural). Su configuración se observa elíptica.

FL es de 17 cm y FW, de 12.4 cm (**Cuadro 5**). Se considera la icnita de un Theropoda pequeño. α_{total} es de 55° (**Cuadro 6**). DL está en el intervalo de 5.5-11.2 cm; mientras que DW, entre 3.3-4.1 cm (**Cuadro 7**).

Cuadro 5. FL y FW de la icnita I7.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
I7 Izq	17	12.4

Cuadro 6. α de la icnita I7.

α ($^{\circ}$)		
D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
30	25	55

Cuadro 7. DL y DW digitales de la icnita I7.

Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
5.7	3.3	11.2	4.1	5.5	3.3

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor h es 77.36 cm.

- **La icnita I2 (Fig 22 C y D)** tiene rasgos morfológicos que la distinguen de I1 (Fig 22 A y B). Además de que el talón es más estrecho y tiene configuración romboidal, el dígito III muestra nódulos y una curvatura sinuosa.

Presenta un nódulo anómalo que afecta notablemente la simetría de la icnita posteriormente al dígito II. Otro posible nódulo también se observa en el *hypex* entre el dígito III y IV. Ello provoca que el *hypex* del dígito III y IV no esté al mismo nivel.

FL es de 18.2 cm y FW, de 14.8 cm (**Cuadro 8**). Se considera la icnita de un Theropoda pequeño. α_{total} es de 54 $^{\circ}$ (**Cuadro 9**). DL está en el intervalo de 3.6-8.5 cm; mientras DW, entre 3.2-4.7 cm (**Cuadro 10**).

Cuadro 8. FL y Fw de la icnita I8.
 Todas las medidas están expresadas en centímetros.

icnita	FL (cm)	FW (cm)
I8	18,2	14,8

Cuadro 9. α de la icnita I8.

α (°)		
D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
30	24	54

Cuadro 10. DL y DW digitales de la icnita I8.

Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
4.7	3.2	8.5	4.7	3.6	3.6

Tipo de preservación.

Las icnitas I1 e I2 son réplicas naturales debido a su relieve negativo (Lockley, 1993).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor de h es 83.6 cm.

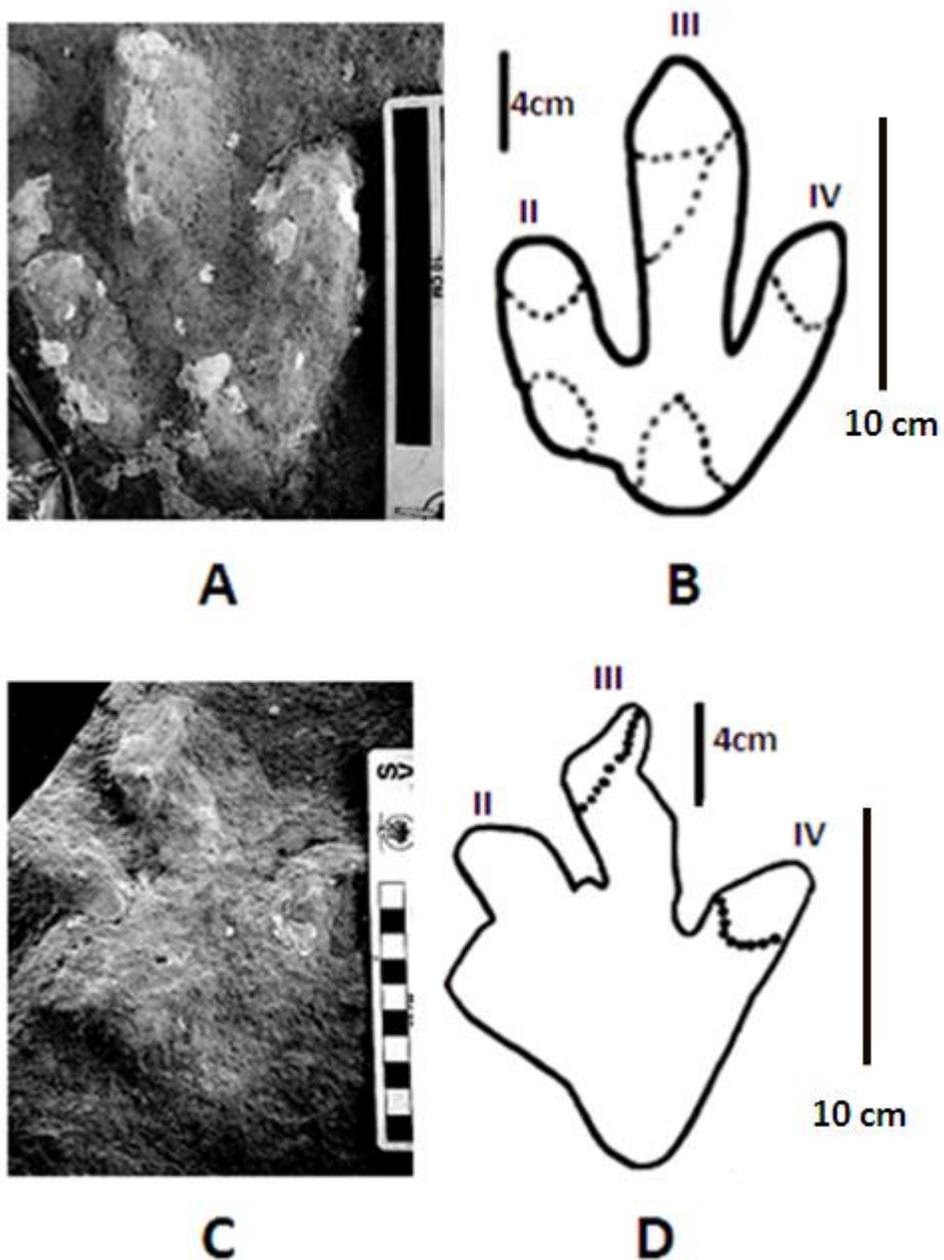


Figura 22. Icnita I1: A) Fotografía de la icnita (escala: 10 cm). B) Diagrama interpretativo de su morfología. Icnita I2: C) Fotografía de la icnita (escala 10 cm). D) Diagrama interpretativo de su morfología. Los dígitos en I2 fueron numerados arbitrariamente. En D) se observa el nódulo lateral junto al dígito II y el dígito III deformado.

Discusión particular.

Se discutirán las posibles causas de la morfología inusual presente en la icnita I2. También se abordará la implicación ontogenética y la asignación taxonómica indeterminada.

Morfología inusual.

A pesar de que I1 e I2 se consideran dentro de un mismo morfotipo, I2 (**Fig. 22 C y D**) se observa notablemente deformada respecto a I1 (**Fig. 22 A y B**). Las posibles explicaciones respecto a esta diferencia morfológica inusual y contrastante entre ambas icnitas son:

1. **Tafonomía.** El que la morfología observada en I2 se deba a su preservación no parece completamente factible. I1 e I2 están próximas en una misma laja y solo I2 está deformada. No se observan rasgos o estructuras en la roca que permitan pensar en efecto tafonómico. Si bien es visible el relleno de algunas grietas (**Fig 23**), no se observan rizaduras u otra evidencia tafonómica que afectara la morfología de las icnitas (**Fig. 23**).
2. **Sobreposición de dos icnitas.** La observación cuidadosa de I2 permite reconocer la semejanza entre el nódulo posterior al dígito II y el talón de la misma (**Fig. 22 D**). De acuerdo con Lockley (1993), varios casos de icnitas descritas originalmente como dinosaurios polidáctilos, realmente se trataban de sobreposiciones entre icnitas.

Posiblemente, la icnita principal y la de un individuo de menor tamaño quedaron sobrepuestas con base en la aparente continuidad entre el nódulo posterior al dígito II y el *hypex* entre los dígitos II y III (que indicaría el dígito lateral de la icnita más pequeña; **Fig. 24 A**). Lo anterior no es muy evidente en el relieve de la misma y podría deberse a que la sobreposición de la icnita mayor causara la pérdida de profundidad de la menor al quedar registrada sobre ella en el sedimento (**Fig. 24 B**). Aunque esta explicación es posible, no explica la deformidad observada en el dígito III de I8 (**Fig. 24 B**).

3. **Patología.** Algunas enfermedades que afectan las patas de las aves actuales causan lesiones con morfologías similares a la de la icnita I2:
 - La **gota articular** se produce por el aumento de ácido úrico en la sangre y su posterior precipitación en forma de cristales de urato en el organismo (Torio-Álvarez, 2003). Afecta articulaciones falangianas, metatarsianas y cubitales de aves adultas; provocando inflamaciones (Torio-Álvarez, 2003). Las articulaciones se agrandan y las patas se ven deformes (Calnek *et al.*, 2000; **Fig. 25 A**). Se presenta en aves, primates y reptiles (Torio-Álvarez, 2003).

- La **viruela aviar** es una enfermedad viral que afecta aves domésticas y silvestres (Calnek *et al.*, 2000) Se caracteriza por la proliferación de lesiones cutáneas nodulares en áreas sin plumas del cuerpo (Calnek *et al.*, 2000; **Fig. 25 B**).
- La **estafilococosis** es una infección bacteriana a la que son susceptibles todas las aves (Friend y Franson, 1999). Uno de los lugares afectados más frecuentes son las articulaciones, provocando inflamación (Calnek *et a.*, 2000; **Fig. 25 C**).

Posiblemente, el nódulo posterior al dígito II en la icnita I2 fue el resultado de una lesión provocada por alguna enfermedad similar a las mencionadas.

Thulborn (1990) mencionó que son poco comunes los dígitos de dinosaurio con curvaturas. Además de las deformidades causadas por enfermedades como la gota articular (Calnek *et al.*, 2000; **Fig. 25 A**), la morfología sinuosa del dígito III de la icnita I2 (**Fig. 24 B**) podría ser el resultado de defectos congénitos.

Las **osteodisplasias posturales** corresponden a un grupo de malformaciones locales resultantes de trastornos en el desarrollo embrionario del hueso (Shunemann-de Aluja *et al.*, 2011). Posiblemente, la posición anormal en las falanges, conocida como **artrogriposis**, explicaría la morfología anómala en I2 (Shunemann-de Aluja *et al.*, 2011). Consiste en la flexión o contractura permanente de una o varias articulaciones que deforma los miembros (Shunemann-de Aluja *et al.*, 2011). Un caso similar ha sido observado en los dígitos de un ave de corral (*Gallus gallus*) del Estado de Coahuila, (Ramírez-Velasco, com. pers., 2013).

4. **Combinación de causas (explicaciones 2 y 3)**. Posiblemente, la sobreposición de las icnitas de dos individuos de diferentes tamaños generó el nódulo posterior al dígito II mientras el individuo mayor estaba afectado patológicamente (explicando la morfología anómala del dígito III; **Fig. 24 B**).

En ausencia de un rastro, no es posible verificar la causa que provocó la morfología inusual en la icnita I2. Las explicaciones descritas son posibles utilizando el actualismo biológico (específicamente: dos, tres y cuatro).

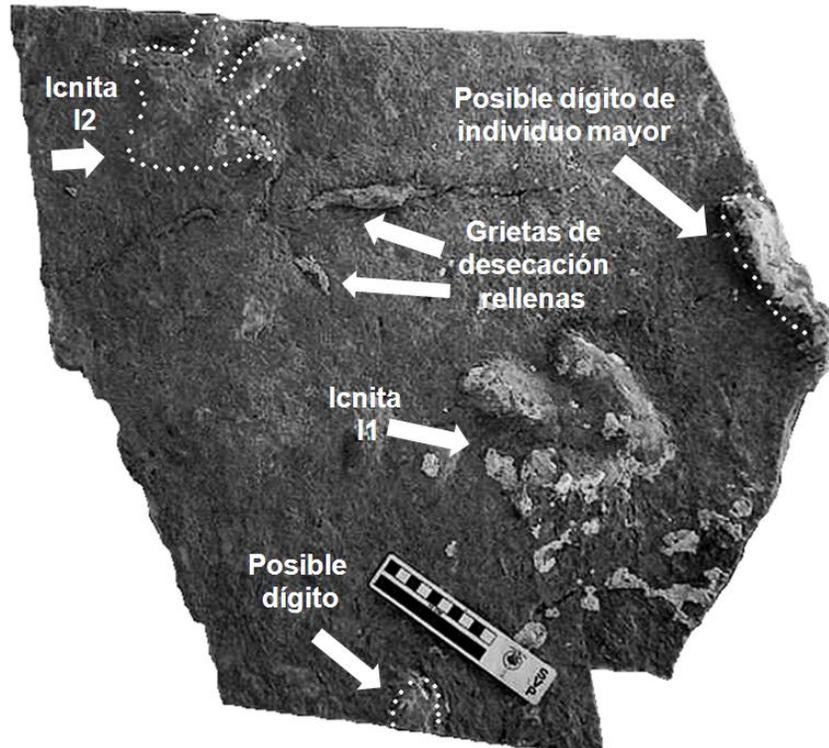


Figura 23. Laja que contiene las icnitas I1 e I2. Además de grietas de desecación rellenas, la laja incluye posibles dígitos fragmentados (escala: 10 cm).

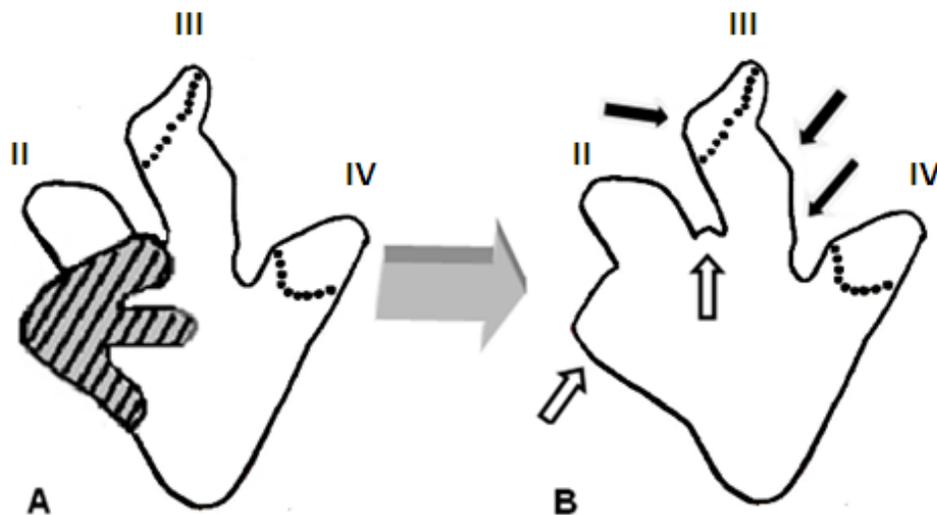


Figura 24. Interpretación de sobreposición de icnitas como explicación para la morfología inusual en I2. A) Reconstrucción indicando la icnita de menor tamaño (sombreada con barras negras). B) Morfología resultante por la sobreposición con los nódulos que indicarían la icnita más pequeña (flechas blancas). Las flechas negras en B) señalan los nódulos en el dígito III con morfología sinuosa que no explica la sobreposición (posible origen patológico).

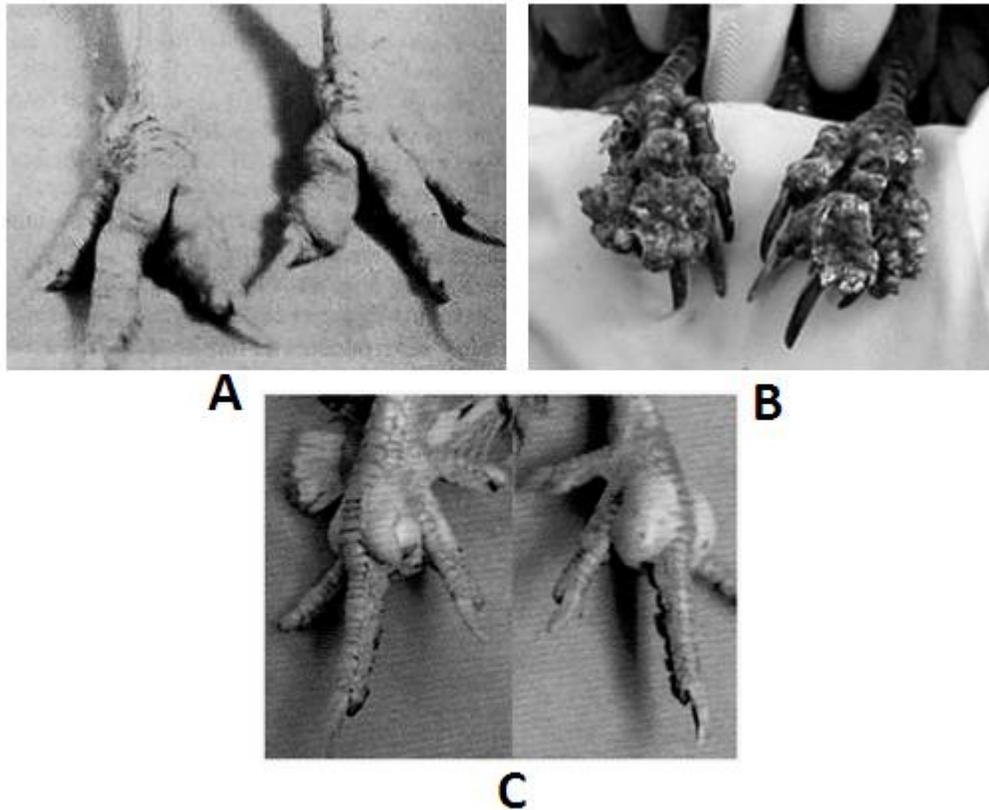


Figura 25. Lesiones en las patas de aves actuales. A) Deformación en dígito de ave provocadas por gota articular (tomada de Calnek *et al.*, 2000). B) Lesiones cutáneas provocadas por viruela aviar (modificada de Michigan Department of Natural Resources: http://www.michigan.gov/dnr/0,4570,7-153-10370_12150_12220-26362--_00.html). C) Inflamación interdigital por infección similar a la provocada por estafilococosis (modificada de Woernle, 1996).

Implicación ontogenética y asignación taxonómica indeterminada.

El pequeño tamaño de las icnitas I1 e I2 podría deberse tanto a que fueron producidas por individuos de especies de talla pequeña o juveniles. Lockley (1994) mencionó que las icnitas de dinosaurios juveniles pequeños son raras en el registro icnológico. Por otro lado, las icnitas pequeñas no necesariamente son indicativas de especies pequeñas (Carrano y Wilson, 2001). En el caso de las icnitas I1 e I2, es complicado determinar la condición de sus autores respecto a su tamaño o edad.

La laja que contiene a I1 e I2 cuenta con algunos posibles dígito incompletos de otras icnitas en sus bordes (**Fig. 23**). Uno de ellos está localizado junto a I1 (**Fig. 23**). Aunque se observa como una impresión incompleta, su tamaño relativo podría ser un poco mayor al de los dígito de las icnitas I1 e I2. Su cercanía con I1 podría indicar que ambas pertenecieron a un mismo individuo. Aunque al

determinarse que I1 podría tratarse de una impresión Izq y al estar este dígito del lado contrario en la laja, lo anterior no parece factible. El que I1 e I2 muestren direcciones distintas y esté presente al menos parcialmente la evidencia de otras icnitas, podría sugerir que este sitio fue transitado por varios individuos (uno de ellos, posiblemente de mayor tamaño).

Se han reportado patrones contrastantes en sitios con acumulaciones de icnitas de Theropoda que indicarían convivencia o separación entre individuos de distintas edades. La asociación vista entre icnitas de Theropoda adultos y juveniles del Jurásico Medio de Escocia (Formación Kilmaluag); indicaría cuidado parental post-empollamiento dadas las similitudes en las direcciones de los rastros individuales presentes (Clark *et al.*, 2005). Por otra parte, Roach y Brinkman (2007) propusieron separación de clases y repartición de recursos en Theropoda. Lo anterior con base en observaciones de las direcciones diferenciales de rastros que posiblemente representan individuos de la misma especie y diferentes edades de la Formación Portland del Jurásico Temprano (Roach y Brinkman, 2007).

Aun con esta posible presencia de individuos de distintos tamaños y edades, la laja que contiene las icnitas I1 e I2 no es muy grande y no hay suficientes elementos para hacer inferencias respecto a estructuras de edades en la zona de estudio.

La explicación de la morfología en la icnita I2 tiene implicaciones en la determinación ontogenética de los dinosaurios que generaron las icnitas de este morfotipo. Considerando la explicación tres, algunas patologías (como la gota articular) afectan principalmente a los individuos en etapa adulta (Torio-Álvarez, 2003). Por otra parte, la sobreposición (explicación dos) implica la presencia de un individuo de menor tamaño al de los que generaron las icnitas I1 e I2. Debido a la imposibilidad de conocer el factor o factores correctos que originaron la morfología inusual de la icnita I2 (**Fig. 24**), la designación ontogenética permanece indeterminada.

Dadas las posibles interpretaciones de edades y tamaños, se optó por no asignar las icnitas de este morfotipo a ningún grupo específico de Theropoda.

Ornithomimidae Marsh, 1890

- **Material referido:** Calca plástica determinada como **R1**.
- **Procedencia:** Unidad litológica en estudio dentro del Área general Ejido Esqueda

El rastro original está estratigráficamente indefinido dentro de la unidad litológica en una laja aislada. Sin referencia de su posición respecto al norte actual (**Fig. 26**).

Descripciones:

- **ICNITAS:** Tridáctilas, con simetría mesaxónica, FL>FW. Los dígitos tienen puntas que terminan en marcas de garras agudas. FL en el intervalo de 20.5-22.2 cm, con un promedio de 21 cm; mientras que FW, en el intervalo de 16-19.7 cm y un promedio de 17.14 cm (**Cuadro 11**); por lo que se consideran huellas de un Theropoda pequeño.

Los α son difíciles de cuantificar debido a las posiciones variables de los dígitos en las diferentes icnitas. Según Thulborn (1990), no hay un solo método para medir este parámetro. Ello implicó que se obtuvieran mediante diferentes mediciones, no necesariamente a partir de un mismo punto para todas las icnitas. El promedio de los α_{totales} es de 77.8° (**Cuadro 12**).

El dígito medio (III) es el más largo y robusto (DL y DW promedios de 10.3 y 5.98 cm). Los dígitos II y IV, además de ser más cortos, se observan con DL y DW variables entre las icnitas a lo largo del rastro: DL y DW promedios de 4.76 y 4.25 cm para el dígito II; mientras que para el dígito IV, 5.4 y 3.8 cm (**Cuadro 13**).

No todos los *hypex* se aprecian claramente en el rastro. En los que son más evidentes, se observa una forma de “V” o “U” cerrada. La conformación general de las icnitas es de romboidal a ligeramente elíptica. El talón va de redondeado a más cerrado, influyendo en la conformación general.

Cuadro 11. FL y FW de la icnitas del rastro R1.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
R1-1 Der	21	16.4
R1-2 Izq	22.2	19.7
R1-3 Der	20.5	16.7
R1-4 Izq	20.5	16.9
R1-5 Der	20.8	16
Promedios	21	17.14

Cuadro 12. α de las icnitas del rastro R1.

Icnita	α (°)		
	D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
R1-1	33	60	93
R1-2	33	42	75
R1-3	40	30	70
R1-4	48	32	80
R1-5	39	32	71
Promedios	38.6	39.2	77.8

Cuadro 13. DL y DW digitales de la icnitas del rastro R1.

Icnita	Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
R1-1	3.4	2.2	10.1	6.2	2.5	2.5
R1-2	6.5	4.3	12.5	7	5.7	5.7
R1-3	5	6	10.6	6.3	4.5	3.5
R1-4	3.7	4.5	9.9	5.2	6.3	-
R1-5	5.2	-	11.4	5.2	8	3
Promedios	4.76	4.25	10.9	5.98	5.4	3.68

- **Rastro:** Rastro con TL de 129.2 cm y TW de 38 cm. Contiene 5 icnitas podiales consecutivas (3 Der, 2 Izq) pertenecientes a un mismo individuo. Las icnitas más completas y mejor preservadas son R1- 2 y 3 en la parte central del rastro (**Fig. 26**).

Existe una alternancia de PL cortos y largos en R1. El promedio de los primeros es de 23.15 cm; mientras que para los segundos, 44.5 cm (**Cuadro 14**). El promedio de SL es de 56.17 cm (**Cuadro 15**). El ANG promedio es de 100.33° (**Cuadro 16**).

Cuadro 14. PL y su promedio dentro del rastro R1.

PL	Distancia (cm)
R1-1 a 2 (largo)	36
R1-2 a 3 (corto)	22.5
R1-3 a 4 (largo)	53
R1-4 a 5 (corto)	23.8
Promedio	33.83
Promedio PL cortos	23.15
Promedio PL largos	44.5

Cuadro 15. SL y su promedio dentro del rastro R1.

SL	Distancia (cm)
R1-1 a 3	43.1
R1-3 a 5	66.9
R1-2 a 4	58.5
Promedios	56.17

Cuadro 16. ANG y sus promedios dentro del rastro R1. El paso indicado es a partir del cual fueron medidos los ángulos.

ANG	(°)
R1-2	93
R1-3	93
R1-4	115
Promedios	100.33

Condiciones y tipo de preservación.

Existen variaciones en algunas características de las icnitas que conforman a R1. Algunas se aprecian parcialmente rellenas; en otras, con material removido (**Fig. 26 B**). Ello se debió a la actividad de remoción de lajas dentro de la cantera al recuperar las icnitas. No obstante, su morfología general es reconocible. Debido a que el contorno de la icnita R1-3 está bien definido, se considera que el rastro R1 está conformado por icnitas verdaderas (Lockley, 1993).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor de h es 116.96 cm.

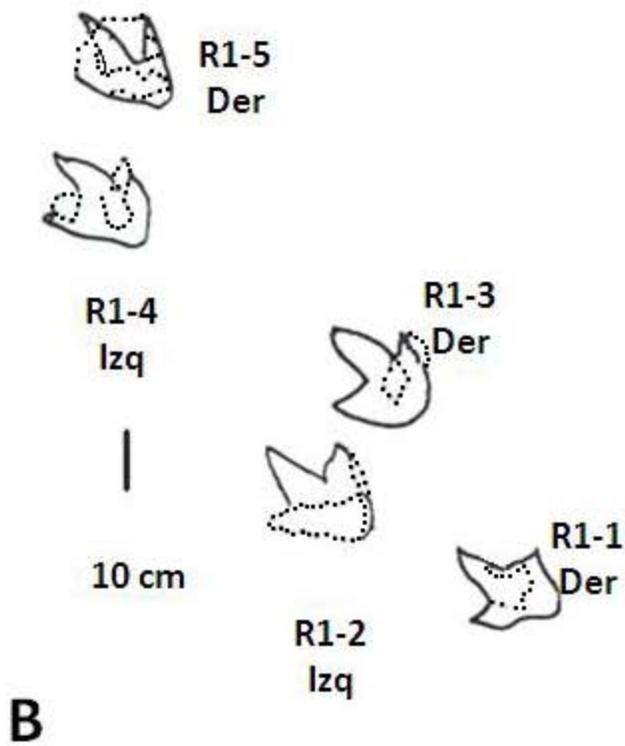
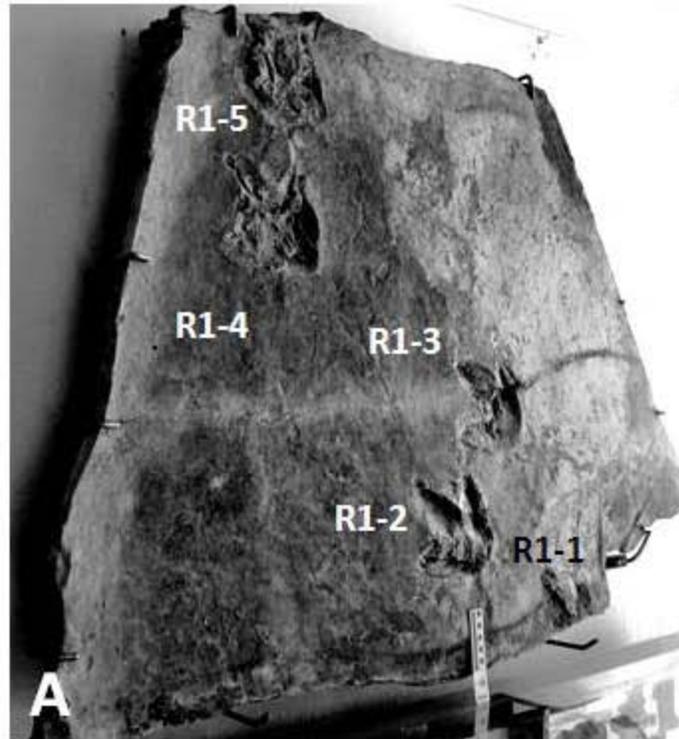


Figura 26. Rastro R1: A) Laja portadora de las icnitas (escala: 10 cm). B) Diagrama interpretativo de la morfología de las icnitas en que se aprecia la alternancia de PL largos (R1-1 a 2 y R1-3 a 4) y cortos (R1-2 a 3 y R1-4 a 5). Las líneas punteadas indican relleno o desgaste en las icnitas.

Discusión particular.

Se discutirá la asignación taxonómica dentro de Ornithomimidae, así como las posibles causas de la disposición inusual presente en el rastro R1.

Asignación taxonómica.

Thulborn (1990) mencionó las siguientes características para las icnitas de Ornithomimidae, tomando en cuenta la descripción del icnogénero *Ornithomimipus*:

1. El dígito medio es el más largo.
2. α_{total} de alrededor de 78° .
3. Dígito IV escasamente más divergente que el dígito II, con α de alrededor de 35° (D_{II-III}) y 44° (D_{III-IV}).
4. DW del dígito III es escasamente más grande que los demás; los cuales tienen DL aproximadamente iguales.
5. Los tres dígitos muestran marcas de una garra redondeada.
6. La impresión del dígito II está separada de los dígitos III y IV.
7. Las impresiones de los dígitos III y IV se unen en un solo abultamiento en el margen posterior de la icnita, directamente en la línea con el eje del dígito III.
8. FL ligeramente más grande que FW.

Las icnitas en R1 muestran algunas semejanzas y diferencias con las características mencionadas por Thulborn (1990). Coinciden principalmente en las proporciones y longitudes comparativas de los dígitos mencionadas en las características uno y cuatro, aunque DL en los dígitos II y III no son muy similares (**Cuadro 13**) y en tener FL más grande que FW según la característica ocho (**Cuadros 11 y 13**).

Las icnitas del rastro R1 difieren en la forma de las garras; las cuales son más puntiagudas al contrario de lo que indica la característica cinco (**Fig. 26 B**). Los α mencionados en las características dos y tres son distintos a los vistos en las icnitas de R1 (**Cuadro 12**). No obstante, estas diferencias pueden deberse a la antes mencionada dificultad para realizar estas mediciones. Una característica contrastante en R1 es la continuidad presente en las impresiones de los dígitos y el talón, contrario a la antes mencionada unión de los dedos III y IV (características seis y siete).

Las icnitas atribuidas a Ornithomimidae enfrentan una problemática respecto a su escasa representación y reconocimiento. Para el Cretácico Superior de Canadá, Sternberg (1926) describió la icnoespecie *Ornithomimipus angustus* (**Fig. 27 A**).

Posteriormente, Sternberg (1932) describió a *Irenichnites gracilis* para el Cretácico Inferior de Canadá (**Fig. 27 B**). Actualmente, *Irenichnites gracilis* es considerado como sinónimo del icnogénero *Ornithomimipus* (*O. gracilis*) según Thulborn (1990). Lockley *et al.* (2004a) reportaron icnitas similares a *Ornithomimipus* de la Formación Lance, Wyoming del Cretácico Superior (**Fig. 27 C**).

Gangloff *et al.* (2004) reportaron icnitas pertenecientes a *Ornithomimipus* sp. en el Territorio Yukon del Cretácico Tardío (**Fig. 27 D**). También identificaron al icnogénero *Colimbosauripus*, el cual posiblemente fue producido por algún Coelurosauria, Ornithomimidae u otro Theropoda de talla media (Gangloff *et al.*, 2004; **Fig. 27 E**).

El icnogénero *Ornithomimipus* fue considerado originalmente como el único tipo de dinosauricnita producida por Ornithomimidae (Thulborn, 1990); mientras que Lockley (1993) mencionó su semejanza con el icnogénero *Grallator*. Posteriormente, fue reconocida la posibilidad de que otros icnogéneros puedan estar relacionados con Ornithomimidae (Gangloff *et al.*, 2004).

En algunos casos reportados como similares a *Ornithomimipus*, como las mencionadas icnitas de la Formación Lance, Wyoming (Lockley *et al.*, 2004a), se observan diferencias respecto a la continuidad de los dígitos y el talón dentro de la icnita. Estas presentan las impresiones de los dígitos y del talón completamente separadas entre sí (obs. pers.). Una condición similar se observa en una icnita no descrita de México, procedente del sitio Las Águilas, dentro de la Formación Cerro del Pueblo, del Cretácico Tardío de Coahuila (obs. pers.). Dicha icnita fue atribuida a Ornithomimidae por Rodríguez –de la Rosa *et al.* (2004; **Fig. 27 F**).

Gangloff *et al.* (2004) mencionaron que diferencias como la antes mencionada continuidad entre los dígitos y el talón en *Ornithomimipus* y *Colimbosauripus*, para el caso de las icnitas estudiadas en el Territorio Yukon, pudieron deberse a condiciones del sedimento en que fueron generadas. La separación digital característica podría no ser completamente diagnóstica y estar sujeta también al efecto de las características del sedimento y/o del andar del dinosaurio que las generó (obs. pers.).

Thulborn (1990) mencionó e ilustró otros ejemplos posiblemente producidos por Ornithomimidae del Cretácico Superior de Argelia e Israel (**Fig. 27 G**); del Cretácico medio de Israel y del Cretácico Temprano de Colorado. A pesar que las icnitas que ilustró muestran contornos contínuos, Thulborn (1990) también reconoció la incertidumbre existente respecto a las asignaciones de Ornithomimidae para esos casos.

Otra icnoespecie del icnogénero *Ornithomimipus* (*O. jaillardi*) fue descrita en el Grupo Vilquechico del Cretácico Tardío de Perú (**Fig. 27 H**). En la descripción de estas icnitas, realizada por Jaillard *et al.* (1993), no se utilizó la característica de separación digital y las ilustraciones muestran un contorno continuo con membranas interdigitales. Las icnitas del Grupo Vilquechico son muy distintas al icnogénero *Ornithomimipus*, aun cuando Jaillard *et al.* (1993) mencionaron la diagnosis de este icnogénero para definir a *O. jaillardi*. Jaillard *et al.* (1993) también mencionaron que la preservación de las icnitas de *O. jaillardi* es muy buena dado que el sustrato original era un suelo plástico en proceso de estabilización.

Según la distribución de Ornithomimidae en el Cretácico Tardío de Asia y Norteamérica conocida a partir de restos osteológicos (Makovicky *et al.*, 2004), es posible que las icnitas de *O. jaillardi* no hayan sido producidas por un individuo de este grupo de Theropoda. No obstante, el que la descripción original del icnogénero *Ornithomimipus* sea utilizada, sin presentar la separación digital característica para el mismo, hace dudar de su validez como característica diagnóstica.

La presencia de restos óseos de Ornithomimidae no ha sido previamente reportada en el Grupo Cabullona. Ramírez-Velasco (2013) mencionó vértebras caudales que podrían pertenecer a Ornithomimidae. Recientemente, se colectó una falange de Theropoda en un área cercana a la zona de estudio dentro del Municipio de Fronteras, Sonora. Esta falange también podría pertenecer a un Ornithomimidae (Ramírez-Velasco 2011, com. pers.). Se conoce la presencia de Ornithomimidae en la Formación Cerro del Pueblo (Campaniano Tardío), Coahuila, mediante evidencia osteológica (Aguillón-Martínez, 2010) e icnológica (Rodríguez –de la Rosa *et al.*, 2004). Esta comparación entre faunas apoya la presencia de Ornithomimidae en el Grupo Cabullona por ser unidades contemporáneas y correlacionables.

Con base en todos los argumentos y comparaciones anteriores, así como las similitudes con las características mencionadas por Thulborn (1990), las icnitas en R1 se consideran como pertenecientes a Ornithomimidae.

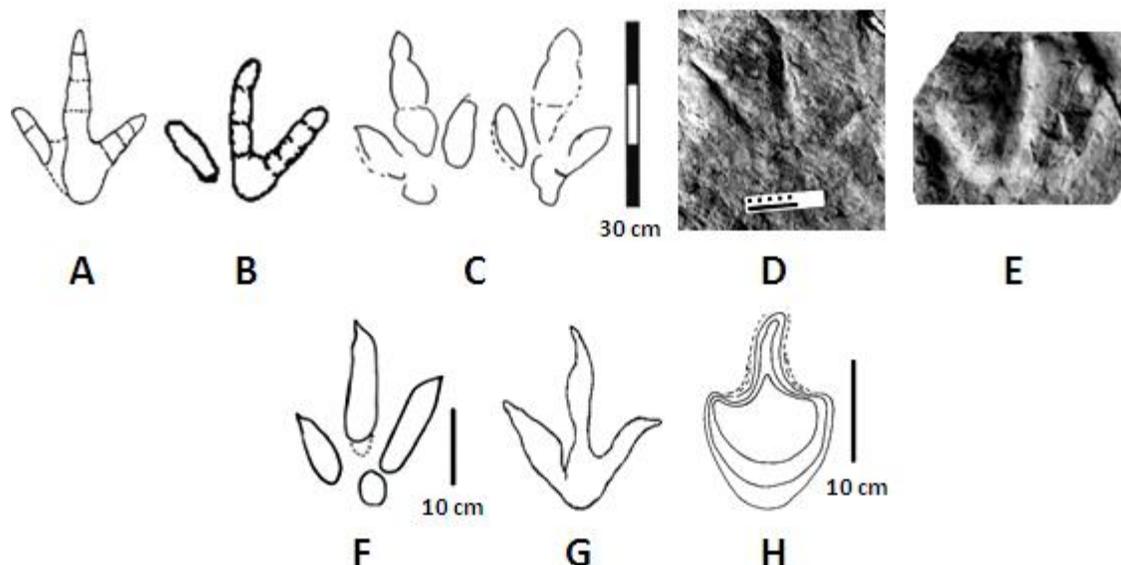


Figura 27. Morfotipos de icnitas asignados a Ornithomimidae (A-F); así como otros inciertos (G-H). A) *Ornithomimipus angustus* de Canadá (tomada de Thulborn, 1990). B) *Ornithomimipus (Irenichnites) gracilis* de Canadá (tomada de Thulborn, 1990). C) Icnicas similares a *Ornithomimipus* de la Formación Lance (tomada de Lockley *et al.*, 2004). D) *Ornithomimipus* sp. del Territorio Yukon (escala: 10 cm; tomada de Gangloff *et al.*, 2004). E) *Colimbosauripus* del Territorio Yukon (tomada de Gangloff *et al.*, 2004). F) Icnita atribuida a Ornithomimidae de la Formación Cerro del Pueblo (dibujada a partir de una réplica de la icnita original). G) Posible icnita de Ornithomimidae de Israel (tomada de Thulborn, 1990). H) *Ornithomimipus jaillardi* del Grupo Vilquechico (tomada de Jaillard *et al.*, 1993). A, B, E y G no están a escala.

Disposición anómala de las icnitas en el rastro.

Se observa un patrón inusual en el rastro R1 (**Fig. 28 A**) debido a que la alternancia de PL largos y cortos es anómala para el desplazamiento general observado en dinosaurios (**Fig. 28 B**). No se obtuvo un cálculo del modo de desplazamiento ni de velocidad, como en los otros rastros incluidos en este estudio, por esta disposición anómala de las icnitas. Thulborn (1989) ilustró un patrón similar al del rastro R1, indicando que se trataba de un “salto desfasado” (**Fig. 28 C**).

A pesar de su ilustración, Thulborn (1989) reconoció que la idea de desplazamiento saltatorio no estaba fundamentada por falta de descubrimientos de rastros adecuados hasta ese momento. Existen casos de icnitas reportadas originalmente como dinosaurios con patrón saltatorio de desplazamiento. Sin

embargo, mediante reinterpretaciones posteriores, dichas conclusiones fueron refutadas o puestas en duda.

El primer rastro interpretado con un patrón similar al que dejan los canguros saltando fue generado por un Theropoda pequeño, similar a *Megapnosaurus*, del Jurásico Inferior de Rhodesia, actual Zimbabue (Thulborn, 1990, Rainforth y Lockley, 1996; Lockley, 1999). Esta interpretación ha causado escepticismo debido a que dichas icnitas están aisladas (Lockley y Meyer, 2000; **Fig. 29 B**). Es posible que sean las icnitas de dos dinosaurios juntos, ya que no fue ilustrado un rastro completo con este patrón (Rainforth y Lockley, 1996; Lockley, 1999); o bien, un individuo que permanecía parado o en cuclillas (Thulborn, 1990).

Posteriormente, fue reportado un rastro del Jurásico Tardío de Cerín (cerca de Lyons, Francia) con un ancho de hasta 3 m, con icnitas tridáctilas pareadas (Lockley, 1993, 1999; Lockley y Meyer, 2000). Fue nombrado *Saltasauropus latus* e interpretado como un Theropoda saltando sobre una plataforma marina en que el nivel del mar variaba periódicamente (Lockley, 1993). La interpretación de este rastro generó dudas debido a que el ancho era demasiado amplio el esperado en un Theropoda y el ambiente marino contrastaba con la presencia de un animal terrestre (Lockley, 1993). Con base en comparaciones con las posturas vistas en rastros de mamíferos y aves saltatorios actuales, junto con la evidencia paleoambiental en que se preservaron las icnitas, Thulborn (1989) atribuyó este rastro a una tortuga marina que periódicamente tocaba el fondo mientras nadaba.

Leonardi (1994) reportó posibles icnitas de dinosaurio con un patrón saltatorio, junto con otras atribuidas a mamíferos, procedentes de la Formación Botucatu del Jurásico Inferior de Brasil. Posteriormente, Rainforth y Lockley (1996) consideraron que estas icnitas de 2 cm de longitud son similares a icnitas de mamífero o de reptiles mamiferoides (**Fig. 29 C**). Si bien Rainforth y Lockley (1996) no excluyeron completamente que se traten de dinosauricnitas, o reptiles mamiferoides, propusieron que dada la falta de evidencia disponible de dinosaurios saltatorios, una hipótesis alterna debe considerarse.

La evidencia icnológica convincente de dinosaurios saltatorios es escasa y posiblemente inexistente (Thulborn, 1989; Lockley y Meyer, 2000). A pesar de la similitud del rastro R1 (**Fig. 28 A**) con el modelo ilustrado por Thulborn (1989; **Fig. 29 A**), se ha propuesto la alternancia de PL cortos y largos como indicador de un desplazamiento de cojeo (Lockley, 1995, 1999).

Lockley *et al.* (1994a) mencionaron al menos 9 casos de dinosauricnitas con un patrón de cojeo del Jurásico y Cretácico de varias partes del Mundo: 5 de

Theropoda (de los cuales solo ilustraron 4; **Fig. 30**), 2 de Sauropoda (de los cuales solo ilustraron 1; **Fig. 31**) y 2 de Ornithopoda (**Fig. 32**). Para todos los casos mencionados por Lockley *et al.* (1994a), la relación de los promedios de los PL cortos entre los largos es menor a 1/1, el valor esperado para un andar normal.

El promedio de las relaciones vistas en los casos mencionados por Lockley *et al.* (1994a) es de 81.7 %. Este valor difiere del obtenido en R1 (52 %). Un valor más cercano al obtenido en R1 fue reportado también por Lockley *et al.* (1994a) en un rastro humano que sufrió una lesión en el pie (68 %; **Fig. 33 B**). Posiblemente, el valor obtenido se debió a que el rastro fue producido inmediatamente después que el individuo sufrió la lesión (Lockley *et al.*, 1994a). Debido al valor del rastro R1 (52%; **Fig. 33 A**), la explicación anterior podría ser factible.

Las diferencias entre los valores del caso humano (68 %) y el promedio de los rastros de dinosaurios (81.7%), todos mencionados por Lockley *et al.* (1994a), sugieren que los individuos que generaron estos últimos tuvieron una lesión tiempo antes de que produjeran sus icnitas con el patrón de cojeo observado.

Generalmente, la causa del patrón de cojeo es desconocida a menos que exista una clara evidencia de lesión en los rastros (Lockley, 1995, 1999). Muchas son las causas que pueden generar dicho patrón; entre ellas: lesiones traumáticas o deformaciones congénitas en extremidades o cadera (Lockley *et al.*, 1994a; Lockley, 1999). Sin importar la causa del patrón, el PL más corto en un rastro precede a la extremidad afectada (Lockley *et al.*, 1994a). En el caso del rastro R1, el PL más corto es Izq-Der (**Fig. 28 A y 33 A**). Por lo tanto, la extremidad der estuvo afectada durante el desplazamiento; lo que explicaría la disposición observada en las icnitas.

Las fracturas y otras lesiones son comunes en fósiles de varios grupos de Theropoda (Rothschild y Martin, 2006). Sullivan *et al.* (2000) reportaron un metatarso IV con una fractura traumática procedente de la Formación Kirtland, Nuevo México (Cretácico Superior). Rothschild y Martin (2006) mencionaron fracturas en las extremidades posteriores de *Megapnosaurus rhodensis* (tibia sanada y metatarso), *Deinonychus antirrhopus* (falange), *Allosaurus fragilis* (falange y tibia sanada), *Gorgosaurus* (fíbula) y *Albertosaurus* (fíbula). El Troodontidae *Talos sampsoni* exhibe una lesión en una falange pedal II-1 (Zanno *et al.*, 2011). Dicha modificación (que incluye acumulación extensiva de hueso cortical y reorganización interna) podría ser el resultado de un traumatismo físico o bien, infecciones (Zanno *et al.*, 2011).

Con base en la evidencia paleopatológica reportada por Sullivan *et al.* (2000), Rothschild y Martin (2006) y Zanno *et al.* (2011), y al valor de la relación de los PL cortos entre los PL largos en el rastro R1 de 52 % comparado con el valor reportado por Lockley *et al.* (1994a) de 68%, se sugiere que el dinosaurio que generó el rastro R1 sufrió una lesión traumática poco tiempo antes de registrar sus icnitas.

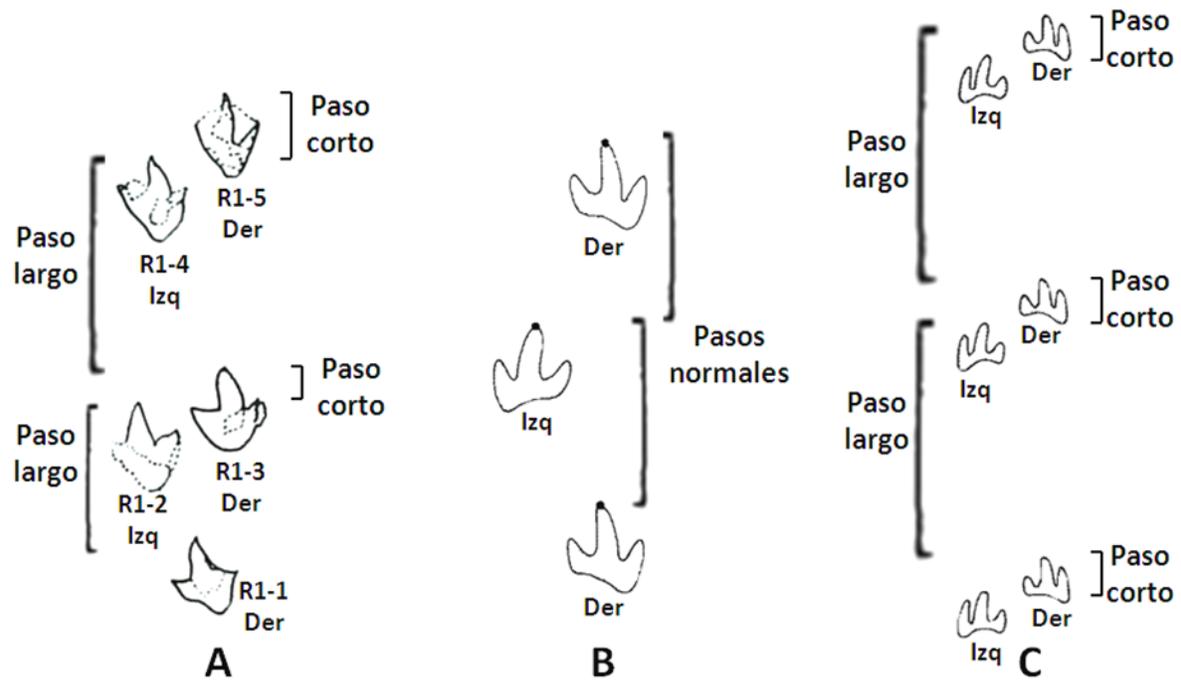


Figura 28. Comparación entre los patrones observados en: A) el rastro R1, B) un andar normal (modificado de Thulborn, 1990) y C) el patrón saltatorio ilustrado por Thulborn (1990). Los corchetes indican la distancia de los pasos.

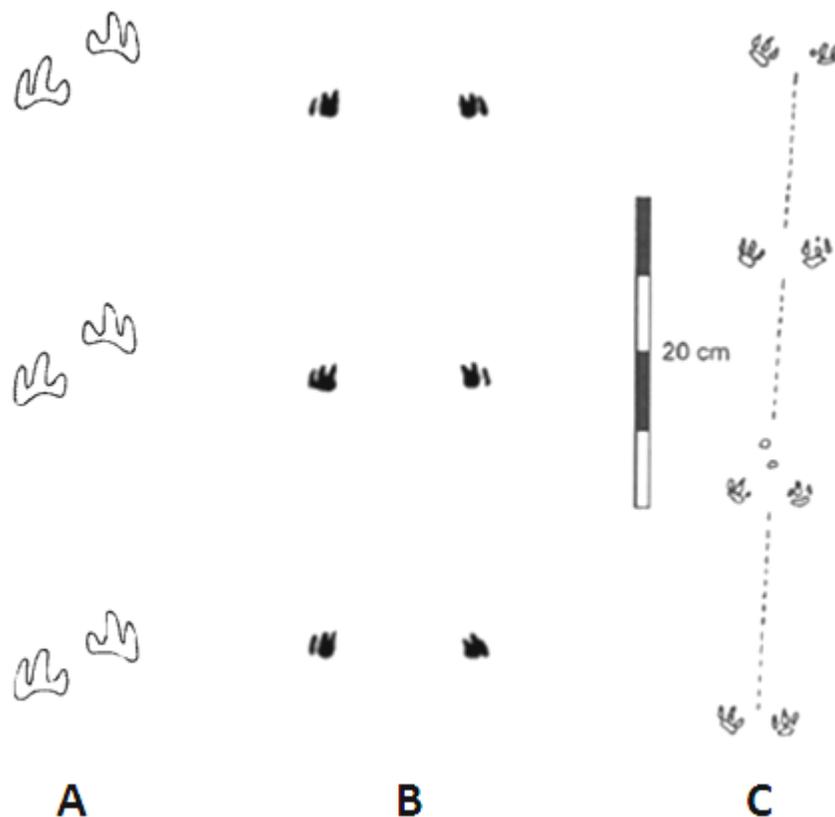


Figura 29. A) Disposición teórica originalmente planteada para un desplazamiento saltatorio en dinosaurios (modificado de Thulborn, 1989). B) Rastro interpretado originalmente como dinosaurio saltando y actualmente interpretado como perteneciente a una tortuga marina (modificado de Thulborn, 1989). C) Pequeñas icnitas atribuidas a un dinosaurio saltando y actualmente consideradas como posibles icnitas de mamífero o reptil mamiferoide (modificada de Rainforth y Lockley, 1996). A y B no están a escala.

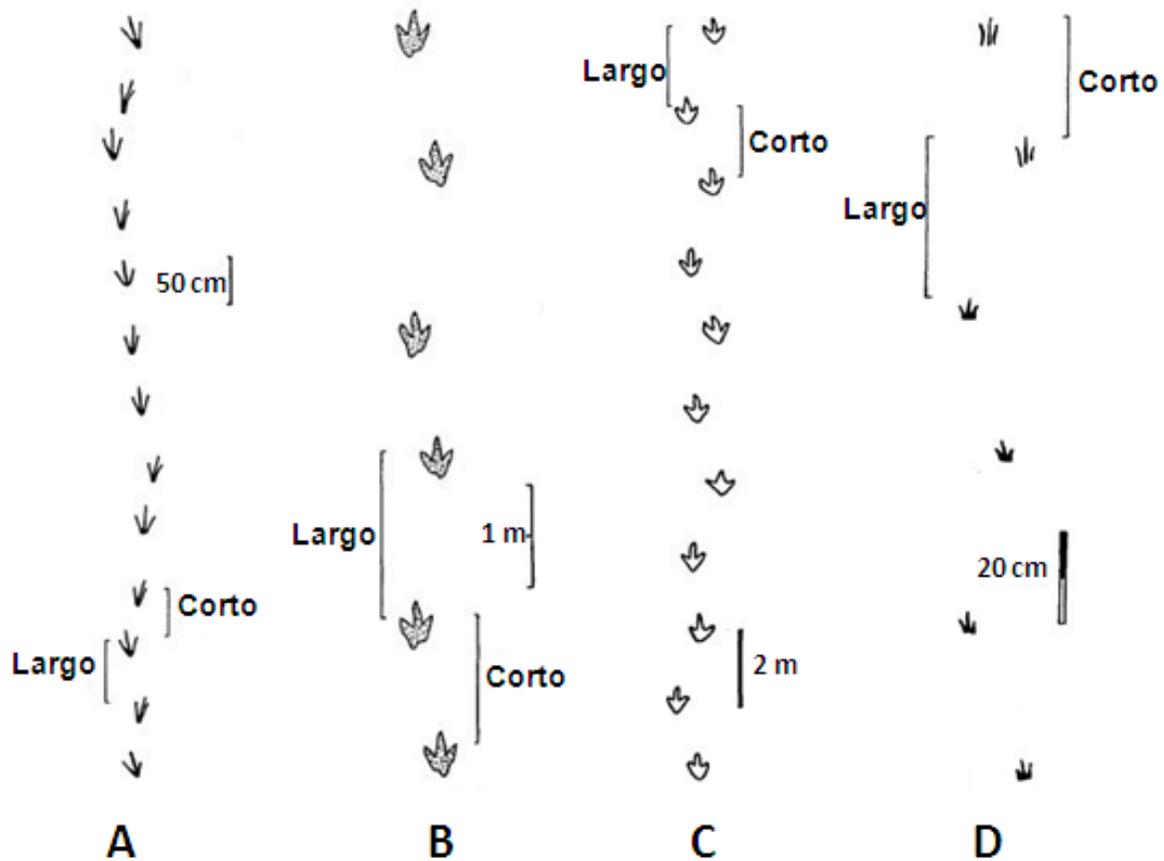


Figura 30. Ejemplos de rastros de Theropoda con un patrón de cojeo: A) Rastro de las montañas Atlas, Marruecos, del Jurásico Medio). B) Rastro de la Formación Morrison, Cerca de Moab, Utah, del Jurásico Superior). C) Rastro de Portugal del Jurásico Superior. D) *Skartopus* de la Formación Winton, Australia, del Cretácico Inferior (todas fueron modificadas de Lockley *et al.*, 1994a).

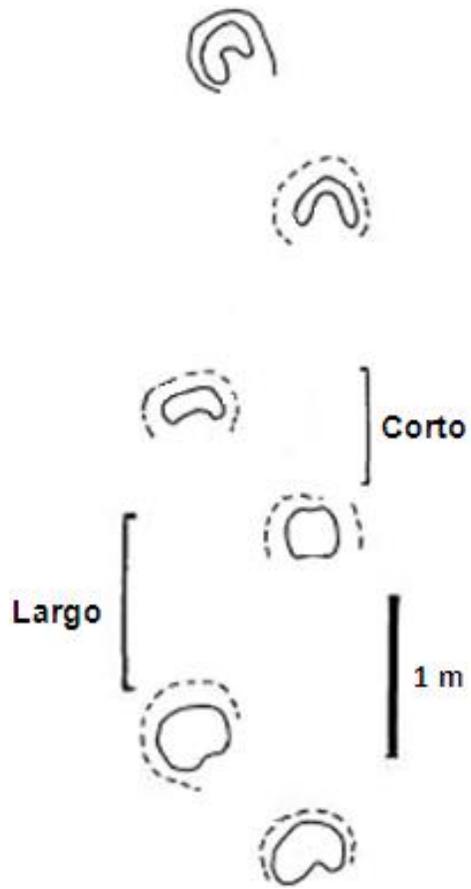


Figura 31. Rastro de Sauropoda con patrón de cojeo de las montañas Atlas, Marruecos, del Jurásico Medio (modificado de Lockley *et al.*, 1994a).

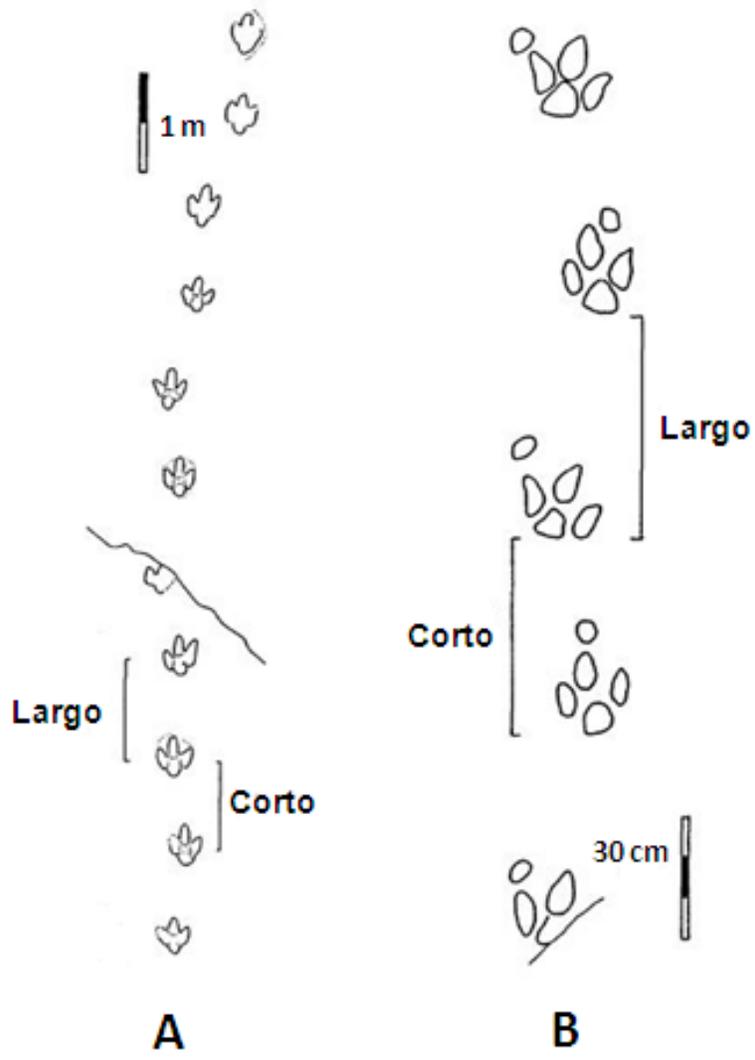


Figura 32. Ejemplos de rastros de Ornithopoda con un patrón de cojeo: A) Rastro de la Cuenca de Cameros, España, del Cretácico Inferior. B) *Caririchnium* del Grupo Dakota, Nuevo México, del Cretácico Inferior (modificadas de Lockley *et al.*, 1994a).

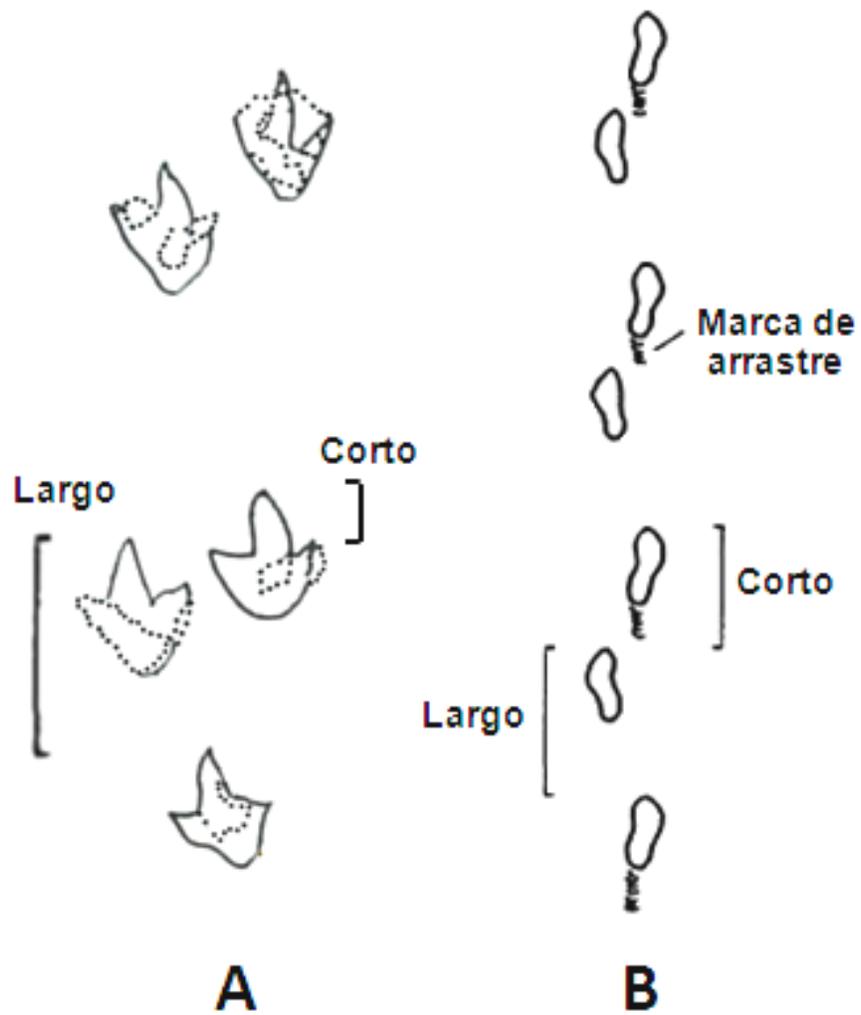


Figura 33. Comparación entre los patrones de los rastros: A) R1 y B) humano lesionado con una marca de arrastre que indica lesión (modificada de Lockley *et al.*, 1994a).

Tyrannosauridae Osborn, 1905.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como **I3**.
- **Procedencia:** Unidad litológica en estudio dentro del área general Ejido Esqueda.

La icnita original está aislada y estratigráficamente indeterminada. Sin referencia del estrato original que la contenía ni de su posición original respecto al norte actual. Posiblemente, es una impresión Der (**Fig. 34**).

Descripción: Icnita tridáctila, con simetría mesaxónica, con dígitos robustos y con puntas redondeadas (excepto en el dígito II que muestra una garra puntiaguda). Los *hypex* son en forma de “V” entre los dígitos II-III; siendo de “U” cerrada para los dígitos II y IV. El talón es redondeado. FL>FW.

La icnita tiene un contorno bien definido y posiblemente cuenta con impresiones de cojinetes, siendo las más claras las pertenecientes al dígito III al coincidir con el número de falanges para el mismo (**Fig. 34 B**). La conformación que presenta es romboidal y es una icnita robusta.

FL es de 42.8 cm, con FW de 35.3 cm (**Cuadro 17**). Con base en FL, se consideran icnitas de Theropoda grande. α_{total} es de 51° (**Cuadro 18**). DL está en el intervalo de 16.5-25 cm; mientras que DW, entre 10.8-11.7 cm (**Cuadro 19**).

Cuadro 17. FL y FW de la icnita I3.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
I3 Der	42.8	35.3

Cuadro 18. α de la icnita I3.

α (°)		
D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
26	25	51

Cuadro 19. DL y DW de la icnita I3.

Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
18	10.8	25	11.7	16.5	11.3

Tipo de preservación.

Se considera una icnita verdadera debido a que muestra un contorno bien definido (Lockley, 1993).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor de h es 209.5 cm.

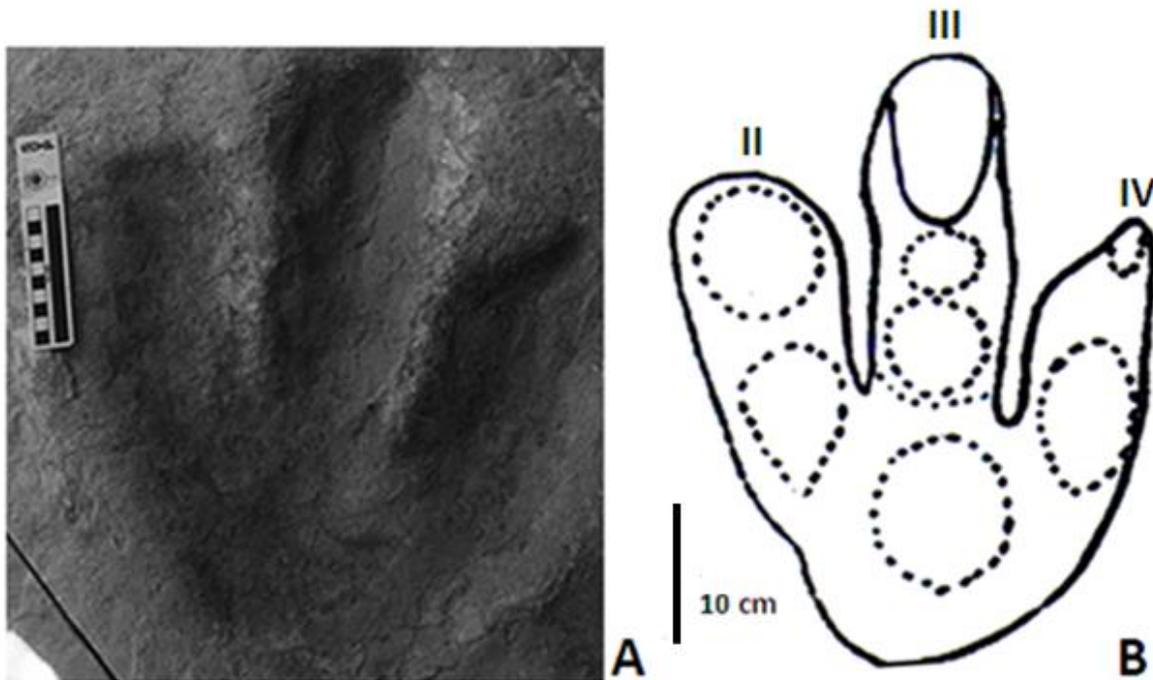


Figura 34. Icnita I3. A) Fotografía de la icnita. B) Diagrama interpretativo de la morfología de la icnita, indicando posibles cojinetes con líneas punteadas.

Discusión particular.

Se discutirá la asignación taxonómica dentro de Tyrannosauridae.

Asignación taxonómica.

Thulborn (1990) mencionó las siguientes características para icnitas de Theropoda grandes:

1. Icnitas individuales mesaxónicas y tridáctilas o tetradáctilas debido a la impresión del *hallux* en posición posterior.
2. Dígitos desplegados en un patrón aproximadamente simétrico con el dígito I extendido medial o posteriormente.
3. Icnitas usualmente con $FL > FW$.
4. α_{total} de 50-60°, ocasionalmente tan bajo como 35° o tan alto como 75°.
5. α internos similares.
6. Dígitos usualmente con terminaciones en forma de "V". Algunas veces con sus contornos interrumpidos por nódulos digitales.
7. En algunos casos, el dígito III es el más ancho, pero en otros, es igual a los demás.
8. Usualmente, con marcas de garras largas y puntiagudas.
9. Si el *hallux* está presente, es estrecho, con forma puntiaguda y más pequeño que los otros dígitos.
10. El talón tiende a ser triangular o con contorno en forma de cuña. Su forma varía de ligeramente redondeada, alargada o con ángulo romo.
11. Si se observan los cojinetes. uno o más cojinetes metatarso-falángicos forman un abultamiento definido similar a un talón en la región posterior de la icnita. Ello es más común posteriormente al dígito IV.

La icnita I3 coincide con las características uno, tres, cuatro, cinco, seis y ocho (**Cuadros 17 y 18; Fig. 34**); lo que apoya su identificación como Theropoda grande. Actualmente, es la única icnita en su tipo encontrada en la unidad litológica en estudio, por lo que no se pueden obtener otros datos de desplazamiento en ausencia de un rastro.

La correcta diferenciación entre icnitas de Ornithopoda y Theropoda suele ser complicada. La forma del talón en I3 es muy redondeado en vez de triangular (característica 10). Tampoco presenta un *hallux*, el cual es distintivo para Theropoda, pero no siempre está presente (característica 9). Para confirmar la

asignación de I3 como icnita de Theropoda, se utilizó un criterio morfológico utilizado por Lockley *et al.* (2011).

Las icnitas de Tyrannosauridae son poco comunes (Lockley *et al.*, 2011). En algunos casos, se ha tratado de identificar la especie que las generó; siendo pocas las icnitas identificadas y atribuidas a *Tyrannosaurus rex* en el Cretácico Tardío de Estados Unidos (Lockley *et al.*, 2011). Estas pueden ser difíciles de diferenciar de las icnitas de Hadrosauridae si se encuentran mal preservadas (Lockley *et al.*, 2011; **Fig. 35**).

La primera mención de icnitas atribuidas al género *Tyrannosaurus* fue realizada a partir de icnitas procedentes de una mina de Carbón del Cretácico Tardío (Campaniano) de Utah (Lockley, 1993). Estas icnitas fueron poco documentadas con ilustraciones imprecisas y no se describieron formalmente; siendo el material original actualmente inaccesible para su estudio (Lockley, 1993; Lockley y Hunt, 1994). La asignación a *T. rex* es dudosa debido a que la antigüedad de las icnitas (Campaniano) y la especie biológica (Maastrichtiano) no coinciden (Lockley *et al.* 2011).

Posteriormente, fue propuesto el ichnotaxón *Tyrannosauropus petersoni*, en alusión a *T. rex*, para icnitas inespecíficas y con base en ilustraciones originales del registro del Campaniano de Utah (Lockley, 1993; Lockley y Hunt, 1994, Lockley *et al.*, 2011; **Fig. 35 A**). Actualmente, se considera que fueron generadas por Hadrosauridae, cuyas icnitas son muy comunes en esas minas de carbón, siendo inválido el ichnotaxón *Tyrannosauropus petersoni* (Lockley, 1993; 1999; Lockley y Hunt, 1994).

Lockley y Hunt (1995) mencionaron brevemente e ilustraron otra posible icnita de *Tyrannosaurus* en la Formación Laramie (Maastrichtiano) de Colorado. Actualmente, se encuentra sepultada y tampoco está disponible para su estudio (Lockley y Hunt, 1994, 1995; **Fig 35 B**).

Lockley y Hunt (1994) reportaron e ilustraron ampliamente una icnita que afirmaron como la primera atribuible a *Tyrannosaurus rex* en la Formación Raton, Nuevo México (localizada aproximadamente a 20 m estratigráficamente debajo del límite K/T). Fue nombrada como *Tyrannosauripus pillmorei* (Lockley y Hunt, 1994; **Fig. 35 C**).

Lockley *et al.* (2011) mencionaron e ilustraron una icnita más atribuida a *Tyrannosaurus* en la Formación Lance (Maastrichtiano) de Colorado. Presenta una pequeña marca atribuible a una garra en uno de sus dígitos (Lockley *et al.*, 2011; **Fig 35 D**).

Lockley *et al.* (2004a) reportaron e ilustraron otro morfotipo de Theropoda también procedente de la Formación Lance (Maastrichtiano). Este morfotipo es consistente en dimensiones con *Tyrannosauripus pillmorei* (siendo posiblemente atribuible a

Tyrannosaurus) y cuenta con un rastro indicativo de una marcha lenta (Lockley *et al.*, 2004a; **Fig 35 E**).

Manning *et al.* (2008) reportaron una icnita de la Formación Hell Creek, Montana (Maastrichtiano), posiblemente de Tyrannosauridae u otro Theropoda grande desconocido (**Fig. 35 F**).

Los reportes antes mencionados permiten tener referencia de las características utilizadas en la identificación de las icnitas de Tyrannosauridae (sin afirmar completamente que fueran generadas por el género *Tyrannosaurus*) y la problemática concreta de su correcta diferenciación entre icnitas de Hadrosauridae.

Lockley *et al.* (2011) analizaron los casos anteriores y determinaron cuáles podrían pertenecer a Tyrannosauridae; distinguiendo entre las de posibles Hadrosauridae. El criterio que usaron en la diferenciación fue la conformación general de la icnita: FL, FW y la proyección del dígito III. Las icnitas con FL>FW y con grandes proyecciones del dígito III quedaron incluidas como pertenecientes a Tyrannosauridae; mientras que las contrarias, como Hadrosauridae (Lockley *et al.*, 2011). La observación general de los morfotipos analizados permite notar que aquellas consideradas como Hadrosauridae tienen configuración más circular y robusta que las de Tyrannosauridae (obs. pers.).

A pesar de que la proyección del dígito III en I3 no es muy grande, la icnita cumple con FL>FW (**Fig. 35 G**). Además de las características mencionadas por Thulborn (1990) para icnitas de Theropoda grandes, el método propuesto por Lockley *et al.* (2011) permite asegurar con mayor certeza que se trata de una icnita de Theropoda (Tyrannosauridae).

La icnita reportada por Lockley *et al.* (2011) de la Formación Lance (**Fig. 35 D**) muestra una marca similar a una garra. Al interpretarse como posible Hadrosauridae, este rasgo pudo deberse a distintos factores de conservación (Lockley *et al.*, 2011). La interpretación de una marca de garra en la punta del dígito IV de la icnita I3 se reafirma al corroborar que fue generada por un Tyrannosauridae (**Fig 35 G**).

Un dato importante utilizado también por Lockley *et al.* (2011) fue la edad de los registros. Aquellas icnitas no Maastrichtianas fueron excluidas de Tyrannosauridae por no ser contemporáneas a *Tyrannosaurus rex* (Lockley *et al.*, 2011). En el caso de I3, la edad es Campaniana Tardía. La antigüedad no afecta a su asignación debido a que se considera que fue generada por algún miembro de Tyrannosauridae y no propiamente por la especie *T. rex*.

Los registros fósiles osteológicos diagnósticos de Tyrannosauridae proceden del Cretácico Tardío del este y centro de Asia y Norteamérica (Holtz Jr., 2004). Manning *et al.* (2008) mencionaron que no se han reportado icnitas de Theropoda

grandes en rocas geográfica y estratigráficamente próximas a aquellas que contienen fósiles corporales de Tyrannosauridae.

Lucas *et al.* (1995) reportaron la presencia de Tyrannosauridae (cf. *Albertosaurus*) en el Grupo Cabullona con base en dientes y elementos oseos poscraneales fragmentarios. Además de las características mencionadas por Thulborn (1990) y la morfología comparativa de I3, la coincidencia con los elementos reportados por Lucas *et al.* (1995) en el Grupo Cabullona apoya fuertemente la asignación de Tyrannosauridae para la icnita I3.

En México, existen icnitas de Tyrannosauridae en rocas del Cretácico Tardío de los Estados de Michoacán y Coahuila (Ortíz-Mendieta, 2001; Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004; Rodríguez-de la Rosa, 2007b). La icnita I3, además de complementar el registro de Tyrannosauridae en el Estado de Sonora, aumenta el registro icnológico de esta familia en todo México.

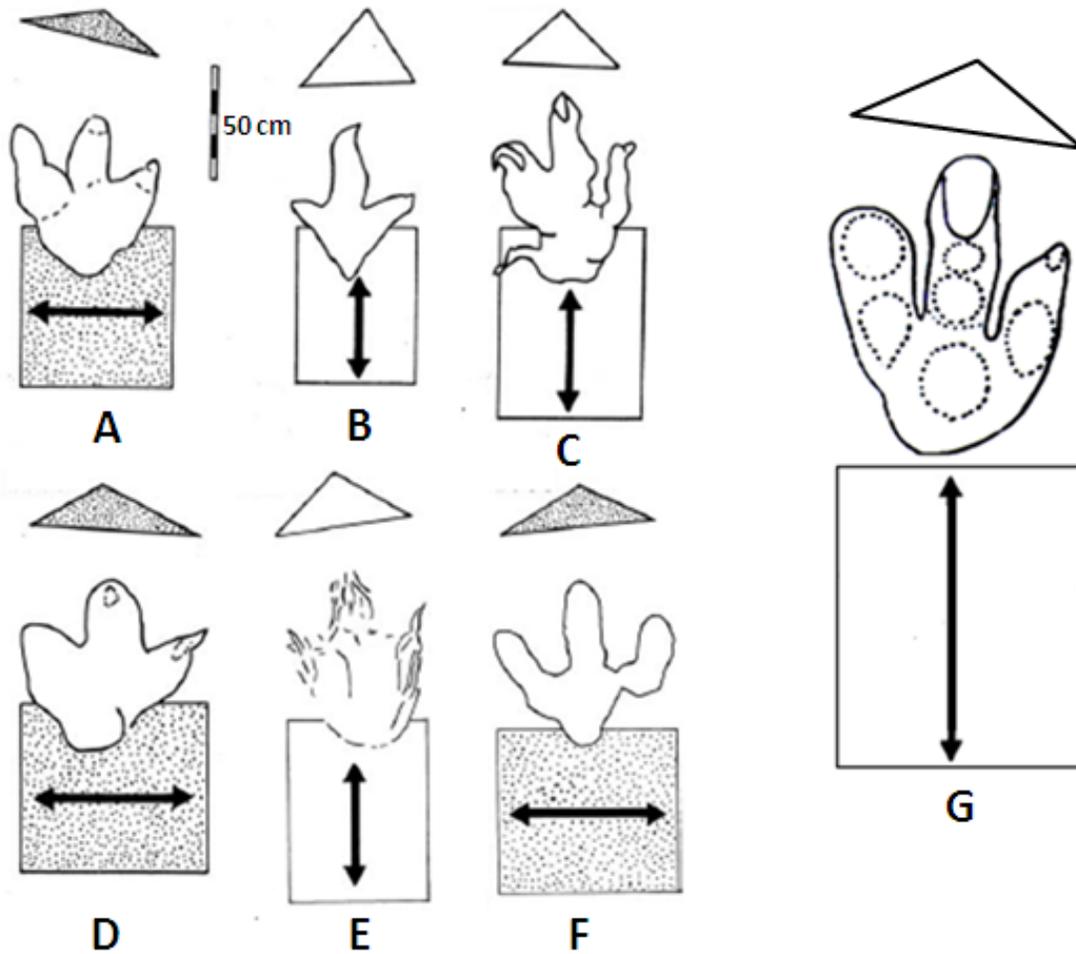


Figura 35. Reportes de icnitas referidas a Tyrannosauridae (*Tyrannosaurus*): B, C y E (modificadas de Lockley *et al.*, 2011); así como Hadrosauridae: A, D y F (modificadas de Lockley *et al.*, 2011). Los rectángulos indican la proporción entre largo y ancho de la icnita, resaltando con flechas la medida mayor. Los triángulos indican la proyección del dígito medio. La icnita I3 en este estudio (G) coincide con las proporciones consideradas para *Tyrannosaurus*.

Maniraptora Gauthier, 1986

Deinonychosauria Colbert y Russell, 1969

Características generales del morfotipo: Icnitas con simetría ectaxónica, didáctilas, con impresiones completas de los dígitos III y IV. Icnitas pequeñas (FL < 25 cm). Dígitos con marcas de garras en las puntas y margen interior convexo (por la impresión parcial proximal del dígito II). Dígitos largos, de robustos a gráciles. *Hypex* con forma de “V” o “U” cerrada. Con talón redondeado.

Las icnitas de este morfotipo coinciden con las características antes mencionadas. Las diferencias o variaciones presentes, así como descripciones detalladas, se abordan a continuación.

Troodontidae Gilmore, 1924.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como I4.
- **Procedencia:** Sitio Carro Quebrado.

Icnita original podial Izq y aislada (**Fig. 36**). Se localizó en el estrato 4 de la cantera principal (**Fig. 8**). La dirección original respecto al norte actual es desconocida.

Descripción: Icnita didáctila Izq. FL de 15 cm y FW de 10.3 cm (**Cuadro 20**). Se considera la icnita de un Theropoda pequeño con base en FL. Cuenta con la impresión de una garra larga y puntiaguda en la punta del dígito III. DL del dígito IV es más corta que la DL del dígito III y termina en punta redondeada; posiblemente, por una garra puntiaguda pequeña o poco marcada en el sustrato original. α_{total} de 47°. El talón es pequeño, comparado con el tamaño de la icnita completa. DL es de 10.1 y 5.7 cm; mientras que DW, de 4.8 y 3.5 cm (**Cuadro 21**).

Cuadro 20. FL y FW de la icnita I4.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
I4 Izq	15	10.3

Cuadro 21. DL y DW digitales de la icnita I4

Icnita	Dígito III		Dígito IV	
	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
I4 Izq	10.1	4.8	5.7	3.5

Tipo de preservación.

I4 se considera una icnita verdadera debido a que su contorno está bien definido (Lockley, 1993).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor de h es 67.08 cm.

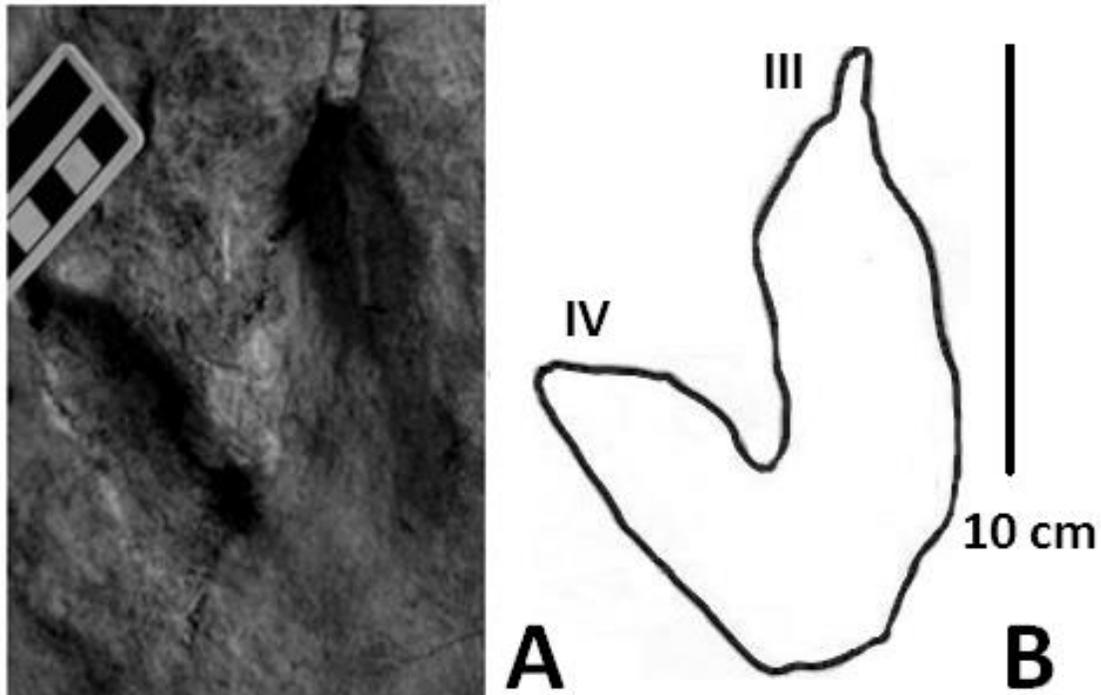


Figura 36. Icnita I4 de Troodontidae. A) Fotografía de la icnita (los cuadros de la escala miden 1 cm). B) Diagrama interpretativo de su morfología.

Dromaeosauridae Matthew y Brown, 1922.

- **Material referido:** Calcas plásticas determinadas como **I5** e **I6**.
- **Procedencia:** Sitio Carro Quebrado.

Las dos icnitas originales están aisladas y son réplicas naturales (**Fig. 37**). Se colectaron en estratos cercanos a la cima de la cantera principal, aunque no se conoce su posición estratigráfica exacta (**Fig. 8**). Las direcciones respecto al norte actual son desconocidas.

Descripciones: Cada icnita representa una diferente expresión podial, la cual fue identificada según la posición interna del margen convexo (que indica la impresión parcial del dígito II). Ambas se consideran icnitas de Theropoda pequeños según los valores de FL.

- La icnita **I5** corresponde a una impresión podial Der (**Fig. 37 A y B**). FL es de 20.2 cm y FW, de 11.4 cm (**Cuadro 22**). Tiene dígitos robustos. DL es de 9 y 6.1 cm; mientras que DW, 6.5 y 4.9 cm (**Cuadro 23**).

El talón es alargado al igual que la configuración general de toda la icnita; la cual se observa ovalada. α_{total} es de 20° .

Cuadro 22. FL y FW de la icnita I5.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
I5 Der	20.2	11.4

Cuadro 23. DL y DW digitales de la icnita I5.

Icnita	Dígito III		Dígito IV	
	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
I5 Der	9	6.5	6.1	4.9

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor de h es 94.16 cm.

- Por su parte, la icnita **I6** es una impresión podial Izq (**Fig. 37 C y D**). FL es de 20.6 cm, mientras que FW, de 8.8 cm (**Cuadro 24**). Es más grácil que I3 y no tiene un margen interior convexo muy evidente. Es posible determinar que es icnita Izq con base en la falta del dígito II. Su configuración general es elipsoidal.

Solo el dígito III muestra la impresión de una garra (dada la forma puntiguda); mientras que el dígito IV tiene una forma redondeada en la punta. Ambos dígitos se observan muy delgados. DL es de 11.1 y 8.6 cm; mientras que DW, 3.5 y 3.4 cm (**Cuadro 25**). α_{total} es de 25° .

Cuadro 24. FL y FW de la icnita I6.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
I6 Izq	20.6	8.8

Cuadro 25. DL y DW de la icnita I6.

Icnita	Dígito III		Dígito IV	
	L (cm)	W (cm)	L (cm)	W (cm)
I6 Izq	11.1	3.5	8.6	3.4

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor h es 96.27 cm.

Tipo de preservación.

las icnitas I5 e I6 son réplicas naturales debido a su relieve negativo (Lockley, 1993).

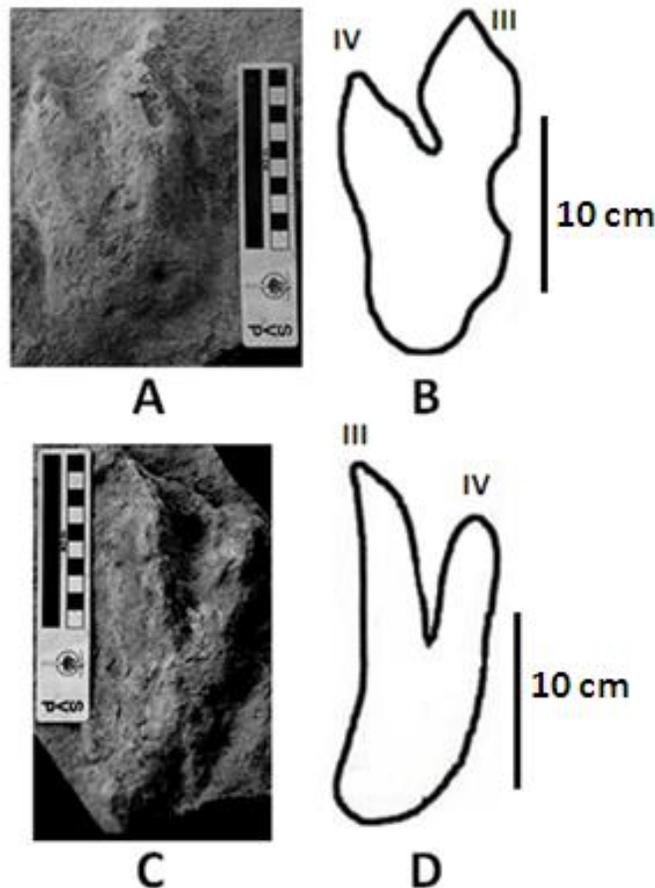


Figura 37. Icnitas de Dromaeosauridae. I5: A) Fotografía de la icnita (escala: 10 cm). B) Esquema interpretativo de su morfología. I6: C) Fotografía de la icnita (escala 10 cm). D) Esquema interpretativo de su morfología.

Discusión particular.

Se discutirá la morfología didáctica de las icnitas I4, I5 e I6; su asignación taxonómica dentro de Deinonychosauria y la relación de la posición del dígito II en la morfología de las icnitas.

Morfología didáctica.

La característica más notoria de las icnitas I4, I5 e I6 es su condición didáctica. La presencia de solo dos dígitos en una icnita de Theropoda tiene varias interpretaciones.

Thulborn (1990) consideró principalmente que la condición didáctica puede deberse a una impresión poco evidente de toda la icnita debido a la posición del dígito II del dinosaurio (incapaz de dejar una impresión clara). Kim *et al.* (2008) mencionaron una serie de posibles explicaciones más elaboradas para explicar esta morfología:

1. Icnitas de dinosaurios con solo dos dígitos, similares al avestruz actual (*Struthio*).
2. Icnitas didáctilas por patología o lesión (Thulborn, 1990; Lockley, 1993).
3. Icnitas de dinosaurios en los que normalmente solo dos dígitos tocaban el suelo cuando el que estaba dirigido hacia medial no tenía contacto con la superficie.
4. Icnitas tridáctilas visiblemente didáctilas por condiciones de preservación poco comunes.
5. Identificación inadecuada de otros tipos de icnitas.

Debido a que no se conocen dinosaurios con morfología podial similar a la del avestruz actual *Struthio* (Kim *et al.*, 2008), la explicación uno es infundada.

Respecto a la explicación dos, las icnitas didáctilas por patología o lesión, si bien son posibles debido a los hábitos carnívoros agresivos de Theropoda (Ishigaki y Lockley, 2010), son poco comunes o al menos, existen pocos reportes. El caso más conocido es el de un rastro de *Eubrontes* en el que se observa un número diferencial de dígitos a lo largo del mismo: icnita Der tridáctila contra icnita Izq didáctica (Thulborn, 1990; Lockley, 1993).

En ausencia de más icnitas didáctilas dispuestas en rastros en la zona en estudio, la condición patológica de la explicación dos no puede ser completamente refutada. Por otra parte, al menos tres icnitas encontradas hasta ahora presentan esta condición didáctica y se pueden reconocer dos tipos de Deinonychosauria para éstas. Por lo tanto, es parsimonioso pensar que representan una

característica de la morfología podial de sus autores que generaron las icnitas y no un efecto patológico para todas.

Se considera que las icnitas están bien preservadas, basándose en la forma bien definida de los dígitos visibles. Incluso, en el caso de I4, se observa una impresión de garra puntiaguda en el dígito III con evidencia de relleno (**Fig. 36 B**). El que se observe la morfología bien definida y con un borde continuo (dígitos y talón) indica que se trata de una icnita relativamente profunda (Thulborn, 1990: Fig 4.4). Al observar las icnitas I4, I5 e I6, se concluye que el sedimento debió estar bajo condiciones húmedas al momento de quedar registradas (Benton, 1986; Lockley, 1993). Incluso, no son visibles fracturas o elementos que indiquen que las icnitas están incompletas o fragmentadas. Es poco probable que la condición didáctica observada se deba a condiciones desfavorables en la preservación, tal como lo indica la explicación cuatro.

Respecto a la explicación cinco, se han incrementado los reportes de icnitas didáctilas de Theropoda en varias partes del Mundo en años recientes (Ishigaki y Lockley, 2010). Dichos hallazgos Incluyen icnitas americanas (**Cuadro 26, Fig. 38**), africanas (**Cuadro 27, Fig. 39**), europeas (**Cuadro 28, Fig. 40**) y asiáticas (**Cuadro 29, Fig. 41**).

Los ejemplos citados en los cuadros veintiseis, veintisiete, veintiocho y veintinueve coinciden con la morfología didáctica distintiva del morfotipo en estudio. Esta morfología es reconocida en varias partes del Mundo en icnitas de Theropoda (mayoritariamente, en formas asiáticas). Por ello, se considera que la explicación cinco propuesta por Kim *et al.* (2008) es inadecuada para explicar la morfología de las icnitas I4, I5 e I6.

Otra característica es la convexidad en el margen interior de las icnitas de este morfotipo. Esta morfología se presenta también en algunos de los casos reportados en el Mundo (**Fig. 38, 39, 40 y 41**) y se atribuye a la impresión parcial del dígito II al tener poco contacto con la superficie. Lo anterior corresponde al argumento planteado en la explicación tres mencionada por Kim *et al.* (2008).

Con base en todos los argumentos y ejemplos mencionados anteriormente (**Cuadros 26, 27, 28 y 29; Fig. 38, 39, 40 y 41**), se concluye que la condición didáctica presente en las icnitas de este morfotipo es una característica propia de la morfología podial de los dinosaurios que las generaron.

Cuadro 26. Icnitas didáctilas reportadas en América.

Icnotaxón	Procedencia y antigüedad	Comentarios	Referencias
Similares a <i>Pseudotetrasauropus</i> (Fig. 38 A)	Triásico Superior. Grupo Chinle, Colorado, Estados Unidos	Icnitas de individuos aparentemente didáctilos. Posiblemente, convergentes con Deinonychosauria	Gaston <i>et al.</i> (2003)
No nombradas (Fig. 38 B)	Cretácico Inferior. Formación Cedar Mountain, Utah, Estados Unidos	Icnitas posiblemente atribuibles a <i>Utahraptor</i>	Lockley <i>et al.</i> (2004b)
cf. <i>Dromaeopodus</i>	Cretácico Inferior. Formación Cedar Mountain, Utah, Estados Unidos	Primer rastro de Dromaeosauridae en Norteamérica	Cowan <i>et al.</i> (2010)
No nombradas. (Fig. 38 C)	Cretácico Superior. Arenisca Aguililla, El Aguaje, Michoacán, México.	Las variaciones en los tamaños de estas icnitas posiblemente indiquen individuos de distintas edades.	Ortiz-Mendieta (2001).
No nombradas (Fig. 38 D).	Cretácico Superior. Formación Cerro del Pueblo, Coahuila, México.	Rastro atribuido a Dromaeosauridae de talla grande. Reporte dudoso debido a la falta de datos e imágenes.	Meyer <i>et al.</i> (2008)
¿ <i>Dromaeopodus?</i> sp. (Fig. 38 E)	Cretácico Superior. Formación Toro Toro, Bolivia Central.	Icnitas aisladas y asociadas en rastro. Primer registro para Sudamérica.	Apesteguía <i>et al.</i> (2011)

Cuadro 27. Icnitas didáctilas reportadas en África.

Iconotaxón	Procedencia y antigüedad	Comentarios	Referencias
No nombradas. (Fig. 39 A)	Jurásico Inferior. Formación Aganane, Montañas Atlas, Marruecos	Posiblemente, relacionadas con Dromaeosauridae o similares. Dispuestas en un rastro con patrón anómalo de cojeo.	Ishigaki y Lockley (2010) Lockley <i>et al.</i> (1994a)
<i>Paravipus didactyloides</i> (Fig. 39 B)	Posiblemente, Jurásico Medio, en la base del Grupo Irhazer, región de Agadez, República de Níger.	120 icnitas dispuestas en 5 rastros. Fueron generadas por individuos Deinonychosauria de talla grande.	Mudroch <i>et al.</i> (2011)

Cuadro 28. Icnitas didáctilas reportadas en Europa.

Iconotaxón	Procedencia y antigüedad	Comentarios	Referencias
No nombradas. (Fig. 40 A)	Cretácico Inferior Arenisca Obernkirchen, noroeste de Alemania.	El sitio contiene abundantes icnitas atribuibles a Troodontidae. Algunos rastros muestran un posible gregarismo.	Lubbe <i>et al.</i> (2009, 2011) Hornung <i>et al.</i> (2012)
<i>Dromaeopodus</i> (Fig. 40 B)	Cretácico Superior de Roztocze, Polonia	Icnitas similares a morfotipos asiáticos. Asignadas inicialmente a cf. <i>Velociraptorichnus</i> .	Gierlinski (2007, 2009)

Cuadro 29. Icnitas didáctilas reportadas en Asia.

Icnotaxón	Procedencia y antigüedad	Comentarios	Referencias
<i>Velociraptorichnus sichuanensis</i> (Fig. 41 A)	¿Cretácico Inferior? Formación Jinguan, Emei, China.	Primera icnita de Deinonychosauria descrita formalmente con base en su morfología didáctica.	Zhen <i>et al.</i> (1994) Li <i>et al.</i> (2007) Xing <i>et al.</i> (2009)
<i>Velociraptorichnus</i> (Fig. 41 B)	Cretácico Inferior. Formación Tianjialou, Junan, China.	Presentes en la misma provincia y estratos que <i>Dromaeopodus shandongensis</i> .	Li <i>et al.</i> (2007) Xing <i>et al.</i> (2009)
<i>Menglongipus sinensis</i> (Fig. 41 C)	Límite Jurásico/Cretácico. Formación Tochengzi, Hebei China	Rastro con las icnitas de un Deinonychosauria más antiguas de China.	Xing <i>et al.</i> (2009)
<i>Dromaeopodus shandongensis</i> (Fig. 41 D)	Cretácico Inferior. Formación Tianjialou, Junan, China.	Rastros con posible evidencia de comportamiento gregario ocasional.	Li <i>et al.</i> (2007)
<i>Dromaeosauripus yongjingensis</i> (Fig. 41 E)	Cretácico Inferior. Grupo Hekou, Gansu, China.	Encontradas en el sitio con la mayor concentración de icnitas de Deinonychosauria en Asia.	Xing <i>et al.</i> (<i>en prensa</i>)
<i>Dromaeosauripus hamanensis</i> (Fig. 41 F)	Cretácico Inferior. Formación Haman, Namhae, Corea.	Rastro atribuido a un individuo Dromaeosauridae pequeño que corría.	Kim <i>et al.</i> (2008)
<i>Dromaeosauripus jinjuensis</i> (Fig. 41 G)	Cretácico Inferior de la Formación Jinju, Corea	Rastro atribuido a un individuo Dromaeosauridae pequeño que caminaba. Las icnitas de Theropoda más antiguas de Corea.	Kim <i>et al.</i> (2012)

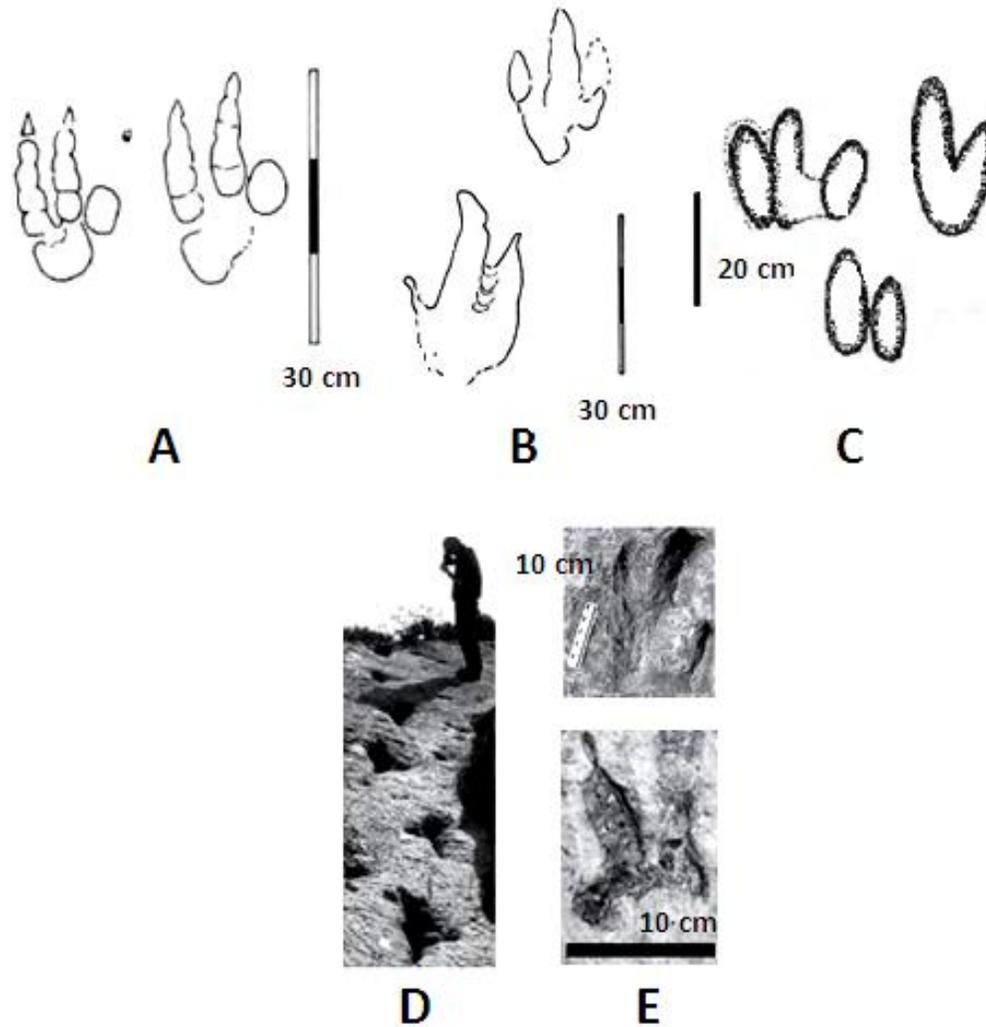


Figura 38. Icnitas didáctilas norteamericanas: A) Icnitas similares a *Pseudotetrasauropus* del Grupo Chinle, Estados Unidos (tomada de Gaston *et al.*, 2003). B) Icnitas no nombradas de la Formación Cedar Mountain, Estados Unidos (tomada de Lockley *et al.*, 2004b). C) Icnitas no nombradas de la Arenisca Aguililla, México (tomada de Ortiz-Mendieta, 2001). D) Icnitas no nombradas de la Formación Cerro del Pueblo (tomada de Meyer *et al.*, 2008). E) ¿*Dromaeopodus?* sp. de la Formación Toro Toro, Bolivia (modificada de Apesteguía *et al.*, 2011).

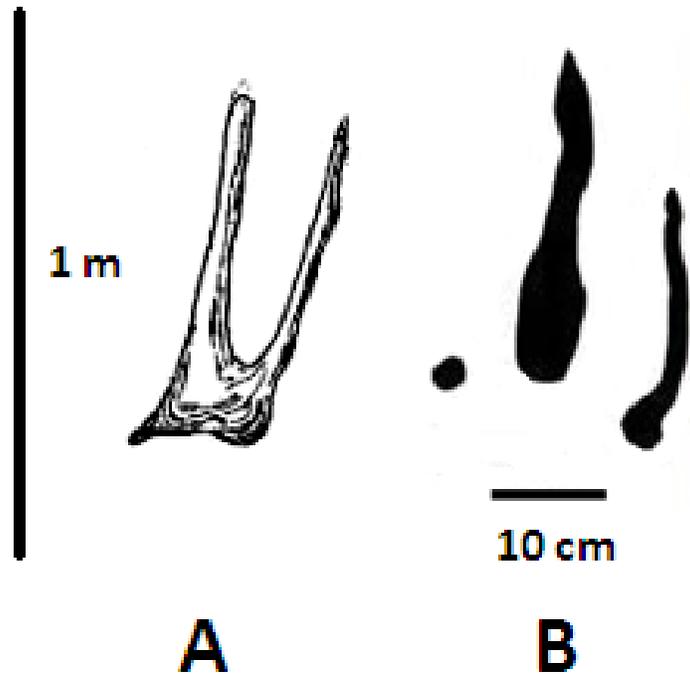


Figura 39. Icnitas didáctilas africanas: A) Icnitas no nombradas de la Formación Aganane, Marruecos (tomada de Ishigaki y Lockley, 2010). B) *Paravipus didactyloides* del Grupo Irhazer, República de Níger (tomada de Mudroch *et al.*, 2011).

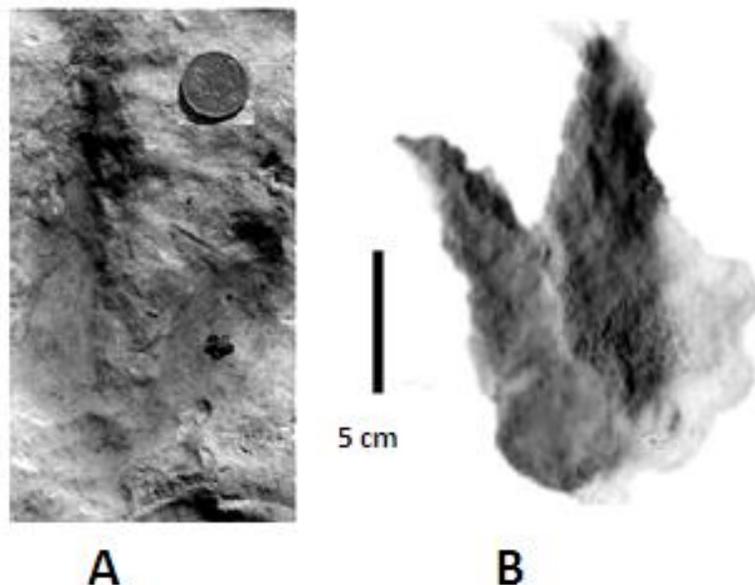


Figura 40. Icnitas didáctilas europeas: A) Icnita no nombrada de la Arenisca Obernkirchen, Alemania (modificada de Hornung *et al.*, 2012). B) *Dromaeopodus* de de Roztocze, Polonia (modificada de Gierlinski, 2007, 2009).

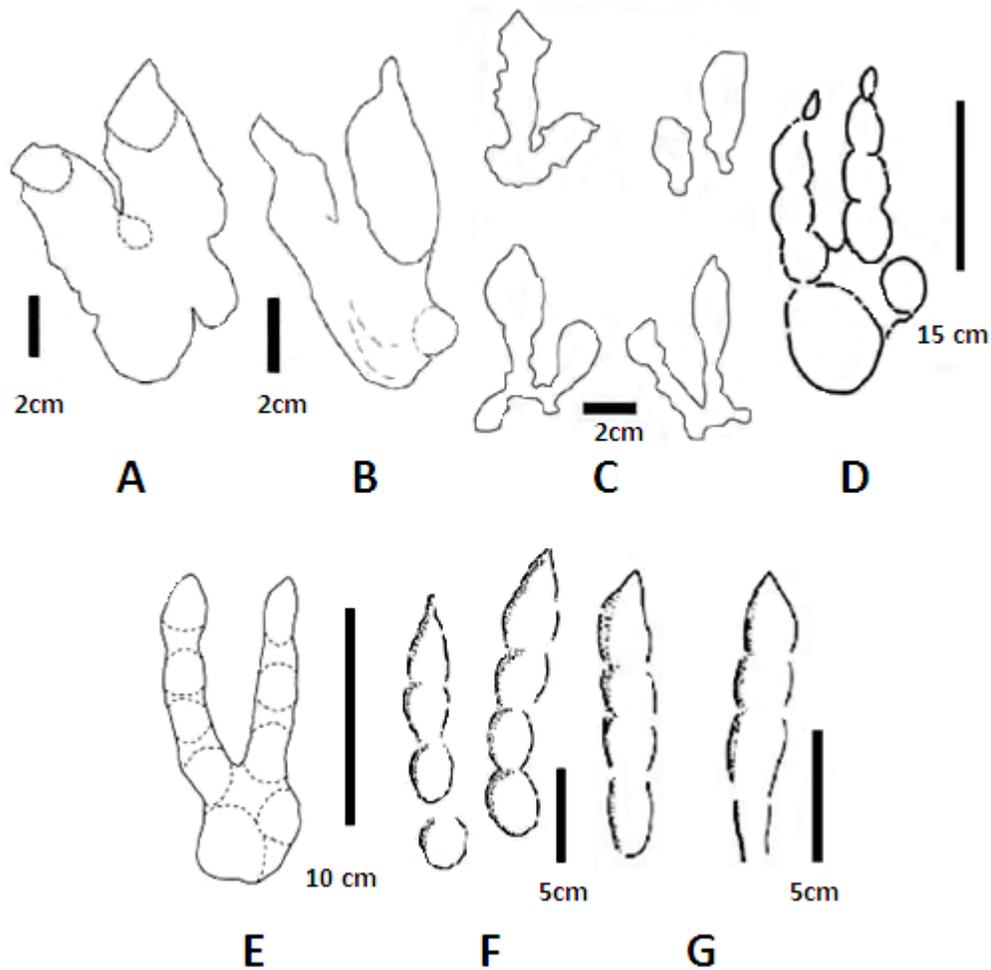


Figura 41. Icnitas didáctilas asiáticas: A) *Velociraptorichnus sichuanensis* de la Formación Jinguan, Emei, China (tomada de Xing *et al.*, 2009). B) *Velociraptorichnus* de la Formación Tianjialou, Junan, China (tomada de Xing *et al.*, 2009). C) *Menglongipus sinensis* de la Formación Tochengzi, China (tomada de Xing *et al.*, 2009). D) *Dromaeopodus shandongensis* de la Formación Tianjialou, China (tomada de Li *et al.*, 2007). E) *Dromaeosauripus yongjingensis* del Grupo Hekou, China (tomada de Xing *et al.*, *en prensa*). F) *Dromaeosauripus hamanensis* de la Formación Haman, Corea (tomada de Kim *et al.*, 2008). G) *Dromaeosauripus jinjuensis* de la Formación Jinju, Corea (tomada de Kim *et al.*, 2012).

Asignación taxonómica.

El grupo Deinonychosauria incluye a Dromaeosauridae y Troodontidae (Currie, 1997). Estos fueron Theropoda de talla pequeña a mediana, con patas tridáctilas, pero funcionalmente didáctilas debido a que el dígito II estaba provisto de una garra hiper-retraible (Norell y Makovicky, 2004).

De acuerdo a Kim *et al.* (2008), los miembros de Dromaeosauridae son generalmente grandes en comparación con Troodontidae y es altamente probable que las icnitas didáctilas conocidas con FL en el rango de 15-29 cm fueran generadas por individuos pertenecientes a Dromaeosauridae. Las asignaciones taxonómicas de las icnitas I4, I5 e I6 se realizaron principalmente con base en el rango anterior.

FL de la Icnita I4 (15 cm) está en el valor límite del rango entre la diferenciación entre Dromaeosauridae y Troodontidae propuesto por Kim *et al.* (2008). Al considerar la morfología de I4, existe semejanza con el icnogénero *Velociraptorichnus*, en particular con los ejemplares de las Formaciones Jinguan y Tianjialou, China (**Fig. 42 A, B y C**).

En cuanto a sus diferencias, α es mayor en I4 (47°) respecto a *Velociraptorichnus sichuanensis* de la Formación Jinguan (21-28° de acuerdo a Kim *et al.*, 2008) y a *Velociraptorichnus* de la Formación Tianjialou (23° de acuerdo a Xing *et al.*, 2009). La garra del dígito IV también es poco evidente en I4 en comparación con *Velociraptorichnus* de la Formación Tianjialou ilustrado por Xing *et al.* (2009; **Fig. 42 A y C**). Nuevamente, en ausencia de un rastro o más icnitas con esta misma morfología y talla, no es posible comprobar si estas diferencias son características diagnósticas o solo es producto de la variación individual en la icnita por factores como el modo de desplazamiento o comportamiento.

Se ha propuesto que el icnogénero *Velociraptorichnus* fue generado por un individuo perteneciente a Troodontidae (Kim *et al.*, 2008). La semejanza morfológica vista entre I4 y este icnogénero indicaría un tipo de Deinonychosauria en común. Por lo tanto, I4 se considera perteneciente a Troodontidae. Al tener una FL mayor, las icnitas I5 e I6 (**Fig 37, Cuadros 22 y 24**) están dentro del rango propuesto por Kim *et al.* (2008) para ser asignadas a Dromaeosauridae.

Por otra parte, con base en las icnitas didáctilas de la Formación Bückeberg (Cretácico Inferior), Alemania, Lubbe *et al.* (2011) mencionaron la posibilidad de diferenciar entre icnitas de Troodontidae y Dromaeosauridae. Lubbe *et al.* (2011) utilizaron principalmente la DL de los dígitos III y IV para dicha diferenciación. Los Troodontidae tienen un dígito IV más corto que el dígito III (Lubbe *et al.*, 2009, 2011). Esta proporción es mayor a 20 % según las icnitas alemanas estudiadas por Lubbe *et al.* (2011; **Cuadro 30**).

La icnita I4 tiene un dígito IV 44 % más corto que el dígito III (**Cuadro 21**). Esta proporción apoya la asignación a Troodontidae de la icnita I4. La DL de los dígitos

de I5 e I6 (atribuidas a Dromaeosauridae) no son exactamente iguales. En I5, el dígito IV también es más corto (**Cuadros 23 y 25**). Sin embargo, las FL antes consideradas por Kim *et al.* (2008) coinciden para los Dromaeosauridae en el caso de I5 e I6.

Es posible también comparar a I4 con la ilustrada por Hornung *et al.* (2012) atribuidas a Troodontidae (**Fig. 42 D**). No se ha publicado formalmente un esquema interpretativo del morfotipo de esta última ni una descripción detallada. Aun así, es notable la semejanza general entre dicha icnita con I4 (**Fig. 42 A y D**).

Lubbe *et al.* (2009, 2011) también mencionaron que las icnitas de Troodontidae tienen un α en el rango de 21-36°. I5 e I6 entran en ese rango (20 y 25° respectivamente); mientras que I4 lo excede (47°). No hay parámetros propuestos para Dromaeosauridae respecto a la α (**Cuadro 30**). No obstante, hay suficientes datos que apoyan la identificación de I4 como una icnita de Troodontidae y de I5 e I6 como Dromaeosauridae: DL comparativa de los dígitos III y IV, las FL de las mismas y sus similitudes morfológicas con casos previamente reportados (**Cuadro 30**).

Todos los argumentos anteriores confirman la presencia de icnitas de Troodontidae y Dromaeosauridae en el Estado de Sonora.

Cuadro 30. Características distintivas entre icnitas de Troodontidae y Dromaeosauridae.

Características	Troodontidae	Dromaeosauridae	Referencias
FL	<15 cm	15-25 cm	Kim et al. (2008)
DL	Dígito IV más corto que el dígito III (> 20%)	Dígitos II y IV con DL similares.	Lubbe <i>et al.</i> (2009, 2011)
α	> 20°. En el rango de 21-36°	No especificado.	Lubbe <i>et al.</i> (2009, 2011)

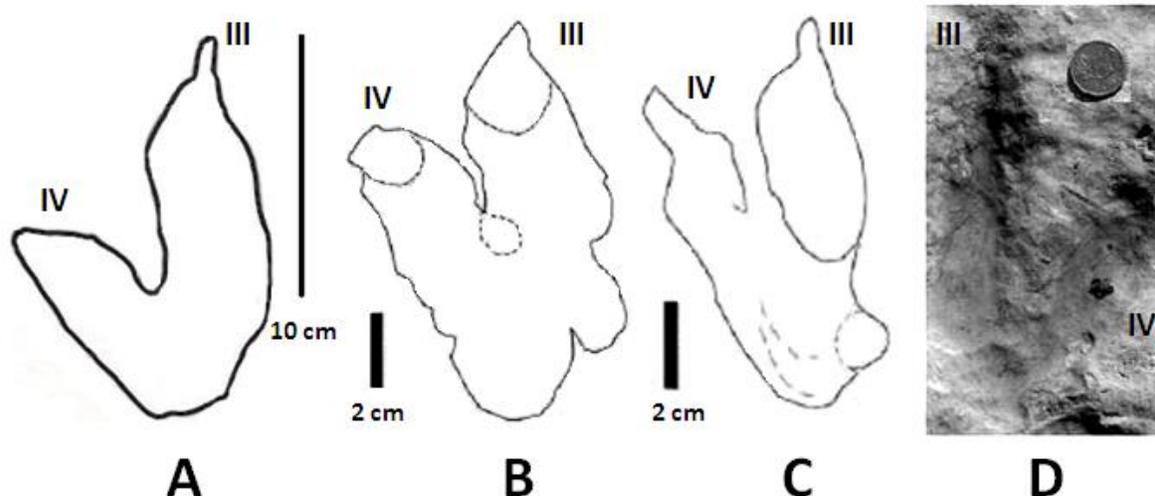


Figura 42. Comparación morfológica entre A) la icnita I2 con B) *Velociraptorichnus sichuanensis* de la Formación Jinguan, China (Xing *et al.*, 2009), C) *Velociraptorichnus* de la Formación Tianjialou, China (Xing *et al.*, 2009) y D) icnita didáctica no nombrada de la Arenisca Obernkirchen, Alemania (Hornung *et al.*, 2012).

Posición del dígito II.

Algunas icnitas didáctilas muestran un abultamiento o convexidad anatómicamente hacia medial (**Fig. 38 A, B, C y E; 39; 40 B; 41 A, B, C, D y E**). Esta característica se debe a la impresión incompleta del dígito II con la garra hiper-retraíble elevada (**Fig. 43 A**) o apoyada sobre la superficie de contacto (**Fig. 43 B**) según Apesteguía *et al.* (2011).

Las icnitas I4 e I5 muestran un pequeño abultamiento hacia medial que indicaría una impresión parcial del dígito II (**Fig. 36 B, 37 B**). Esta impresión no es tan evidente como otros casos de icnitas didáctilas reportadas (**Fig. 38 A, B y C; 39 B; 40 B; 41 A, B, C y D**). Por lo tanto, se considera que el dígito II en las icnitas I4 e I5 tuvo una posición intermedia a las propuestas por Apesteguía *et al.* (2011; **Fig. 43**). Por su parte, I6 no muestra evidencia de impresión incompleta del dígito II (**Fig. 37 D**). Esta morfología indica que la posición del dígito II en I6 corresponde a la **Figura 43 A** según Apesteguía *et al.* (2011).

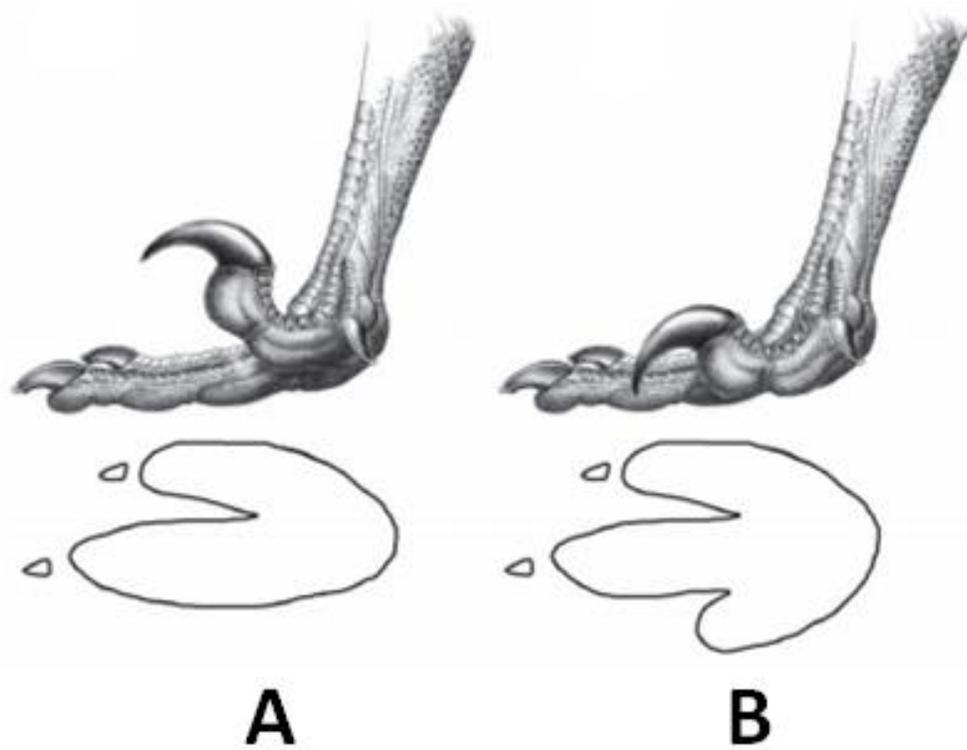


Fig. 43. Morfología resultante en las icnitas didáctilas de Deinonychosauria de acuerdo a la posición del dígito II: A) Elevado y B) apoyado sobre la superficie (modificadas de Apesteguía *et al.*, 2011).

Sauropoda Marsh, 1878.

Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como **I7**.
- **Procedencia:** Sitio Carro Quebrado.

Ícnita podial aislada procedente de la cantera principal (**Fig. 44**). Sin referencia del estrato original que la contenía ni de su posición original respecto al norte actual.

Descripción: Ícnita podial con FL de 32.6 cm y FW de 25 cm (**Cuadro 31**). El relieve tiene de 6 cm de alto.

Tiene configuración ovalada y es asimétrica. El talón se observa más estrecho. Sin marcas de dígitos o garras en la parte anterior.

Cuadro 31. FL y FW de la ícnita I7.

Ícnita	FL (cm)	FW (cm)
I7	32.6	25

Condiciones y tipo de preservación.

Basado en la profundidad y el contorno bien definido de la ícnita I7, se interpreta que el sedimento original era muy plástico (con suficiente contenido de agua) para registrarla. Se observan pequeñas grietas de desecación sobre su relieve. Estas indican que el sedimento perdió humedad posteriormente a la formación de la ícnita I7. Si el sedimento hubiera estado más seco antes de la impresión de I7, la profundidad de la ícnita sería menor y estas grietas habrían sido comprimidas por el peso del Sauropoda sin observarse en el relieve resultante (obs. pers.).

La ícnita I7 es una réplica natural debido a su relieve negativo (Lockley, 1993).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor h es 148.2 cm.

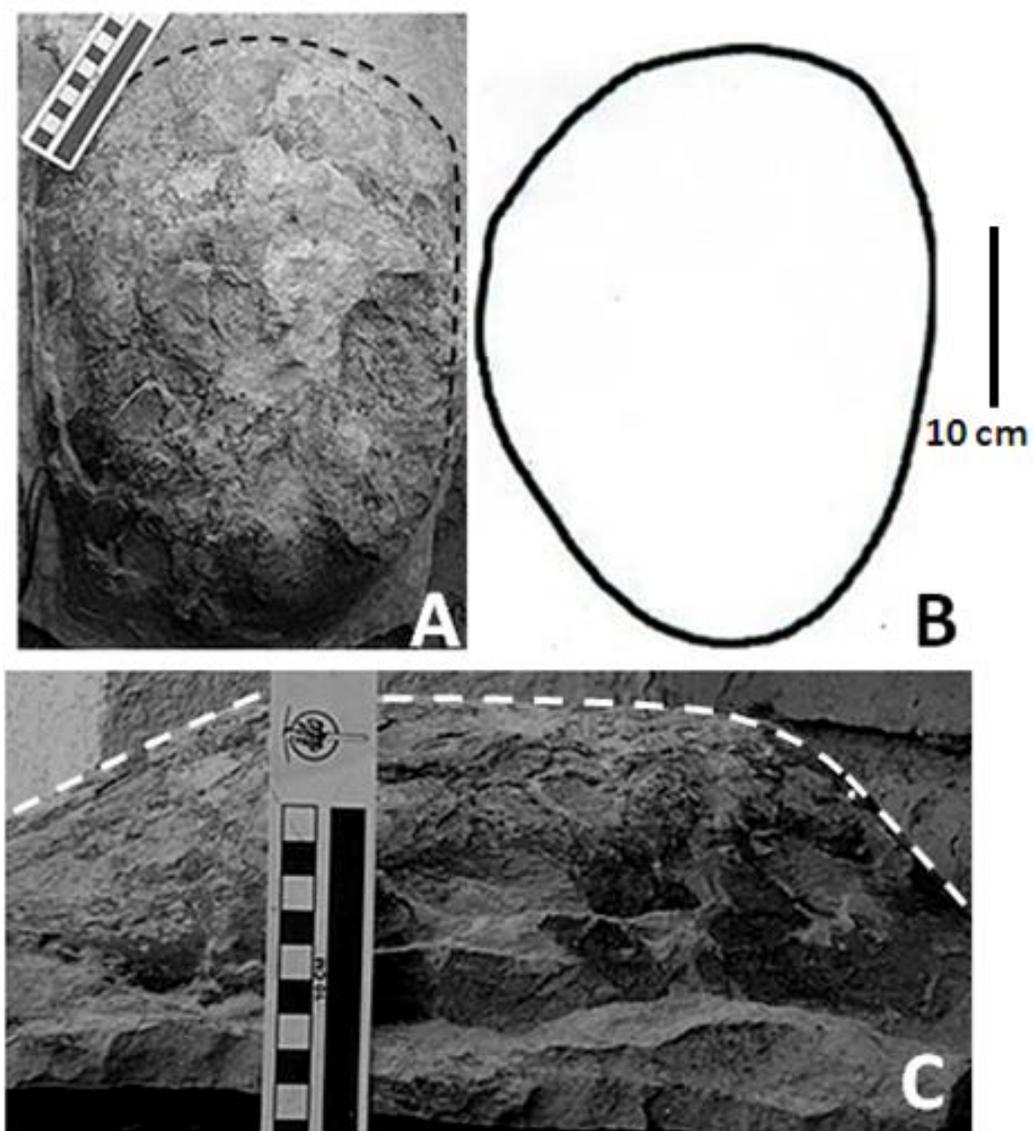


Figura 44. A) Fotografía de la laja que contiene a I7 (escala: 10 cm). B) Esquema interpretativo de su morfotipo. C) Vista del relieve negativo de la misma. Las líneas punteadas en A y B indican los contornos aproximados de la icnita en la laja.

Discusión particular.

Se discutirá la asignación taxonómica de Titanosauria para la icnita I7, la designación ontogenética y las condiciones sedimentológicas originales al momento de registrarse la icnita.

Asignación taxonómica.

Thulborn (1990) mencionó las siguientes características para las icnitas podiales de Sauropoda:

1. En rastros pobremente preservados, las icnitas solo se observan como depresiones ovales o subcirculares sin mucho detalle.
2. Los ejemplares mejor preservados revelan que tienen contorno aproximadamente oval con una serie de muescas alrededor del margen; las cuales representan impresiones de garras.
3. Icnitas con FL ligeramente más grandes que FW.
4. Las impresiones son ovales y en algunos casos el margen interior es más profundo que el exterior.
5. FL de 90 –100 cm, a veces de 50 cm.

No se han recuperado rastros completos en la zona de estudio; por lo que no es posible obtener más información respecto al desplazamiento de estos dinosaurios dentro de la misma. Tampoco se puede comprobar la característica uno mencionada por Thulborn (1990).

La icnita I7 cumple con las características dos (aunque no presenta garras), tres y cuatro (aunque la profundidad es similar en toda la icnita) mencionadas por Thulborn (1990; **Fig. 44**). La morfología de la icnita I7 indica que fue producida por un Sauropoda; siendo evidencia contundente de su presencia en la zona de estudio.

Titanosauria fue el único grupo de Sauropoda sobreviviente durante el Cretácico Tardío, distribuyéndose en lo que actualmente es norte y Sudamérica, Europa, centro y sudeste de Asia, África, Madagascar, India y Australia (Upchurch *et al.*, 2004; Fowler y Sullivan, 2011; Farlow, 1992). El descubrimiento de una vértebra de Titanosauria en la Antártida confirma que fueron un grupo ampliamente distribuido por todas las masas continentales alrededor del Mundo durante el Cretácico Tardío (Cerdeira *et al.*, 2012). A pesar de su amplia distribución, estos Sauropoda fueron raros tanto en Norteamérica como en Asia durante finales del Cretácico (Holtz Jr, 2007).

No hay reportes previos de elementos óseos encontrados en el Grupo Cabullona. No obstante, la edad Cretácico Tardío (Campaniano) de la icnita I7 indica que fue producida por un individuo perteneciente a Titanosauria.

Designación ontogenética.

La FL de la icnita I7 es menor al rango de la característica cinco mencionada por Thulborn (1990). Se interpreta que fue producida por un Sauropoda que no había alcanzado su tamaño máximo de adulto; siendo posiblemente un subadulto.

Condiciones sedimentológicas.

La icnita I7 no cuenta con marcas digitales (garras). Se ha propuesto que esta característica puede estar relacionada con condiciones físicas de la superficie original al momento de que el dinosaurio se apoyara sobre ella: humedad, textura y composición (González-Riga y Calvo, 2009). Lo anterior se ha determinado con base en lo observado para casos de icnitas de Sauropoda sudamericanos que solo muestran una forma ovalada (Calvo y Mazzetta, 2004; González-Riga y Calvo, 2009).

Ornithischia Seeley, 1887

Ornithopoda Marsh, 1881.

Hadrosauridae Cope, 1869.

Características generales del morfotipo: Icnitas tridáctilas, con simetría mesaxónica, dígitos robustos y puntas redondeadas. *Hypex* con forma de “U”. Talón amplio y redondeado. Configuración circular a elipsoidal. FL≈FW.

Las icnitas de este morfotipo coinciden con las características mencionadas. Las diferencias o variaciones presentes, así como las descripciones de los rastros, se abordan a continuación.

Rastros.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como **R2 (Fig. 45)**.
- **Procedencia** Sitio Carro Quebrado.

Rastro original *in situ*, localizado estratigráficamente en la base de la cantera principal (**Fig. 8**).

Descripciones:

- **Icnitas:** Sus FL están en el intervalo de 35.7-49.2 cm, con un promedio de 41,39 cm; mientras que FW, en el intervalo de 38.7–44.5 cm y un promedio de 41.76 cm (**Cuadro 32**); por lo que se consideran huellas de un Ornithopoda grande. Los α_{totales} están en el intervalo de 51-86°, con un valor promedio de 67.38° (**Cuadro 33**). Todas las icnitas son podiales.

Cuadro 32. FL y FW de las icnitas del rastro R2.

Icnita	FL (cm)	FW (cm)
R2-1 Der	39.5	39.5
R2-2 Der	35.7	43
R2-3 Izq	41.2	42.5
R2-4 Der	41.2	44.5
R2-5 Izq	49.2	41.5
R2-6 Der	39.8	44.2
R2-7 Izq	42	40.2
R2-8 Der	42.5	38.7
Promedios	41.39	41.76

Cuadro 33. α de las icnitas del rastro R2.

Icnita	α (°)		
	D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
R2-1 Der	25	35	60
R2-2 Der	38	48	86
R2-3 Izq	36	38	74
R2-4 Der	33	39	72
R2-5 Izq	20	31	51
R2-6 Der	32	34	66
R2-7 Izq	31	39	70
R2-8 Der	31	29	60
Promedios	30.75	36.63	67.38

En esta sección no se incluyeron DL y DW debido a que datos similares se utilizarán más adelante en la discusión particular sobre la asignación taxonómica de las icnitas de este rastro (en la metodología de Moratalla *et al.*, 1988).

- **Rastro:** Rastro de 8 icnitas podiales consecutivas (5 Der y 3 Izq) pertenecientes a un mismo individuo bípedo. Aproximadamente, a 40° en dirección SE-NE respecto al norte actual.

TL del rastro es de 1327 cm, con TW de 67.3 cm. PL y SL promedio son 161.57 y 321.5 cm, respectivamente (**Cuadros 34 y 35**). El valor promedio de ANG es 171.8° (**Cuadro 36**).

Cuadro 34. PL y su promedio dentro del rastro R2.

PL	Distancia (cm)
R2-2 a 3	157.3
R2-3 a 4	166.3
R2-4 a 5	162
R2-5 a 6	155.8
R2-6 a 7	161.5
R2-7 a 8	166.5
Promedio	161.57

Cuadro 35. SL y su promedio dentro del rastro R2.

SL	Distancia (cm)
R2-1 a 2	326.5
R2-2 a 4	319
R2-3 a 5	324
R2-4 a 6	316.2
R2-5 a 7	316.3
R2-6 a 8	327
Promedio	321.5

Cuadro 36. ANG y su promedio dentro del rastro R2. El paso indicado es a partir del cual fueron medidos los ángulos.

ANG	(°)
R2-3	166
R2-4	175
R2-5	175
R2-6	176
R2-7	167
Promedio.	171.8

Condiciones y tipo de preservación.

Las icnitas se encuentran conservadas en una capa de lodolita con múltiples grietas de desecación. Sus contornos son continuos y bien definidos. Son poco profundas (de 1-2 cm) y no se observan impresiones de otros elementos como piel o cojinetes. En R2-2 y R2-3 se observan impresiones de sus dígitos con talones incompletos (**Fig. 45 B y C**).

Las diferencias observables en algunas de las formas y en las posiciones de los *hypex* a lo largo del rastro se deben a las condiciones de resistencia del sedimento más que a caracteres con valor diagnóstico en la morfología podial del autor de las icnitas. Es posible que el sedimento mostrara rigidez al momento del paso del dinosaurio debido a la poca humedad que demuestra la presencia de grietas de desecación en la roca (**Fig. 8 B, 9 B**). Por lo tanto, a pesar de que son icnitas poco profundas y sus contornos no son muy claros a simple vista por efecto de su preservación, se consideran icnitas verdaderas.

Valores obtenidos a partir de cálculos.

El valor h es 271.77 cm. La proporción SL/h es de 1.18; por lo que el modo de andar era una caminata. La velocidad es 1.7 m/s (6.12 km/h).

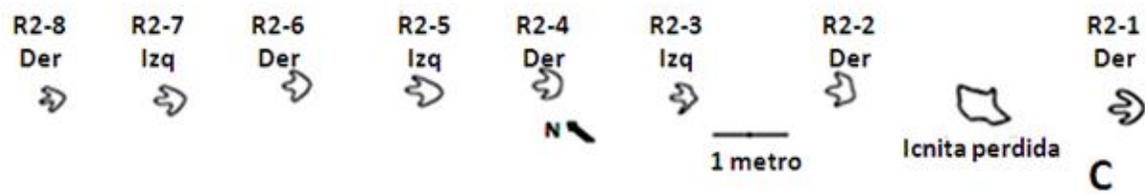
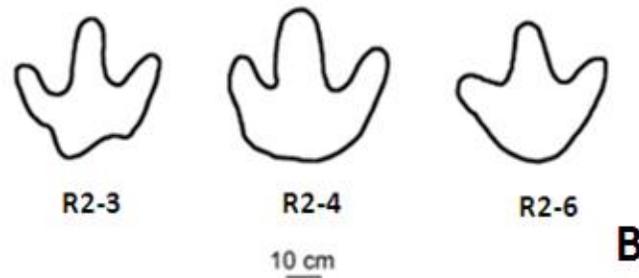
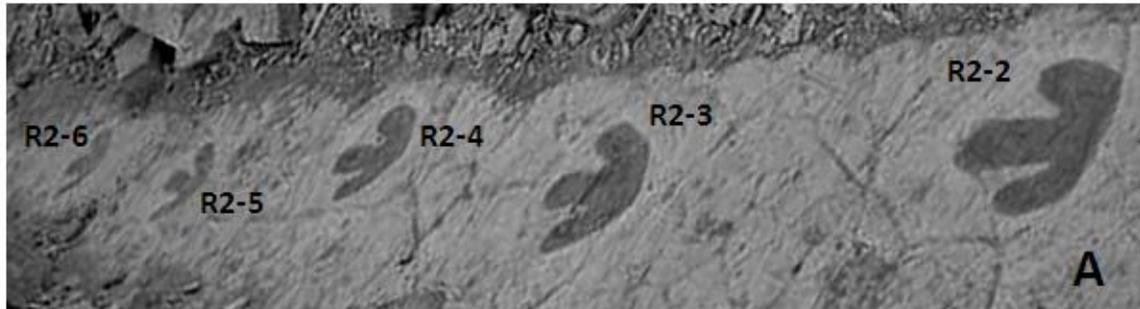


Figura 45. Rastro R2. A) Vista parcial del rastro resaltado en campo. B) Variación de las icnitas observada a lo largo del rastro. C) Esquema de la disposición de las icnitas en el rastro completo. Las icnitas dentro del rastro tienen un arreglo muy lineal y R2-2 y R2-3 tienen talones incompletos.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como R3 (Fig. 46).
- **Procedencia:** Sitio Carro Quebrado.

Rastro original *in situ*, localizado estratigráficamente en la parte media de la cantera principal (Fig.8).

Descripciones:

- **Icnitas:** Las icnitas podiales en que se observa mejor la morfología del morfotipo son R3-5, 7, 8 y 13, siendo R3-7 la mejor conservada (Fig. 46 B). A pesar de que R3-7 tiene una fractura en el talón, su morfología general no se ve afectada (Fig. 46 B). Con base en ella se definieron la mayoría de los caracteres morfológicos y morfométricos descritos para las icnitas de este rastro. FL es de 47.1 cm; mientras que FW, de 47.3 cm (Cuadro 37). α_{total}

es de 38° (**Cuadro 38**). DL está en el rango de 14.3-25 cm; mientras que DW, entre 13-18 cm (**Cuadro 39**).

La morfología general de las icnitas es similar a la de la icnita R3-7; salvo por la forma del margen posterior del talón de R3-5 (se observa bilobulada; **Fig. 46 C**). La morfología del resto de las icnitas no se ajustan a la descripción anterior al tener dimensiones y profundidades mucho mayores, con contornos poco definidos y en algunos casos, impresiones incompletas (R3-10, 9 y 11; **Fig. 46 C**).

Dentro del rastro R3 solo se conservan 3 icnitas manuales izq (R3-6, 10 y 14), posicionadas anterolateralmente respecto a sus respectivas impresiones podiales (**Fig. 46 C**). Su FL promedio es de 23.23 cm; mientras que su FW, de 21.33 cm (**Cuadro 40**). Las icnitas manuales tienen formas subredondeadas, excepto en R3-10 que se observa afectada por la erosión en la roca (con forma creciente; **Fig. 46 C**).

Cuadro 37. FL y FW de la icnita R3-7.

icnita	FL (cm)	FW (cm)
R3-7 (Podial Izq)	47.1	47.3

Cuadro 38. α de la icnita R3-7.

α (°)		
D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
19	19	38

Cuadro 39. DL y DW de la icnita R3-7.

Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
14.3	13	25	18	22	14,5

Cuadro 40. FL y FW de las icnitas manuales del rastro R3.

Icnitas	FL (cm)	FW (cm)
R3-6 (Manual Izq)	20.4	18.9
R3- 10 (Manual Izq)	22.5	21.6
R3- 14 (Manual Izq)	26.8	23.5
Promedios	23.23	21.33

- **Rastro:** Rastro de 14 icnitas consecutivas de un mismo individuo: 6 podiales Der, 5 podiales Izq y 3 manuales Izq (**Fig. 46**). Aproximadamente, a 20° en dirección SO-NE respecto al norte actual.

La TL del rastro es de 1011.5 cm, con TW de 102.5 cm. Con base en las icnitas R3-4 a 8 (**Fig. 46**), PL y SL son 93.23 y 169.1 cm, respectivamente (**Cuadros 41 y 42**). El ANG promedio entre dichas icnitas es de 141.5 ° (**Cuadro 43**). Las icnitas manuales R3-6, 10 y 14 están separadas entre sí por 358 cm (R3-6 a R3-10) y 397.5 cm (R3-10 a R3-14).

Las icnitas R3-11 y 12 corresponden a impresiones podiales Der (**Fig. 46 C**). Más que a un rasgo anómalo, ello se debe a que en esta parte del rastro se encuentra muy cercana la pared vertical de la cantera. Seguramente, la impresión Izq faltante entre ambas icnitas se encuentra debajo de las capas de roca cercanas. Por lo tanto, no es posible apreciarla y está prácticamente perdida dentro del rastro.

Cuadro 41. PL y su promedio dentro del rastro R3.

PL	Distancia (cm)
R3-4 a 5	73.2
R3-5 a 7	84.5
R3-7 a 8	122
Promedio	93.23

Cuadro 42. SL y su promedio dentro del rastro R3.

SL	Distancia (cm)
R3-4 a 7	143.1
R3-5 a 8	195.1
Promedio	169.1

Cuadro 43. ANG y su promedio dentro del rastro R3. El paso indicado es a partir del cual fueron medidos los ángulos.

ANG	(°)
R3-5	143
R3-7	140
Promedio	141.5

Condiciones y tipo de preservación.

Las diferencias morfológicas entre las icnitas pudieron resultar parcialmente por el desgaste en la roca al momento de quedar expuestas a la intemperie o por la actividad de extracción en la cantera. En las icnitas R3-8 y 13 se observan estructuras similares a cojinetes que también podrían deberse al desgaste de la roca (**Fig. 46 C**).

Algunas de las icnitas mejor preservadas son subimpresiones que se observan en niveles inferiores al de la capa superficial original (**Fig. 46 A**). Su profundidad (de hasta 10 cm en algunos casos) indica que las generó un dinosaurio pesado y que el sustrato debió encontrarse bajo condiciones de humedad importantes. Su consistencia debió ofrecer poca resistencia al momento que el autor se apoyó sobre él.

R3-7 se considera una icnita verdadera debido a que se encontró en la posición más alta dentro de la capa de roca portadora (cerca del contacto con el siguiente estrato).

Valores obtenidos a partir de cálculos.

Con base en el valor FL de R3-7 (47.1 cm; **Fig. 46 B**), el valor de h es 312.1 cm y se considera la icnita de un Ornithopoda grande. La proporción SL/h es de 0.54; por lo que el modo de andar era una caminata. La velocidad calculada es de 0.49 m/s (1.76 km/h).

Cabe destacar que los parámetros de PL, SL y aquellos relacionados con ellos (ANG, modo de andar y velocidad) se presentan con carácter estimativo con base en las icnitas mejor preservadas. Las condiciones de preservación y alteración posterior en las icnitas pudieron influir en las medidas y datos obtenidos.

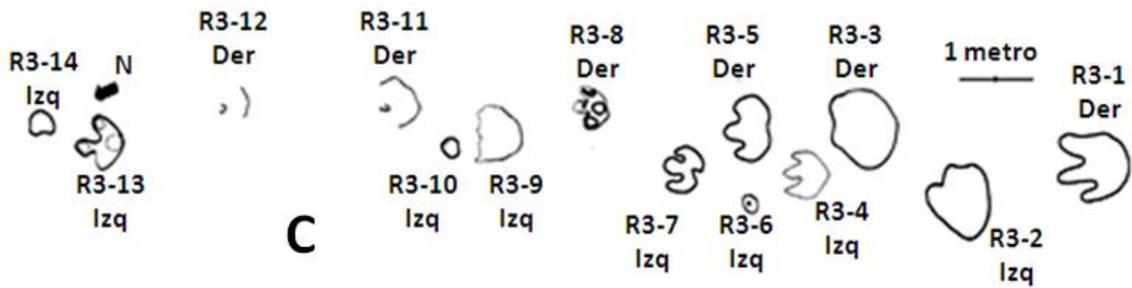
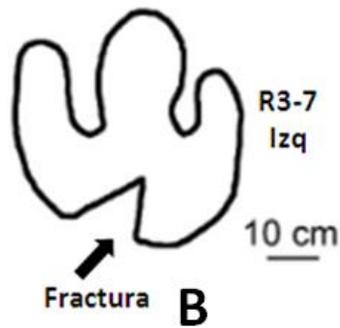
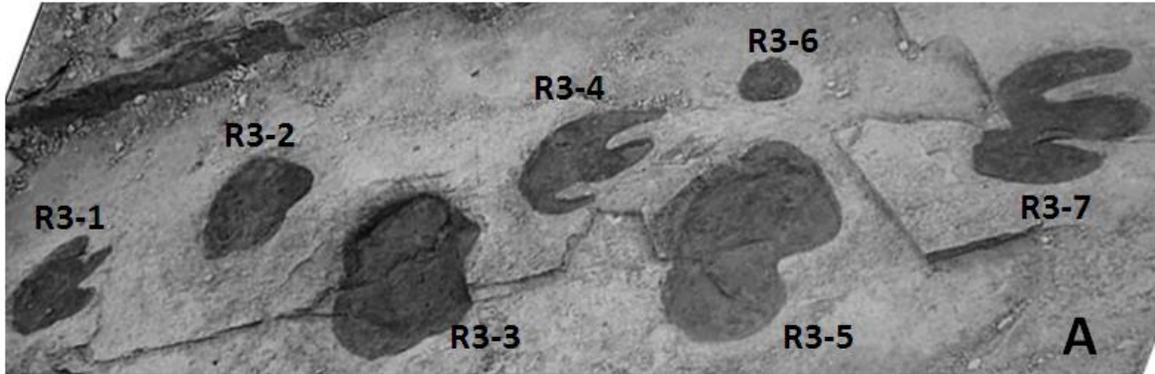


Figura 46. Rastro R3. A) Fotografía de la vista parcial en campo del rastro resaltado. B) Esquema interpretativo de la morfología de la icnita R3-7, indicando la fractura en el talón. C) Esquema interpretativo de la disposición de las icnitas en el rastro completo. Los tamaños y morfologías varían respecto a la forma original (R3- 7) debido a la preservación y a que la mayoría de las icnitas son subimpresiones.

Ícnita individual.

- **Material referido:** Calca plástica determinada como **I8**.
- **Procedencia:** Unidad litológica en estudio dentro del área general Ejido Esqueda.

Ícnita podial original aislada, indeterminada estratigráficamente. Sin referencia de su dirección respecto al norte actual (**Fig. 47**).

Descripción: FL es de 26.1 cm, con FW de 21.6 cm (**Cuadro 44**). α_{total} de 54° (**Cuadro 45**). DL está en el rango de 4.4-10.6 cm; mientras que DW, entre 6-8.8 cm (**Cuadro 46**).

Se consideraría la ícnita de un Ornithopoda grande debido al valor de FL. Tomando en cuenta el valor de 25 cm, la FL de I8 se encuentra muy cercana al límite para esta diferenciación entre Ornithopoda grandes o pequeños (FL= 25 cm; **Cuadros 1 y 44**). Debido a esta estrecha cercanía entre valores, el dinosaurio que generó la ícnita I8 pudo ser un individuo subadulto a pesar de considerarse una ícnita de Ornithopoda grande. Su FL es casi la mitad del tamaño promedio de las otras ícnitas de Hadrosauridae descritas en este trabajo.

Cuadro 44. FL y FW de la ícnita I-8.

Ícnita	FL (cm)	FW (cm)
I8	26.1	21.6

Cuadro 45. α de la ícnita I8.

α (°)		
D _{II} -D _{III}	D _{III} -D _{IV}	Total
27	27	54

Cuadro 46. DL y DW de la ícnita I8.

Dígito II		Dígito III		Dígito IV	
DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)	DL (cm)	DW (cm)
4,4	6	10.6	8,8	5.8	7.2

Tipo de preservación.

Se considera una ícnita verdadera debido a que muestra un contorno bien definido (Lockley, 1993).

Valor obtenido a partir de cálculos.

El valor h es 165.92 cm.

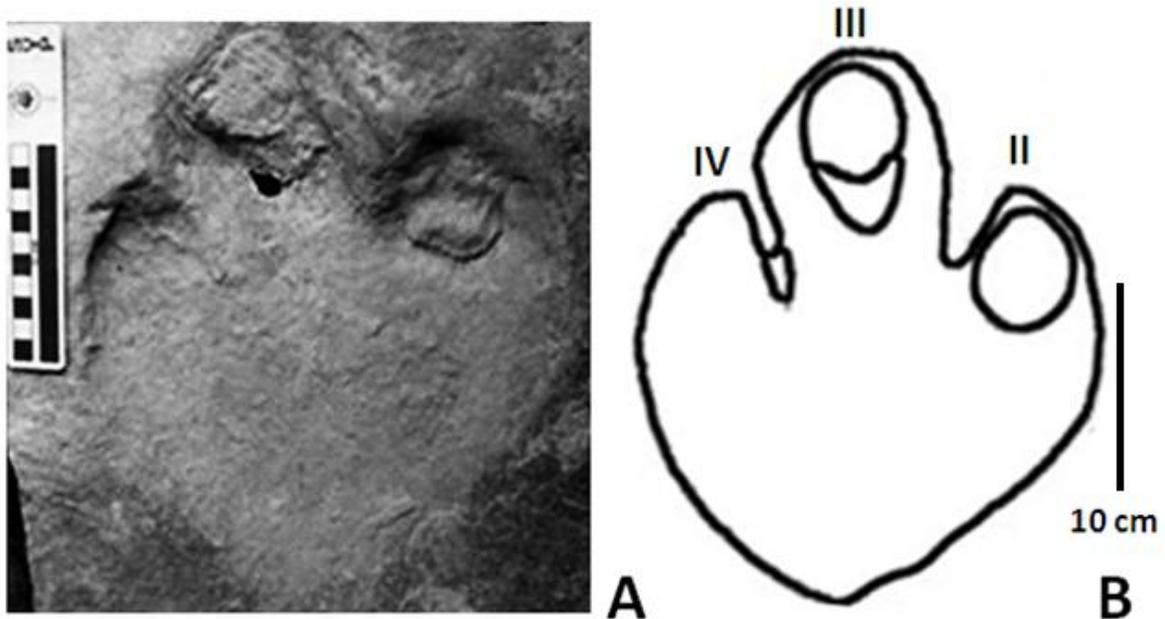


Figura 47. Ichnite I8. A) Fotografía de la icnita (escala: 10 cm). B) Esquema interpretativo de su morfología. Los dígitos II y IV se nombraron arbitrariamente.

Discusión particular.

Se discutirán varios aspectos de las icnitas de este morfotipo: la asignación taxonómica dentro de Hadrosauridae, la disposición de las icnitas dentro de los rastros R2 y R3 con las inferencias de comportamiento que se puedan realizar, la designación ontogenética de los individuos que las generaron y su posible relación con icnogéneros de Hadrosauridae.

Asignación taxonómica.

Las icnitas de Hadrosauridae e Iguanodontia basales comparten similitudes y son difíciles de diferenciar con certeza (Thulborn, 1990). Algunos criterios prácticos para asignar icnitas a la familia Hadrosauridae antes que Iguanodontia basales fueron definidos por Thulborn (1990):

1. La edad geológica a que se asignan las icnitas (Cretácico Tardío principalmente para Hadrosauridae).
2. La relación de las icnitas con áreas geográficas frecuentadas por Hadrosauridae.
3. La posible asociación de las icnitas con partes corporales fosilizadas de Hadrosauridae.
4. La presencia de membranas interdigitales en las icnitas.

El criterio cuatro es poco confiable y ambiguo (Thulborn, 1990). Esta característica no se ha reportado extensivamente como diagnóstica para icnitas de Hadrosauridae (Thulborn, 1990).

La edad de las rocas portadoras de las icnitas en el área de Esqueda, Sonora, es Campaniano Tardío (González-León, 2012, com. pers.), tal como lo indica el criterio uno. No se han encontrado asociaciones entre icnitas y fósiles corporales de Hadrosauridae en la zona en estudio. No obstante, restos esqueléticos de Hadrosauridae han sido previamente reportados en el Grupo Cabullona (Lucas *et al.*, 1995; Duarte-Bigurra, 2013). Debido a que la unidad litológica portadora de dinosauricnitas ha sido asignada al Grupo Cabullona (González León, 2012, com. pers.), se cumple el criterio tres. Con base en los criterios uno, dos y tres, se puede asegurar que las icnitas del rastro R2, R3 e I8 fueron realizadas por individuos pertenecientes a la familia Hadrosauridae.

Thulborn (1990) mencionó las siguientes características para las icnitas de Hadrosauridae:

1. Icnitas tridáctilas y mesaxónicas.
2. $FL \approx FW$. Algunas veces, con impresiones de los metatarsos.
3. Dígitos cortos y anchos, con contornos fuertemente redondeados, algunas veces ocasionándole a la icnita una “forma de trébol”.
4. Los dígitos II y IV son ligeramente más cortos que el III, con FL, formas y α aproximadamente similares.
5. α_{total} de los dígitos II y IV es comúnmente alrededor de 65° , teniendo como rango $55-80^\circ$.
6. Talón redondeado.

Las icnitas de los rastros R2, R3 e I8 cumplen con las características mencionadas anteriormente. Solo el valor de α_{total} en R3-7 e I8 son menores al mencionado en el punto cinco; siendo de 38 y 54° , respectivamente. Algunas icnitas del rastro R2 (R2-2 y 3) y en R3 (R3-5) no tienen talones redondeados por efecto tafonómico como lo menciona el punto seis.

El rastro R2 (**Fig. 45**) muestra un claro desplazamiento bípedo al solo contener icnitas podiales. Thulborn (1990) también mencionó las siguientes características para rastros de Hadrosauridae con un desplazamiento bípedo:

1. Rastros moderadamente estrechos, con un ligero patrón de zig-zag.
2. ANG de alrededor de 160°, siendo algunas veces tan bajo como 140°.
3. Icnitas podiales con rotación interna de aproximadamente 18° respecto a la línea media imaginaria. Raramente, con marcas de la cola.
4. Proporción SL/FL usualmente alrededor de 6/1, con un rango de 4/1-7/1.

La rotación mencionada en el punto tres no se consideró en este trabajo debido a que no es muy evidente en el rastro R2. Una diferencia observada es la proporción SL/FL. El valor mencionado en el punto cuatro es menor al calculado para el rastro R1 (siendo de 7.77). Otra característica distinta es el valor de ANG mencionado en el punto dos. Este valor es mucho más alto en el rastro R2 (171.8°) respecto al mencionado por Thulborn (1990). Dicho ANG en el rastro R2 es similar al observado en rastros de Theropoda de talla grande, el cuál es de 160-180° según Thulborn (1990).

Los rastros de Theropoda suelen ser más estrechos; con PL y SL más largos (Lockley y Hunt, 1994). Por otra parte, la correcta identificación entre las icnitas de Theropoda y Ornithopoda de talla grande puede ser complicada en la práctica debido a sus posibles similitudes morfológicas (Moratalla *et al.*, 1988).

Con base en las diferencias observadas en el rastro R2 y para sustentar correctamente la identificación realizada, además de la morfología de las icnitas, se recurrió al análisis multivariado propuesto por Moratalla *et al.* (1988; **Cuadro 47**). En esta metodología se retomaron los datos de FL y FW mostrados en el cuadro 32 debido a que son parámetros equivalentes a L y W. También en esta sección se utilizaron datos sobre largo y ancho digitales similares a DL y DW no expresados anteriormente (Ln, BLn, WBn y WMn).

Los resultados de las pruebas desarrolladas mediante este análisis indicaron que el rastro R2 fue generado por un Ornithopoda (**Cuadro 48**). Por lo tanto, los resultados anteriores, junto a los criterios morfológicos, apoyan fuertemente la asignación taxonómica para estas icnitas.

Cuadro 47. Valores calculados a partir del rastro R1 de acuerdo a la metodología propuesta por Moratalla *et al.* (1988). L, W y sus promedios aparecen en el **cuadro 32** como FL y FW al ser parámetros equivalentes.

Icnita	K (cm)	M (cm)	Dígito	Ln (cm)	BLn (cm)	WBn (cm)	WMn (cm)
R2-1 Der	19.5	17.6	II	32.5	13.2	9	8.3
			III	39.5	22	10.5	9.5
			IV	37	20	10	10.5
R2-2 Der	21.5	17	II	31.3	10	9	6
			III	35.7	18.7	14.5	10.2
			IV	30.2	15	14	8.5
R2-3 Izq	23.5	20.5	II	36.7	14.3	9.8	8
			III	41.2	21.2	11.5	9.2
			IV	33.4	13.3	8.5	7.5
R2-4 Der	23	21.5	II	34.5	12	11	9
			III	41.2	21.2	14.6	12.5
			IV	37	16	10.7	8.5
R2-5 Izq	31.2	27	II	44.6	13.8	8.2	6.7
			III	49.2	21.5	12.5	10.5
			IV	36.5	10.7	11.2	8.1
R2-6 Der	25.5	24	II	33.2	9	11.1	8.6
			III	39.8	16.7	12	9.6
			IV	34.3	11.2	10	8.8
R2-7 Izq	25.2	20.3	II	37.6	13.2	10	9.1
			III	42	21	10.5	9.5
			IV	31.1	12.6	10.9	9.3
R2-8 Der	20.8	24	II	34.6	15.2	10.6	8.1
			III	42.5	21.2	9.2	8.5
			IV	37.2	14.5	10.9	10
Promedios	23.78	21.49	II	35.63	12.59	9.84	7.98
			III	41.39	20.44	11.91	9.94
			IV	34.59	14.16	10.78	8.9

Cuadro 48. Valores obtenidos en este estudio comparados con los parámetros propuestos por Moratalla *et al.* (1988) que aparecen en los **cuadros 47 y 32**. Todos los resultados indican que las icnitas del rastro R2 fueron generadas por un Hadrosauridae.

Parámetros	Valores y probabilidad de Theropoda u Ornithopoda (de acuerdo a Moratalla <i>et al.</i> 1988).	Este estudio
L / W	80.0% Theropoda >1.25> Ornithopoda 88.2%	0.99
L / K	70.5% Theropoda >2.00> Ornithopoda 88.0%	1.74
L / M	65.0% Theropoda >2.00> Ornithopoda 90.7%	1.93
BL2 / WMII	76.1% Theropoda >2.00> Ornithopoda 97.4%	1.58
BL3 / WMIII	72.7% Theropoda >2.20> Ornithopoda 97.7%	2.06
BL4 / WMIV	76.1% Theropoda >2.00> Ornithopoda 97.6%	1.59
LII / WBII	84.6% Theropoda >3.75> Ornithopoda 90.2%	3.62
LIII / WBIII	70.6% Theropoda >4.00> Ornithopoda 91.5%	3.48
LIV / WBIV	73.7% Theropoda >3.75> Ornithopoda 93.4%	3.21

Disposición de los rastros e inferencias de comportamiento.

El valor ANG del rastro R2 ocasiona que las icnitas estén prácticamente alineadas. Se ha observado que los rastros de animales bípedos y cuadrúpedos tienden a estar más alineados conforme se incrementa su velocidad y modo de desplazamiento (Alexander, 1989; Lockley, 1993). Los rastros son más estrechos y con pasos más largos durante una carrera respecto a los que representan caminatas (Alexander, 1989; Lockley, 1993; **Fig. 48**).

La velocidad absoluta calculada para el rastro R2, así como el modo de andar, no indican una clara tendencia hacia una carrera. Por lo tanto, a pesar de su similitud, no hay evidencia a favor de explicar la disposición estrecha de R2 como resultado de un desplazamiento rápido.

El patrón observado en R2 es similar a un caso observado en la Formación Winton, del Cretácico (Albiano Tardío-Cenomaniano) de Australia (**Fig 49 A y C**). Originalmente, las icnitas más grandes dispuestas en un rastro de esa área fueron interpretadas por Thulborn y Wade (1984) como pertenecientes a un Theropoda que habría causado la famosa interpretación de “una estampida de dinosaurios” con base en las direcciones y velocidades observadas en icnitas más pequeñas. Posteriormente, se dudó de esta interpretación y se consideró un Ornithopoda como el autor de éstas icnitas (Paul, 1988).

Romilio y Salisbury (2011) demostraron que el rastro fue producido por un Ornithopoda mediante un análisis basado en el mismo método multivariado de Moratalla *et al.* (1988) usado en este estudio. La disposición de las icnitas es estrecha, tal como en el rastro R1 (**Fig 49**).

Thulborn y Wade (1984) mencionaron que el rastro en cuestión tenía un ligero patrón en zig-zag y explicaron que indicaba una clara tendencia a desacelerar durante el desplazamiento. Romilio y Salisbury (2011) mencionaron que las interpretaciones de Thulborn y Wade (1984) podrían ser incorrectas al observar que el rastro muestra que las icnitas Der e Izq se cruzan entre las zancadas contrarias. De acuerdo con Breithaupt *et al.* (2006), este patrón indicaría, con base en observaciones hechas en emús, que el dinosaurio posiblemente se detenía a la mitad de su zancada al desplazarse.

El rastro R2 muestra similitud con el patrón visto en las icnitas de la Formación Winton (**Fig 49**). También muestra un cruce parcial entre icnitas y zancadas contrarias (aunque no llegan a cruzar completamente la línea media de las mismas como en el caso de las icnitas de la Formación Winton). Posiblemente, el dinosaurio que generó el rastro R2 tuvo un desplazamiento ligeramente pausado que influyó la disposición de sus icnitas. Romilio y Salisbury (2011) mencionaron que la velocidad calculada por Thulborn y Wade (1984) podría ser engañosa debido al patrón observado en las icnitas de la Formación Winton. Con base en lo anterior, la velocidad aquí calculada también pudo estar influenciada por la disposición vista en el rastro R2 debido al desplazamiento pausado antes indicado.

Dentro de R2, las icnitas R2-2 y 3 tienen talones incompletos (**Fig. 45 B y C**). De acuerdo a Thulborn (1989), la forma en la que un dinosaurio se apoyaba al desplazarse dependía de múltiples factores variables. Cuando se apoyaba solo con la parte distal de la pata, únicamente se conservaban impresiones de los dedos unidas por un margen posterior continuo (Thulborn, 1989). Lo anterior coincide con las formas visibles en R2-2 y 3, lo que indicaría que el dinosaurio no mantuvo el mismo apoyo durante todo su desplazamiento.

Por su parte, el rastro R3 contiene icnitas manuales y podiales. Actualmente, es aceptado que los miembros de Hadrosauridae utilizaban alternadamente las locomociones bípeda y cuadrúpeda (Lockley, 1993; Lockley y Wright, 2001). Las formas de las icnitas manuales de Ornithopoda varían desde subtriangular, creciente o subredondeada (Lockley y Wright, 2001) y carecen de impresiones digitales separadas (Currie, 1983).

Las impresiones manuales en rastros de Hadrosauridae se encuentran en un arco que varía de posición anterior a lateral; siendo generalmente anterolaterales respecto a las impresiones podiales (Lockley y Wright, 2001; **Fig 50**). Lo anterior coincide con las icnitas manuales observadas en R3; tanto en su morfología (circular y creciente), como en su posición respecto a las icnitas podiales (**Fig. 50**). La icnita R3-14 es la única impresión manual con morfología creciente dentro del rastro (**Fig. 50**). A pesar de ser una icnita izquierda, presenta una concavidad dirigida hacia lateral. Debido a que esta característica debería estar dirigida hacia medial respecto a la línea media del rastro (obs. pers.), se considera que la morfología de la icnita manual R3-14 es el resultado del desgaste en la roca posterior al registro de la icnita.

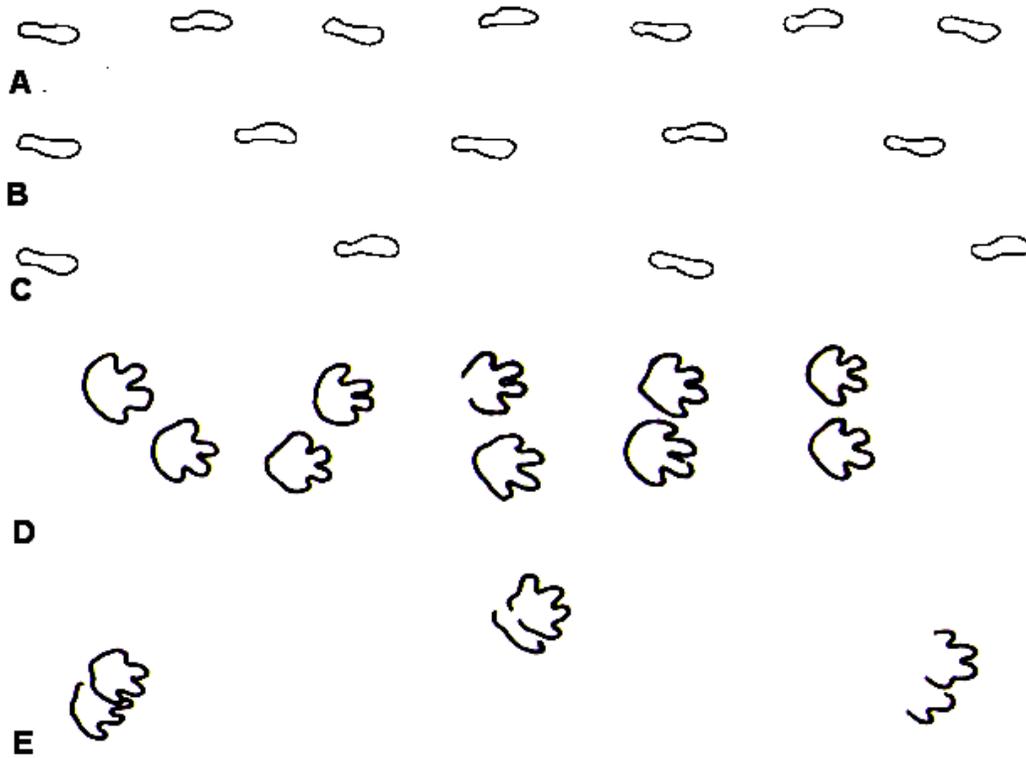


Figura 48. Diferencias en la disposición de rastros de bípedos de humano (A-C) y cuadrúpedos de hipopótamo (D-E) según distintos modos de andar: caminata lenta (A), caminata rápida (B), caminata en general (D) y Carrera (C y E). (A y B fueron tomadas de Alexander, 1989; D y E, de Lockley, 1993).

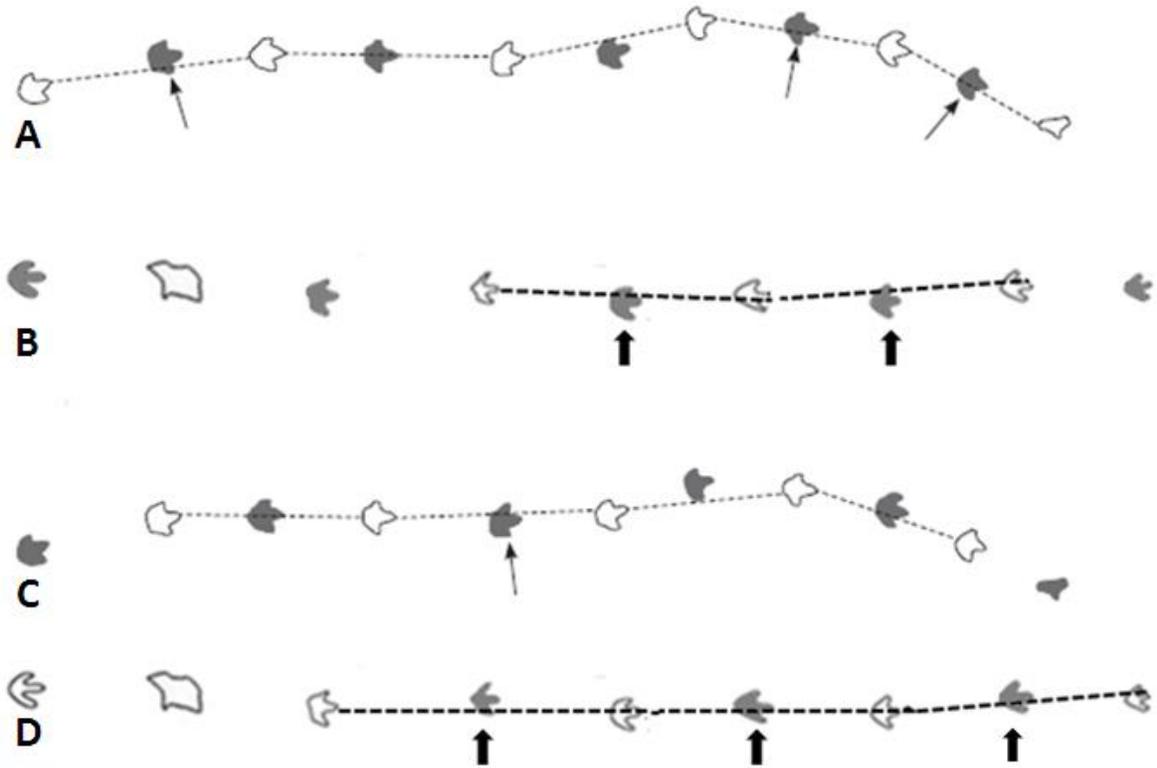


Figura 49. Comparación en la disposición de las icnitas en los rastros de la Formación Winton, Australia (A y C) y R2 en Esqueda, Sonora (B y D). A y B) Zancadas izquierdas (grises) con icnitas derechas cruzadas indicadas con flechas negras. C y D) Sancadas derechas (grises) con icnitas izquierdas cruzadas indicadas con flechas negras. Modificada de Romilio y Salisbury (2011) e ilustraciones directas del rastro R2 en estudio (No están a escala).

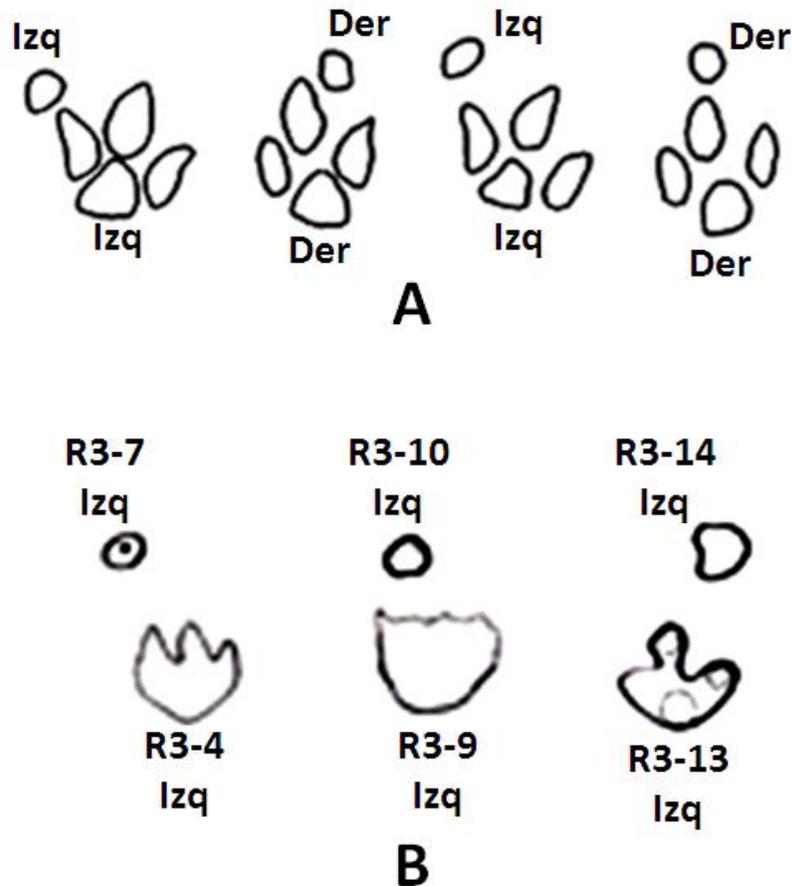


Figura 50. Comparación de la posición de icnitas manuales respecto a de las icnitas podiales en rastros de Ornithopoda: A) Icnicas de *Caririchnium* del Grupo Dakota, del Cretácico Inferior de Nuevo México (modificado de Lockley *et al*, 1994a), B) Icnicas del rastro R3 de Esqueda, Sonora.

Designación ontogenética.

La icnita I8, según sus dimensiones, representaría un individuo subadulto (**Fig. 47**). Lockley (1994) estimó la edad de los individuos que generaron icnitas de la icnoespecie *Caririchnium leonardi*, del Cretácico de Colorado. Calculó las dimensiones de los individuos que generaron las icnitas (a base de las FL observadas) y las comparó contra la curva de crecimiento propuesta para *Maiasaura* (Lockley, 1994).

Las icnitas de Colorado mostraron distintos tamaños y por consiguiente, representaban individuos de distintas edades (Lockley, 1994). Con base en sus comparaciones, Lockley (1994) obtuvo que las icnitas con FL de 20, 25-26, 32-33 y 36-37 cm fueron realizadas por individuos de 1, 2, 3 y 4 años de edad, respectivamente. Los individuos de 5-7 años de edad generaron icnitas con FL de 40-48 centímetros (Lockley, 1994). El tamaño de I8 (FL de 26.1 cm) indica un

individuo de 2 años de edad, según los resultados de Lockley (1994; **Fig. 51**). Así mismo, Lockley (1994) también mencionó una edad de 1-4 años para los Hadrosauridae subadultos que generaron las icnitas del icnogénero *Caririchnium* del Cretácico de Colorado (Dinosaur Ridge y Mosquero Creek). Por lo tanto, la icnita I8 correspondería a un individuo subadulto.

Además de lo anterior, el valor h de la icnita I8 (165.92 cm) es un poco mayor a la mitad del valor h de la icnita I7 ($312.1 \text{ cm}/2 = 156.05 \text{ cm}$), la cual es la más grande dentro de este morfotipo. Un organismo subadulto es un individuo que ha alcanzado la mitad del tamaño adulto (Ramírez-Velasco, com. pers., 2013). Por lo tanto, el valor h calculado también apoya que la icnita I8 haya sido producida por un subadulto.

El trabajo de Lockley (1994) sirve como una buena aproximación para obtener las posibles edades de los Hadrosauridae que generaron las icnitas en estudio. Las icnitas de los rastros R2 y R3 indicarían individuos adultos de posiblemente 5 a 7 años de edad (**Fig. 51**).

Por su parte, en un estudio estadístico más amplio, Matsukawa *et al.* (1999) infirieron la estructura poblacional de *Caririchnium leonardi* del Grupo Dakota en Norteamérica. Obtuvieron tres grupos a partir de las FL de las icnitas presentes: juveniles (16.5-21.7 cm), subadultos (21.7-29.3 cm) y adultos (29.3-55 cm; Matsukawa *et al.*, 1999). Con base en las categorías anteriores, la icnita I8 también correspondería a un subadulto. A diferencia de Lockley (1994), Matsukawa *et al.* (1999) asignaron categorías de edad y no edades (años) a los intervalos encontrados en sus análisis estadísticos.

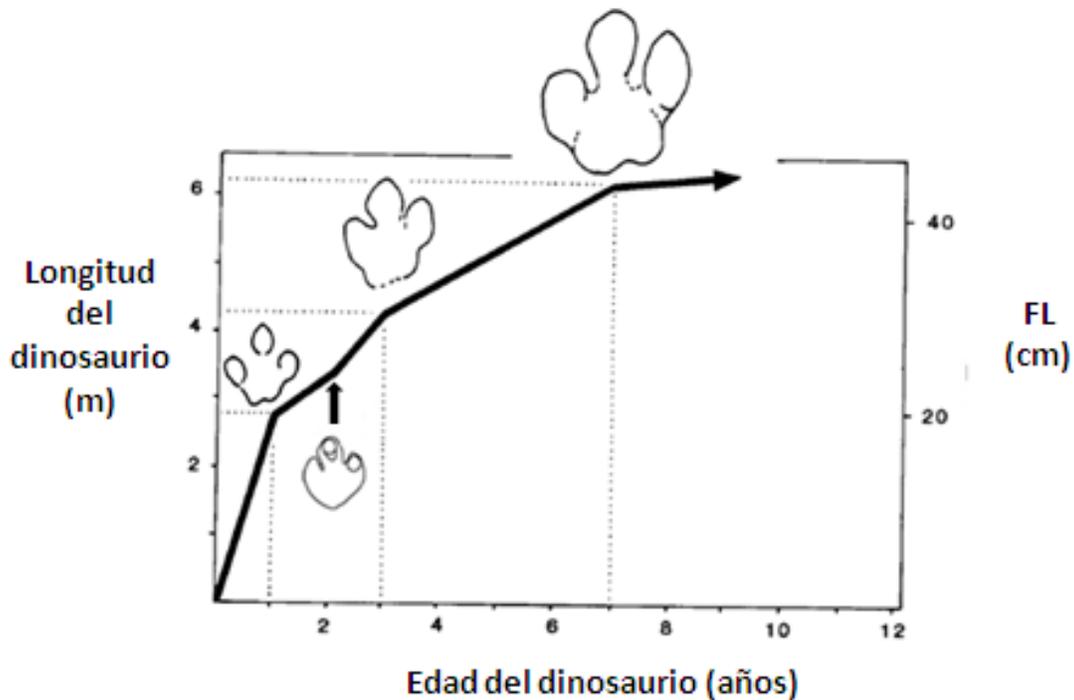


Figura 51. Modelo para determinar edades de Ornithopoda a partir del tamaño de sus icnitas. La flecha indica la posición de I8 dentro de esta curva con base en su longitud de 26.1 cm (modificada de Lockley, 1994).

Posible relación con icnogéneros de Hadrosauridae.

Sin considerar sus tamaños totales, las morfologías de I8 y R3-7 son muy similares (**Fig. 52 B y C**). Ello indicaría que también pertenecen a un mismo morfotipo. Ambas icnitas en estudio tienen semejanza con el icnogénero *Caririchnium* (en especial con la icnoespecie *C. leonardii*), el cual es sinónimo de *Hadrosauropodus* para Lucas *et al.* (2011; **Fig. 52 B, C y E**). Aunque las icnitas en este estudio tienen la forma del margen posterior del talón redondeado y en *C. leonardii* es bilobulado, la semejanza morfológica general coincide con esta icnoespecie (**Fig. 52 E**).

La morfología general de la icnita R3-7 se observa un poco más robusta comparada con las icnitas de R2. Ambos rastros se encuentran en capas de roca estratigráficamente cercanos dentro de la cantera principal en estudio (estratos 1 y 8; **Fig. 8 B**). Con base en ello, es parsimonioso suponer que R2 y R3 comparten un mismo morfotipo y que las diferencias morfológicas observadas se deben a factores de preservación más que a diferencias significativas entre las morfologías podiales de los dinosaurios que generaron ambos rastros.

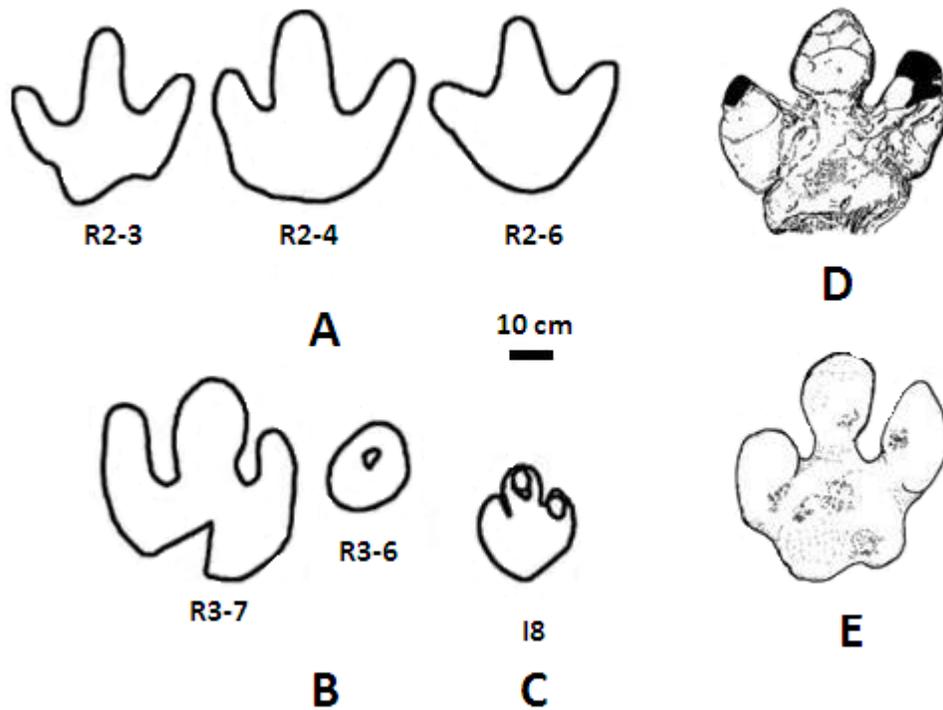


Figura 52. A) Icnitas de R2. B) Icnitas R3-7 y 6. C) Icnita aislada I8. Comparación de los icnogéneros *Hadrosauropodus* (D) y *Caririchnium* (E). Las morfologías de las icnitas en estudio muestran semejanza con el icnogénero *Caririchnium*. D y E fueron tomadas de Lucas *et al.* (2011). D y E) no están a escala.

DISCUSIONES GENERALES.

Importancia relativa del depósito icnológico de Esqueda, Sonora.

Previamente a la realización de este trabajo, se ignoraba que existiera evidencia icnológica dentro del Grupo Cabullona y que tuviera relación con los huesos y dientes de dinosaurios previamente reportados en el área.

Lockley (1993) mencionó cinco categorías para estimar la importancia relativa de los depósitos icnológicos en cuanto a la información paleontológica que pueden brindar:

- 1. Las huellas son los únicos restos de dinosaurios.**
- 2. Las huellas constituyen la mayor parte de las evidencias disponibles.**
 - a) Consistentes con los esqueletos conocidos.
 - b) No consistentes con los esqueletos conocidos.
- 3. Las huellas y los huesos aparecen casi en la misma proporción.**
 - a) Consistentes con los esqueletos conocidos.
 - b) No consistentes con los esqueletos conocidos.
- 4. Las huellas constituyen sólo una pequeña porción de las evidencias disponibles.**
 - a) Consistentes con los esqueletos conocidos.
 - b) No consistentes con los esqueletos conocidos.
- 5. No se conocen huellas.**

En este estudio, las categorías anteriores pueden considerarse desde diferentes enfoques. Tomando en cuenta la totalidad de la evidencia fósil en el Grupo Cabullona, las icnitas de Esqueda, Sonora solo aparecen en una proporción muy pequeña comparada con los restos esqueléticos. La categoría correspondiente sería la **número cuatro**.

Considerando individualmente a la unidad litológica en estudio, solo existen icnitas y no hay evidencia osteológica hasta el momento. La categoría correspondiente sería la **número uno**.

En la unidad litológica en estudio están representados icnológicamente grupos de dinosaurios de los que no se han encontrado restos oseos: Deinonychosauria y Titanosauria. También están presentes grupos que coinciden con los reportados previamente por Lucas *et al.* (1995) y Duarte-Bigurra (2013): Tyrannosauridae,

Hadrosauridae y por la mención de Ramírez-Velasco (2013): Ornithomimidae. Por su parte, Ceratopsidae, reportado por Lucas *et al.* (1995), no está presente icnológicamente.

La opción de “coincidencia parcial” no aparece en las categorías mencionadas por Lockley (1993). Su método solamente está basado en las icnitas cuya información es nueva o es consistente con hallazgos previos **(a)** o que proporciona evidencias suplementarias y contrastantes con el registro conocido **(b)**. Con base en las categorías anteriores, las icnitas incluidas en este trabajo son consistentes con los grupos previamente reportados y a la vez, proporciona nueva información en conjunto con la evidencia osea del Grupo Cabullona.

Comparación con faunas de dinosaurios norteamericanas contemporáneas como apoyo de las asignaciones taxonómicas realizadas.

Las asignaciones taxonómicas de las icnitas de Esqueda, Sonora se realizaron principalmente con base en características morfológicas y datos morfométricos lineales obtenidos a partir de mediciones. Las comparaciones entre las composiciones faunísticas reforzaron las identificaciones realizadas y evidenciaron la similitud, o diferencia, entre ellas o entre ambos tipos de registros (directo e indirecto).

En ocasiones se utilizan datos adicionales a la morfología de las icnitas para discriminar entre diferentes candidatos. Estos datos incluyen la edad geológica, el origen geográfico y la composición de la fauna local (Carrano y Wilson, 2001). Igualmente, la abundancia de los grupos conocidos mediante evidencia osteológica e icnológica ayuda a mejorar las identificaciones con base en la morfología de la icnita (Carrano y Wilson, 2001). Solo utilizar información geográfica o estratigráfica es controversial en la correlación entre icnitas y sus autores (Carrano y Wilson, 2001). Dado lo anterior, en este trabajo se utilizaron tanto las características morfológicas y datos morfométricos lineales y angulares antes mencionados; así como comparaciones de edad geológica y distribución geográfica entre la evidencia osteológica e icnológica de áreas geográficas cercanas y geológicamente correlacionables.

La fauna identificada a partir de las icnitas de Esqueda, Sonora, es comparable con otras faunas norteamericanas contemporáneas. Estas comparaciones permiten corroborar y complementar la presencia de aquellos grupos de dinosaurios ausentes del registro icnológico, pero presentes en el osteológico y viceversa. Es preferible la comparación entre componentes locales a otros geográficamente más distantes, así como las más comunes contra las más raras (Carrano y Wilson, 2001).

Las faunas con las que se comparó el registro de Esqueda, Sonora, pertenecen a las Formaciones Fort Crittenden en Arizona, Ringbone en Nuevo México y Cerro del Pueblo en Coahuila (**Fig. 53, Cuadro 49**).

Los dinosaurios reportados para el miembro medio de la Formación Fort Crittenden, en Adobe Canyon, Arizona, incluyen (con base en evidencia directa): Tyrannosauridae, Dromaeosauridae, Hadrosauridae y Ceratopsidae (Lucas y Heckert, 2005). McCord (1997) reportó un centro vertebral caudal de Titanosauria dentro de Adobe Canyon. Posteriormente, D'Emic *et al.* (2010) concluyeron que este registro pertenece a un Hadrosauridae.

La fauna de Adobe Canyon, del Campaniano Tardío, reportada por Lucas y Heckert (2005) y la reinterpretación de D'Emic *et al.* (2010) del reporte de McCord (1997) es importante debido a que es contemporánea con la encontrada en la unidad en estudio. Geográficamente, Adobe Canyon se encuentra cerca de la Cuenca Cabullona en el lado internacional de Arizona, Estados Unidos. González-León y Lawton (1995) mencionaron que la Formación Fort Crittenden y la cuenca Cabullona se formaron mediante deformación y sedimentación “estilo Laramide”. Por lo tanto, ambas unidades no solo se correlacionan estratigráficamente; ambas están genéticamente relacionadas en cuanto a su origen geológico (**Fig. 53**).

De acuerdo a Lucas *et al.* (1995), el equivalente de la Formación Fort Crittenden en Arizona es La Formación Ringbone (Campaniano Tardío) en el suroeste de Nuevo México. Ambas formaciones son equivalentes y se correlacionan con parte del Grupo Cabullona (Lucas *et al.*, 1995; **Fig. 33**). La fauna en la Formación Ringbone incluye restos fragmentarios de Hadrosauridae y Tyrannosauridae (Lucas *et al.*, 2000).

Aunque no está relacionada genéticamente, la Formación Cerro del Pueblo, Coahuila, también es contemporánea a la unidad en estudio en Esqueda, Sonora, con base en su antigüedad (con una edad máxima de 72.5 millones de años según Eberth *et al.*, 2004; **Fig. 53**). En esta Formación están presentes las evidencias corporales de Ornithomimidae (Kirkland *et al.*, 2000; Aguillón-Martínez, 2010), Tyrannosauridae (Kirkland *et al.*, 2000), Troodontidae (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998), Dromaeosauridae (Kirkland *et al.*, 2000), Ceratopsidae (Kirkland *et al.*, 2000; Loewen *et al.*, 2010) y Hadrosauridae (Kirkland *et al.*, 2000; Gates, *et al.*, 2007; Prieto-Márquez y Serrano Brañas, 2012); así como icnitas de Ornithomimidae (Rodríguez-de la Rosa, 2004), Tyrannosauridae (Rodríguez-de la Rosa, 2004), Hadrosauridae (Rodríguez-de la Rosa, 2004) y posiblemente, Dromaeosauridae (Meyer *et al.*, 2008) y Titanosauria (Rodríguez-de la Rosa, 2007b; Meyer *et al.*, 2008).

La diversidad icnológica en la unidad en estudio incluye Theropoda indet, Ornithomimidae, Tyrannosauridae, Deinonychosauria (Dromaeosauridae y Troodontidae), Titanosauria y Hadrosauridae. Los huesos y dientes reportados para el Grupo Cabullona sólo incluyen Tyrannosauridae (Lucas *et al.*, 1995), Hadrosauridae (Lucas *et al.* 1995; Duarte-Bigorra, 2013) y Ceratopsidae (Lucas *et al.*, 1995); mientras que Ramírez.Velasco (2013) mencionó a Ornithomimidae en su tesis de maestría (**Cuadro 49**).

Lucas *et al.* (1995) no hicieron referencia precisa de dinosaurios en la Lutita Packard, Formación equivalente a la unidad en estudio. En este trabajo se tomó en cuenta el registro completo publicado por Lucas *et al.* (1995) para el Grupo Cabullona debido a que recientemente se han encontrado restos óseos fragmentarios de algunos de los grupos de dinosaurios mencionados (Tyrannosauridae, Ceratopsidae y Hadrosauridae) en áreas geográficas muy cercanas a la unidad en estudio en Esqueda, Sonora (obs. pers.). Aún no se puede precisar correctamente la posición estratigráfica de las rocas portadoras de dichos fósiles dentro del Grupo Cabullona (González-León, 2010, com. pers.).

La evidencia corporal en el Grupo Cabullona coincide con las icnitas de Ornithomimidae, Tyrannosauridae y Hadrosauridae al igual que en el caso de la Formación Ringbone según los grupos reportados por Lucas *et al.* (2000; **Cuadro 49**). Tomando en cuenta la fauna de la Formación Fort Crittenden, además de Tyrannosauridae y Hadrosauridae, aumenta la coincidencia con Dromaeosauridae, conocido solo por dientes aislados (Lucas y Heckert, 2005; **Cuadro 49**).

Entre la Formación Cerro del Pueblo y la unidad litológica en estudio en Esqueda, Sonora, se da la coincidencia entre la evidencia directa y las icnitas reportadas de Theropoda (Ornithomimidae, Tyrannosauridae, Troodontidae y Dromaeosauridae) y Hadrosauridae de acuerdo a los grupos reportados por Lucas *et al.* (1995) y Duarte-Bigurra (2013). Posiblemente, también coincidan las icnitas de Titanosauria entre ambas unidades según los reportes de Meyer *et al.* (2008) y Rodríguez-de la Rosa (2007b); así como Dromaeosauridae de acuerdo a Meyer *et al.* (2008; **Cuadro 49**).

Con base en las comparaciones anteriores, la icnofauna representada en este estudio es muy similar a la observada en otras unidades de edad geológica contemporánea (**Cuadro 49**). La congruencia y complemento de estos elementos faunísticos en localidades relacionadas apoya fuertemente las determinaciones taxonómicas de la dinosauricnofauna descrita para el Grupo Cabullona.

Así mismo, la hipótesis de trabajo inicial se cumplió debido a que los grupos taxonómicos identificados coincidieron parcialmente con los previamente reportados para el Grupo Cabullona a base de evidencia directa y a su vez, aumentó la diversidad de los mismos.

Cuadro 49. Comparación entre las faunas de dinosaurios de Formaciones Campaniano Tardías con base en evidencia directa (X) o indirecta (O). Los registros con * indican que no están completamente confirmados.

Grupos taxonómicos	Unidades geológicas			
	Grupo Cabullona (Sonora)	Formación Fort Crittenden (Arizona)	Formación Ringbone (Nuevo México)	Formación Cerro del Pueblo (Coahuila)
Ornithomimidae	X* O	-	-	X O
Tyrannosauridae	X O	X	X	X O
Troodontidae	O	-	-	X
Dromaeosauridae	O	X	-	X O*
Titanosauria	O	-	-	O*
Hadrosauridae	X O	X	X	X O
Ceratopsidae	X	X	-	X

Periodo	Edad	NORESTE DE SONORA	SURESTE DE ARIZONA	SUROESTE DE NUEVO MEXICO	SUR DE COAHUILA
CRETÁCICO TARDÍO	MAAS.	FORMACIÓN LOMAS COLORADAS	FORMACIÓN FORT CRITTENDEN		
		LUTITA PACKARD ✎ ✎ ✎			
	CAMPANIANO	ARENISCA CAMAS		FORMACIÓN RINGBONE	FORMACIÓN CERRO DEL PUEBLO
	GRUPO CABULLONA	FORMACIÓN CORRAL DE ENMEDIO			

Figura 53. Disposición y edades de las Formaciones dentro del Grupo Cabullona y su correlación con la Formación Cerro del Pueblo (Coahuila) y las Formaciones equivalentes Fort Crittenden y Ringbone en Estados Unidos. Las icnitas negras indican que la unidad litológica en estudio es equivalente a la Lutita Packard dentro del Grupo Cabullona (modificada de Lucas *et al.*, 1995 y Ramírez-Velasco *et al. En prensa*).

Aspectos biológicos.

Grupos ontogenéticos.

Las icnitas de algunos grupos de dinosaurios del registro de Esqueda, Sonora, representan individuos de diferentes grupos de edades (Hadrosauridae y posiblemente, Theropoda indet. y Titanosauria).

En México han sido pocos los reportes de dinosauricnitas de individuos juveniles y adultos. Estos grupos de edades han sido inferidos debido a los tamaños “grandes o pequeños” de las icnitas, las longitudes pequeñas calculadas a partir de la longitud de las mismas y en algunos casos, comparaciones con los tamaños de otros registros. Tal es el caso de los morfotipos asignados a Coelurosauria basal en el Grupo Tecocoyunca del Jurásico Medio de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2007; **Fig. 3 A**); Coeluridae, Ceratosauridae y/o Allosauridae y Camptosauridae en Playa Azul, del Jurásico Tardío de Michoacán (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996; **Fig. 3 C**); Hadrosauridae y “Titanosauridae” (familia actualmente inválida) de Mitepec, del Cretácico Tardío de Michoacán (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996; **Fig. 3 H**) y Tyrannosauridae, Dromaeosauridae y Hadrosauridae en el registro de la Arenisca Aguililla del Cretácico Tardío de Michoacán (Ortiz-Mendieta, 2001; **Fig. 3 I**).

Rodríguez-de la Rosa (2007a) mencionó brevemente la presencia de un rastro de Hadrosauridae juvenil en el sitio Las Águilas, dentro de la Formación Cerro del Pueblo del Cretácico Tardío de Coahuila (**Fig. 3 J**) sin dar mayores detalles.

En este trabajo, se determinó la categoría de edad y posible edad en años del autor de la icnita I8 de Hadrosauridae (siendo un juvenil de aproximadamente 2 años según Lockley, 1994 y Matsukawa *et al.*, 1999). Previamente, Kappus *et al.* (2011) reportaron una icnita del icnogénero *Caririchnium* con FL de 25 cm en el sitio Cerro Cristo Rey (sitio G) en la Formación Mojado del Cretácico Temprano de Chihuahua (**Fig. 3 G**). Esta icnita pudo ser generada por un individuo de 1 año de edad (Kappus *et al.*, 2011); siendo la única asignación en su tipo en México previa a la realización del presente trabajo.

En el caso de la icnita I7 de Titanosauria no se pudo determinar con mayor detalle la categoría o edad del individuo. Lo anterior debido a que no existen trabajos comparativos para icnitas de Sauropoda como en los casos de Ornithopoda desarrollados por Lockley (1994) y Matsukawa *et al.* (1999). Lockley (1994) incluyó determinaciones de edades en icnitas Jurásicas y Cretácicas de Sauropoda. Sin embargo, a diferencia de las comparaciones que realizó con icnitas de Ornithopoda, las de Sauropoda no las comparó con alguna curva de crecimiento apropiada y usó el modelo propuesto para Ornithopoda (*Maiasauria*). No hay evidencia de que los miembros de Sauropoda crecieran como lo indica dicho modelo (Lockley, 1994). Por lo tanto, debido a que las determinaciones de edad

en Sauropoda de Lockley (1994) podrían no ser completamente apropiadas, solo de infirió que la icnita I7 pudo se generada por un Titanosauria juvenil o subadulto.

Evidencia patológica.

Las icnitas de Ornithomimidae (rastros R1) y posiblemente Theropoda indet. (icnita I2) presentan evidencia patológica. Según Avanzini *et al.* (2008), contrario a lo observado en la evidencia ósea, los reportes de patologías en icnitas de dinosaurio son poco conocidos y la mayoría de los existentes están enfocados en rastros con patrones de cojeo. Ejemplos de icnitas patológicas fueron incluidos en las revisiones de Thulborn (1990), Lockley (1993), Lockley *et al.* (1994a), Rothschild y Tanke (2005) y en el reporte de Avanzini *et al.* (2008). Hurum *et al.* (2006) reportaron e ilustraron una posible icnita de Ornithopoda procedente del Cretácico Inferior de Svalbard. En su reporte, solo mencionaron brevemente que un nódulo en el dígito III de dicha icnita podría ser el resultado de una patología sin mayores detalles (Hurum *et al.*, 2006: fig. 4). Por lo tanto, no es posible asegurar si realmente la morfología de dicha icnita se debe a una patología.

Por su parte, en México, los estudios patológicos se han centrado en la evidencia osteológica. La tesis de Ramírez-Velasco (2013) fue el primer trabajo en reportar extensiva y detalladamente patologías en huesos de Ornithopoda, Theropoda y Ceratopsidae mexicanos; mientras que los estudios patológicos en icnitas son inexistentes.

Las icnitas de Ornithomimidae (rastros R1) coinciden con el patrón anómalo de cojeo presente en los casos incluidos en la revisión de Lockley *et al.* (1994a). Por lo tanto, es posible que dicho patrón sea el resultado de una patología. De acuerdo con Lockley (1993), del registro total de icnitas, solo una pequeña proporción muestra un comportamiento inusual. Con base en lo anterior, el rastro R1 de Ornithomimidae aumenta el número de rastros patológicos conocidos en el registro icnológico global y es el primero reportado en México.

Comportamiento.

Las icnitas recuperadas hasta el momento en Esqueda, Sonora, no muestran evidencia sobre comportamiento grupal debido a que los rastros estudiados (R1, 2 y 3) son individuales. Tampoco se pueden precisar otras interacciones entre distintos grupos de dinosaurios o distintos grupos de edades dentro de uno o más taxones.

Respecto al comportamiento individual a partir de los rastros, no siempre es evidente el motivo por el que un dinosaurio realizaba cierto tipo de desplazamiento (Lockley, 1993). No obstante, sí es posible conocer el modo de desplazamiento a base de cálculos como los realizados en este trabajo (**Cuadro 2**). Del total de icnitas incluidas en este estudio, los rastros R2 y 3 fueron los únicos en que se

pudo obtener el modo de desplazamiento tipo caminata. Estos resultados coinciden con la mayoría de los casos reportados en el registro icnológico global; los cuales también indican caminatas (Lockley, 1993; Moratalla, 2000). También se pudo calcular la velocidad a la que se desplazaban los dinosaurios que generaron los rastros antes mencionados según la ecuación propuesta por Alexander (1976).

En México, pocas veces se han obtenido el modo de desplazamiento y velocidad en rastros de dinosaurios a base de cálculos como en el presente trabajo. Ejemplos de ello son el reporte de Meyer *et al.* (2008) en un rastro de posible Dromaeosaurido en Cerro la Angostura, cerca de Las Águilas, en el Cretácico Tardío de Coahuila (**Fig. 3 J**) y la tesis de Castañeda-Samorán (2012) en rastros de Theropoda y Sauropoda de la Formación San Juan Raya del Cretácico Temprano de Puebla (**Fig. 3 E**). Ambos trabajos no incluyeron mayores observaciones o comentarios respecto a los cálculos realizados. Como se observó en este trabajo, los cálculos son útiles para realizar inferencias de comportamiento relacionadas con el desplazamiento de los individuos que generaron los rastros. Sin embargo, también es importante realizar observaciones adicionales en los mismos. Ello fue comprobado en el caso del rastro R2 de Hadrosauridae, donde además de los cálculos, la disposición de las icnitas indicaría que el dinosaurio se desplazaba con un paso pausado.

Paleoecología.

Las icnitas de Esqueda, Sonora, no evidencian interacción biológica entre grupos como Hadrosauridae y Titanosauria o Hadrosauridae y Ceratopsidae. Aun así, el que los primeros grupos estén representados en rocas de la misma unidad geológica indica su presencia temporal en la misma zona. En esta parte no se incluirán los grupos de Theropoda debido a que las posibles relaciones paleoecológicas entre ellos no están lo suficientemente estudiadas a diferencia de los taxones mencionados anteriormente.

Hadrosauridae y Titanosauria. Existen posturas contrastantes respecto a las relaciones ecológicas entre Hadrosauridae y Titanosauria; así como entre las evidencias de ambientes preferenciales de cada grupo. Se ha propuesto que la disminución de Sauropoda en Norteamérica en el Cretácico Tardío está relacionada con la proliferación de Hadrosauridae y con una supuesta competencia entre ambos grupos (D'Emic *et al.*, 2010). Por otra parte, se ha planteado que Hadrosauridae y Titanosauridae habitaron ambientes distintos (D'Emic *et al.*, 2010).

Mediante análisis estadísticos de registros globales de dinosaurios herbívoros cretácicos, Butler y Barrett (2008) determinaron los ambientes preferenciales de varios grupos taxonómicos. Sus resultados indicaron que los fósiles corporales de Hadrosauridae se encuentran mayoritariamente asociados a sedimentos marinos (Butler y Barrett, 2008). Con esta evidencia, las interpretaciones fueron que varios grupos de Hadrosauridae fueron más abundantes en ambientes de planicies

costeras y/o habitaron ambientes fluviales que permitieron el transporte de sus restos (posterior a su muerte) hacia sedimentos marinos (Butler y Barrett, 2008). Aunque el paleoambiente en la zona de estudio en Esqueda, Sonora, es lacustre y no fluvial, las icnitas de Hadrosauridae presentes coinciden con la preferencia ambiental continental.

Por otra parte, los análisis de Butler y Barrett (2008) realizados a la evidencia cretácica total de Sauropoda (fósiles corporales junto con icnitas) mostraron preferencia por ambientes continentales. Contrastantemente, los análisis realizados únicamente a registros de icnitas indicaron preferencia por ambientes costeros; mientras que para los registros corporales, ambientes continentales alejados de canales de agua (Butler y Barrett, 2008). La evidencia total mostró marcada tendencia hacia ambientes continentales; mientras que la tendencia hacia los ambientes costeros, considerando solo las icnitas, pudo deberse a un mayor potencial de preservación en dichos ambientes (Butler y Barrett, 2008).

De acuerdo con Lockley *et al.* (1994b), la mayoría de registros mundiales de icnitas de Sauropoda se encuentran en depósitos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior que representan ambientes de baja latitud de plataformas carbonatadas marinas o lagos carbonatados-evaporíticos. En este análisis nuevamente aparecieron representados ambientes costeros y continentales. Sin embargo, a diferencia del análisis de Butler y Barrett (2008), Lockley *et al.* (1994b) obtuvieron resultados preferenciales hacia ambientes continentales al considerar únicamente icnitas. El ambiente de la unidad litológica en estudio de Esqueda, Sonora, es un ambiente lacustre carbonatado, coincidiendo con los resultados de Lockley *et al.*, (1994b).

Respecto a sus relaciones paleoecológicas, algunos miembros de Hadrosauridae y Titanosauria se han encontrado en las mismas Formaciones tanto en Norteamérica como en Suramérica, por lo que pudieron compartir el mismo hábitat (D'Emic *et al.*, 2010). Así mismo, considerando los resultados de Butler y Barrett (2008) y Lockley *et al.* (1994b), es claro que al menos en algún momento, tanto Hadrosauridae como Titanosauria pudieron coincidir en un mismo tipo de ambiente continental (lacustre). Aunque el registro de Esqueda, Sonora, cuenta con solo una icnita de Titanosauria hasta el momento, debido a que coincide con icnitas de Hadrosauridae en la misma unidad geológica, se concluye que la icnofauna del Grupo Cabullona apoya la interpretación de una posible coincidencia ambiental parcial entre algunos miembros de ambos grupos taxonómicos.

Hadrosauridae y Ceratopsidae. Las relaciones paleoecológicas entre estos grupos taxonómicos posiblemente fueron más marcadas que en el caso de Hadrosauridae y Titanosauria. Ceratopsidae es un grupo representado por elementos óseos en las Formaciones Cerro del Pueblo (Kirkland *et al.*, 2000; Loewen *et al.* 2010), Fort Crittenden (Lucas y Heckert, 2005) y Grupo Cabullona (Lucas *et al.* 1995). No obstante, es un grupo taxonómico ausente en el registro icnológico de todas estas unidades geológicas hasta el momento (**Cuadro 49**).

Esta ausencia en el registro icnológico de Esqueda, Sonora, podría ser el resultado de separación ecológica.

Con base en evidencia ósea asociada a litofacies de la Formación Hell Creek (Cretácico Superior: Maastrichtiano Tardío) Estados Unidos, Lyson *et al.* (2011) propusieron separación paleoambiental entre Hadrosauridae y Ceratopsidae. Los elementos analizados por Lyson *et al.* (2011) mostraron que los restos de Hadrosauridae se asocian a márgenes de ríos, indicados por areniscas. Por su parte, los restos de Ceratopsidae se asocian con planicies de inundación, representados por lutitas (Lyson *et al.*, 2011). El patrón observado no es explicable tafonómicamente debido a que solo algunas especies están asociadas a litología específica (Lyson *et al.*, 2011). Alternativamente, ante estos resultados se interpretó una separación de nichos ecológicos que le permitió al ambiente del Maastrichtiano Tardío soportar grandes comunidades de herbívoros (Lyson *et al.*, 2011).

Lockley y Hunt (1995) reportaron icnitas y rastros de Ceratopsidae, Hadrosauridae y Theropoda en la Formación Laramie (Cretácico Superior: Maastrichtiano) de Estados Unidos. Los rastros de Ceratopsidae son predominantes, siendo menos comunes las icnitas de Hadrosauridae (Lockley y Hunt, 1995). Debido a su abundancia, Lockley y Hunt (1995) también propusieron una separación ecológica entre Hadrosauridae y Ceratopsidae sin mayores detalles paleoambientales.

Los resultados de Lyson *et al.* (2011) indicaron un ambiente continental para Hadrosauridae, al igual que las icnitas de Esqueda, Sonora. Por lo tanto, esta evidencia refuerza la interpretación alternativa de ambientes continentales preferenciales (fluviales) propuesta por Butler y Barrett (2008) para Hadrosauridae. En el caso de los fósiles de Ceratopsidae, los análisis de Butler y Barrett (2008) mostraron una mayor preferencia por ambientes terrestres (alejados de los canales de agua). Ello también coincide con el ambiente encontrado por Lyson *et al.* (2011).

Aún falta más trabajo de campo en la unidad litológica en estudio en Esqueda, Sonora, para determinar si más grupos de dinosaurios están representados icnológicamente. Sin embargo, con base en las inferencias paleoecológicas propuestas por Lyson *et al.* (2011) y Lockley y Hunt (1995), si las icnitas de Ceratopsidae están presentes en el Grupo Cabullona, es posible que sean poco abundantes. Lo anterior a diferencia de las icnitas de Titanosauria, de las cuales hasta el momento se ha encontrado una.

Knitas de Deinonychosauria del Cretácico Tardío.

El registro de Deinonychosauria en Esqueda, Sonora, es reelevante más allá del contexto nacional. La presencia de Dromaeosauridae y Troodontidae en la unidad en estudio incrementa su registro icnológico global en el Cretácico Tardío. (Campaniano Tardío).

Las icnitas similares a *Pseudotetrasauropus* son el único registro del Triásico Superior que a pesar de ser icnitas didáctilas, no fueron generadas por un Deinonychosauria (Gaston *et al.*, 2003; **Cuadro 26**). Los registros del Cretácico Temprano incluyen icnitas no nombradas posiblemente atribuibles a *Utahraptor* (Lockley *et al.*, 2004b; **Cuadro 26**), cf. *Dromaeopodus* (Cowan *et al.* 2010. **Cuadro 26**), icnitas atribuidas a Troodontidae (Lubbe *et al.*, 2009, 2011. **Cuadro 28**), *Velociraptorichnus* (Zhen *et al.*, 1994; Li *et al.*, 2007; Xing *et al.*, 2009; **Cuadro 29**), *Dromaeopodus* (Li *et al.*, 2007; Gierlinski, 2007, 2009; **Cuadros 28 y 29**) y *Dromaeosauripus* (Kim *et al.*, 2008; Kim *et al.*, 2012; Xing *et al.*, en prensa; **Cuadro 29**).

Solo un registro no nombrado proviene del Jurásico inferior (Ishigaki y Lockley, 2010; **Cuadro 27**). *Paravipus didactyloides* posiblemente proviene del Jurásico Medio (Mudroch *et al.*, 2011; **Cuadro 27**) y sólo *Menglongipus sinensis* proviene del límite Jurásico/Cretácico (Xing *et al.*, 2009; **Cuadro 29**).

Junto con los registro del Cretácico Superior de *¿Dromaeopodus?* sp. (Apesteguía *et al.*, 2011; **Cuadro 26**), icnitas no nombradas por Ortiz Mendieta (2001; **Cuadro 26**) y posiblemente un rastro reportado por Meyer *et al.* (2008; **Cuadro 26**), las icnitas aquí descritas aumentan la evidencia icnológica de Deinonychosauria del Cretácico Tardío. De confirmarse el reporte de Meyer *et al.* (2008) las icnitas de Deinonychosauria de Esqueda, Sonora, serían el segundo reporte del Campaniano Tardío.

Hiato de Sauropoda.

Durante el Cretácico, a partir del Cenomaniano hasta el Campaniano o Maastrichtiano, se dio la desaparición de Sauropoda del registro fósil en Norteamérica (D'Emic *et al.*, 2010). Este periodo de ausencia en el registro fósil directo e indirecto es conocido como "hiato de Sauropoda" (Lucas y Hunt, 1989).

En Norteamérica, se han reportado restos óseos del género *Alamosaurus* en varias Formaciones del Maastrichtiano de Estados Unidos (Upchurch *et al.*, 2004). En el Estado de Coahuila, México (dentro de la Formación Cerro del Pueblo del Campaniano Tardío), Meyer *et al.* (2008) mencionaron brevemente icnitas aisladas de Titanosauria en el sitio Las Águilas; mientras que Rodríguez-de la Rosa (2007b), a un posible rastro de Titanosauria en el sitio la Parrita. Estos reportes son ambiguos y carecen de referencias más precisas y/o ilustraciones adecuadas. Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (1996) reportaron icnitas de Titanosauria en la Formación Mezcala (Maastrichtiano) de Puebla.

Respecto a los elementos óseos en México; Montellano-Ballesteros (2003) reportó centros vertebrales procedentes de Altares, noreste del Estado de Chihuahua. Originalmente, Montellano-Ballesteros (2003) consideró que este era el primer reporte osteológico de Titanosauria para el Cretácico Tardío de México. Posteriormente, D'Emic *et al.* (2010) puso en duda esta identificación al indicar que podrían ser vértebras de Hadrosauridae. Además, la geología de esta parte

del país es poco conocida y por lo tanto, la posición estratigráfica y edad exacta de la localidad portadora de estos fósiles es ambigua (D'Emic *et al.*, 2010). No es posible diferenciar si se trata de Campaniano Tardío o Maastrichtiano Temprano (D'Emic *et al.*, 2010).

Rodríguez-de la Rosa (2007a) mencionó y mostró una fotografía de hueso largo de Titanosauria de 22 m de longitud del Estado de Chihuahua (sin precisar su ubicación y edad geológica exacta). Montaña-Martínez *et al.* (2009) mencionaron brevemente restos de Sauropoda en una misma localidad en que se encontraron fósiles de Hadrosauridae en el Municipio de Manuel Benavides, en el Estado de Chihuahua. Las capas de donde se colectaron estos elementos corresponden a la parte superior de la Formación Aguja o a la inferior de la Formación Javelina (Campaniano-Maastrichtiano; Montaña-Martínez *et al.*, 2009).

D'Emic *et al.* (2010) mencionaron que no existen fósiles definitivos de Titanosauria anteriores al Maastrichtiano en Norteamérica. Contrario a ese argumento, México cuenta con posibles registros del Campaniano reportados por Rodríguez-de la Rosa (2007a) y Montaña-Martínez *et al.* (2009). Los registros del norte de México, incluida la icnita I7 reportada en este trabajo, son fundamentales respecto a esta ausencia de Sauropoda en el registro fósil Norteamericano en el Cretácico Tardío.

De corroborarse la identificación del registro icnológico en Coahuila mencionado por Rodríguez-de la Rosa (2007b) y Meyer *et al.* (2008); así como el oseo en Chihuahua reportado por Rodríguez-de la Rosa (2007a) y Montaña-Martínez (2009), el registro en Esqueda, Sonora aumentaría la presencia de Sauropoda en el norte de México y en toda Norteamérica en el Cretácico Tardío.

El reporte de la icnita I7 demuestra que los Titanosauria habitaron en México antes del Maastrichtiano. Ello indica que el "hiato de Sauropoda" en Norteamérica sería posiblemente más corto de lo que se suponía previamente. Ambos Estados (Coahuila y Sonora) tendrían los primeros reportes icnológicos de Sauropoda norteamericanos para el Cretácico Tardío (Campaniano Tardío).

Importancia de las icnitas aisladas en este estudio.

La descripción e identificación de icnitas aisladas fue fundamental en este estudio. A partir de ellas, fueron identificados los grupos taxonómicos Tyrannosauridae, Troodontidae, Dromaeosauridae y Titanosauria (además de Theropoda indet). Dichas identificaciones son reelevantes al considerar la utilidad de estas evidencias aisladas comparadas con los rastros.

Debido a que a partir de los rastros se pueden obtener interpretaciones de locomoción y postura, se ha propuesto que las icnitas aisladas son menos informativas (Lockley, 1993). Sin embargo, con ambos tipos de evidencia se puede generar información complementaria. Principalmente, las icnitas aisladas

brindan información respecto al tamaño, anatomía podial y grupo taxonómico de sus autores (Moratalla, 2000). Lo anterior es importante debido a que un aspecto básico y ocasionalmente ignorado es que las icnitas son evidencia indirecta de la presencia de los organismos que las generaron previo a las interpretaciones que de ellas se obtengan (Montellano-Ballesteros, 2010. com. pers.).

Por lo tanto, las icnitas aisladas son útiles para conocer los componentes faunísticos presentes en un área determinada; tal como sucedió en el caso de la icnofauna de Esqueda, Sonora. Las identificaciones taxonómicas obtenidas a partir de ellas complementan y aumentan la diversidad de dinosaurios conocida para el Cretácico Tardío del Estado de Sonora y Norte de México.

CONCLUSIONES.

La fauna identificada y descrita coincidió parcialmente con los grupos previamente reportados en el Grupo Cabullona (Tyrannosauridae y Hadrosauridae). A su vez, aumentó la diversidad de los mismos (Ornithomimidae, Troodontidae, Dromaeosauridae y Titanosauria); además de un grupo determinado como Theropoda indet. Lo anterior coincide con la hipótesis inicial planteada en este trabajo. Con base en los grupos identificados, la icnofauna estudiada es una de las más diversas en México.

Las icnitas aisladas fueron fundamentales en el reconocimiento de los grupos de dinosaurios en el área de estudio. Por lo tanto, se comprobó que son importantes a pesar de no ser informativas respecto a patrones de movimiento o comportamiento.

Resultó muy útil describir e identificar las icnitas con base en su morfología, disposición (en el caso de rastros) y datos morfométricos (lineales y angulares). Lo anterior también es recomendable al realizar inferencias de comportamiento a partir de rastros individuales. Respecto a la obtención de inferencias de comportamiento, además de calcular el modo de desplazamiento y velocidad, también es importante observar la disposición de las icnitas para entender mejor los patrones representados. A la par de los datos numéricos, la comparación bibliográfica con el registro directo en el Grupo Cabullona y otras faunas reportadas en Formaciones geográficamente cercanas y geológicamente correlacionables en Coahuila, Arizona y Nuevo México contribuyeron en darle mayor certeza a las identificaciones taxonómicas realizadas y al encontrar semejanzas y diferencias entre las mismas.

Los registros de Troodontidae, Dromaeosauridae y Titanosauria identificados en este trabajo son reelevantes debido a que están poco representados en el registro nacional y global durante el Campaniano Tardío. Aun así, este trabajo no se limitó a un listado taxonómico. Además de las identificaciones y descripciones, un aspecto relevante no revelado por la evidencia osteológica previamente reportada en el Grupo Cabullona fue el primer reporte y descripción de icnitas con patologías en México (en el caso de Ornithomimidae y posiblemente Theropoda indet.);

En este trabajo también se contribuyó a la descripción e interpretación preliminar del paleoambiente en la unidad litológica en que se encuentran las icnitas (la cual no está formalmente descrita). Aún hacen falta más trabajos en el área de estudio para entender mejor la fauna de dinosaurios representada a partir de las icnitas y otros aspectos biológicos revelados por las mismas. No obstante, los resultados obtenidos indican que aún hay grupos taxonómicos de los que no se han encontrado sus fósiles corporales, siendo un precedente importante para que continúen los estudios paleontológicos de dinosaurios en el Grupo Cabullona, el Estado de Sonora y en México.

REFERENCIAS.

- Aguilón-Martínez, M.C. 2010. Fossil vertebrates from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, México, and the distribution of Late Campanian (Cretaceous) terrestrial vertebrate faunas. *Tesis de Maestría*. Southern Methodist University, Dedman College. Dallas. 135 pp.
- Alexander, R.McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129-130.
- Alexander, R.McN. 1977. Mechanics and scaling of terrestrial locomotion. Pp: 93-110. En: Pedley, T.J. (Ed.). *Scale effects of terrestrial locomotion*. Academic Press. Londres.
- Alexander, R.McN. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press. Nueva York. 167 pp.
- Apesteguía, S., De Valais, S., Rios-Cordero, G. y Medina-Ramírez, O. 2011. A new ichnological record from the late Campanian Toro Toro Formation at Toro Toro, Potosí (Bolivia): First probable dromaeosaurid tracks from South America. *Ameghiniana*, 48: 662–667.
- Avanzini, M., Pinuela, L y Garcia-Ramos, J.C. 2008. Theropod Palaeopathology inferred from a Late Jurassic trackway, Asturias (N. Spain). *Oryctos*, 8: 71-75.
- Benton, M.J. 1986. Sedimentological use of dinosaurs. *Nature*, 321: 732.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Rio Limay (Albanio-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 271-282.
- Bravo-Cuevas, V.M. y Jiménez-Hidalgo, E. 1996. Las Dinosauricnitas de México: Su significación geológico-paleontológica. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México D.F.147 pp.
- Breithaupt, B., Southwell, E.H. y Matthews, N.A. 2006. Walking with Emus: insights into dinosaur tracking in the 21st Century. *Libro de resúmenes*. Geological Society of America, 38: 537.
- Butler, R. y Barrett, P. 2008. Palaeoenvironmental controls on the distribution of Cretaceous herbivorous dinosaurs. *Naturwissenschaften*, 95: 1027–1032.
- Calnek, B.W., Barres, H.J., Beard, C.W., Mc Dougald, L.R. y Saif, Y.M. 2000. *Enfermedades de las aves*. 2ª edición. Editorial El Manual Moderno, S.A. México D.F. 1110 pp.
- Calvo, J.O. y Mazzetta, G.V. 2004. Nuevos hallazgos de huellas de dinosaurios en la Formación Candeleros (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 545-554.
- Carrano, M.T. y Wilson, J.A. 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology*, 27: 564–582.
- Castañeda-Salmon, A. 2012. Descripción e identificación de la icnofauna de dinosaurios de San Juan Raya, Municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Tesis de licenciatura*. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Escuela de Biología. Puebla. 52 pp.

- Cerda, I.A., Carabajal, A.P., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P. y Moly, J.J. 2012. The first record of sauropod dinosaur from Antártica. *Naturwissenschaften*, 99: 83-87.
- Clark, N.D.L., Ross, D.A. y Booth, P. 2005. Dinosaur tracks from the Kilmaluag Formation (Bathonian, Middle Jurassic) of Score Bay, Isle of Skye, Scotland, UK. *Ichnos*, 12: 93-104.
- Colbert, E.H. y Russell, D.A. 1969. The small Cretaceous dinosaur *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates*. 2380: 1-49.
- Cope, E.D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, 14: 1-252.
- Cowan, J., Lockley, M.G. y Gierlinski, G.D. 2010. First dromaeosaur trackways from North America: new evidence, from a large site in the Cedar Mountain Formation (early Cretaceous), eastern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 75A.
- Currie, P.J. 1983. Hadrosaur trackways from the Lower Cretaceous of Canada. *Acta Paleontologica Polonica*, 28: 63-73.
- Currie, P.J. 1997. Dromaeosauridae. Pp: 194-195. En: Currie P.J. y Padian K. (Eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press. Nueva York.
- D'Émic, M.D., Wilson, J.A. y Thompson, R. 2010. The end of the sauropod hiatus in North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297: 486–490.
- Duarte-Bigurra, R. 2013. Descripción de dos esqueletos parciales de Hadrosauridae (Dinosauria, Ornithischia) del Cretácico Superior de la región de Fronteras, Sonora, México. *Tesis de licenciatura*. Universidad de Sonora. Hermosillo. 81 pp.
- Eberth, D.A., Delgado-de Jesús, C.R., Lerbekmo, J.F., Brinkman, D.B., Rodríguez-de la Rosa, R.A. y Sampson. S.D. 2004. Cerro del Pueblo Formation (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, Mexico: reference sections, age, and correlation. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 21: 335-352.
- Espinosa, B; Vega-Vera, F.; Nyborg, T; Lawton, T. y Couch, R. 2004. Paleocnitas de aves en el Maastrichtiano tardío (Formación las Encinas) de la cuenca de Parras, Coahuila. *IX Congreso Nacional de Paleontología*, Tuxtla Gutierrez, Chiapas. Libro de resúmenes: 30.
- Farlow, J.O. 1992. Sauropod tracks and trackmakers Integrating the ichnological and skeletal records. *Zubía*, 10: 89-138.
- Fastovsky, D.E. y Smith, J. B. 2004. Dinosaur paleoecology. Pp: 614-626. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria. 2nd edition*. University of California Press. Berkeley.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S.P. y Espinosa-Arrubarrena, L. 1978. Rocas volcanosedimentarias mesozoicas y huellas de dinosaurios en la región suroccidental Pacífica de México. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 2: 150-162.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Bravo-Cuevas, V.M. y Jiménez-Hidalgo, E.

2007. The Xochitlapilco dinosaur ichnofauna, Middle Jurassic of Oaxaca, southeastern Mexico: description and paleontologic significance. *Contributions in Science*, 515: 1-40.
- Fowler, D.W. y Sullivan, R.M. 2011. The first giant sauropod from the Upper Cretaceous of North America. *Acta Paleontologica Polonica*, 56: 685- 690.
 - Friend, M. y Franson, J.C.1999. *Field manual of wildlife diseases. General field procedures and diseases of birds*. Information and Technology Report 1999-2001. U.S. Department of the Interior, U.S. Geological Survey. Madison. 426 pp.
 - Gangloff, R.A., May, K.C. y Storer, J.E. 2004. An Early Late Cretaceous dinosaur tracksite in Central Yukon Territory, Canada. *Ichnos*, 11: 299–309.
 - Gaston, R., Lockley, M.G., Lucas, S.G. y Hunt, A.P. 2003. *Grallator*-dominated fossil footprint assemblages and associated enigmatic footprints from the Chinle Group (Upper Triassic), Gateway area, Colorado. *Ichnos*, 10: 153–163.
 - Gates, T.A., Sampson, S.D., Delgado-de Jesús, C.R., Zanno, L.E., Eberth, D., Hernandez-Rivera, R., Aguillón-Martínez, M.C. y Kirkland, J.I. 2007. *Velafrons coahuilensis*, a new lambeosaurine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Late Campanian Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 917-930.
 - Gauthier, J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Pp: 1-55. En: Padian, K. (Ed). *The Origin of Birds and the Evolution of Flight. Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8.
 - Getty, P.R. y Bush, A.M. 2011. Sand pseudomorphs of dinosaur bones: Implications for (non-) preservation of tetrapod skeletal material in the Hartford Basin, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302: 407–414.
 - Gierlinski, G. D. 2007. New dinosaur tracks in the Triassic, Jurassic and Cretaceous of Poland. *IV International Symposium about Dinosaurs Palaeontology and their environment*. Salas de los Infantes. Libro de resúmenes: 29-32.
 - Gierlinski, G.D. 2009. A preliminary report on new dinosaur tracks in the Triassic, Jurassic and Cretaceous of Poland. *Actas de las IV jornadas internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes, Burgos. Libro de resúmenes: 75-90.
 - Gilmore, C. W. 1924. On *Troodon validus*, an orthopodous dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta, Canada. *Department of Geology, University of Alberta Bulletin*. 1:1-43.
 - González-León, C. M. y Lawton, T. F. 1995. Stratigraphy, depositional environments and origin of the Late Cretaceous Cabullona basin, northeastern Sonora, Mexico. Pp: 121-142. En Jacques-Ayala, C., González-León, C.M.y Roldán-Quintana, J. (Eds.). *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas: Boulder, Colorado, Geological Society of America. Special Paper*, 301.

- González-Riga, B. J. 2011. Speeds and stance of titanosaur sauropods: analysis of *Titanopodus* tracks from the Late Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 279-290.
- González-Riga, B. J. y Calvo, J. O. 2009. A new wide gauge sauropod track site from the Late Cretaceous of Mendoza, Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology*, 52: 631–640.
- Paul, G.S. 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Simon and Schuster. Nueva York. 464 pp.
- Hasiotis, S.T., Platt, B.F., Hembree, D.I. y Everhart, M. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. Pp: 196-218. En: Miller III, W. (Ed.). *Trace fossils. Concepts, problems, prospects*. Elsevier. Amsterdam.
- Holtz Jr, T.R. 2004. Tyrannosauroida. Pp: 259-322. En: Weishampel, D. B. Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria. 2nd edition*. University of California Press. Berkeley.
- Holtz Jr, T.R. 2007. *Dinosaurs: The most complete, up-to-date encyclopedia for dinosaur lovers of all ages*. Random House. Nueva York.. 427 pp.
- Hornung, J.J., Böhme, A., Lubbe, T. van der, Reich, A. y Richter, A. 2012. Vertebrate tracksites in the Obernkirchen Sandstone (late Berriasian, Early Cretaceous) of northwest Germany— their stratigraphical, palaeogeographical, palaeoecological, and historical context. *Paläontologische Zeitschrift*, 86: 231-267.
- Hurum, J. H., Milàn, J., Hammer, O, Midtkandal, I., Amundsen, H. y Sæther, B. 2006. Tracking polar dinosaurs - new finds from the Lower Cretaceous of Svalbard. *Norwegian Journal of Geology*, 86: 397-402.
- Ishigaki, S. y Lockley, M.G. 2010. Didactyl, tridactyl and tetradactyl theropod trackways from the Lower Jurassic of Morocco: evidence of limping, labouring and other irregular gaits. *Historical Biology*, 22: 100–108.
- Jaillard, E., Cappetta, H., Ellenberger, P., Feist, M., Grambast-Fessard, N., Lefranc J. P. y Sigé, B. 1993. Sedimentology, palaeontology, biostratigraphy and correlation of the Late Cretaceous Vilquechico Group of southern Peru. *Cretaceous Research*, 14: 623-661
- Kappus, Eric J. 2007. Middle Cretaceous dinosaur tracks at Cerro de Cristo Rey, Sunland Park, New Mexico and a comparison with other paleocoastal tracksites of the southwestern United States. ETD Collection for University of Texas, El Paso. Paper AAI1444114.
- Kappus, E.J., Lucas, S.G. y Langford, R. 2011. The Cerro Cristo Rey Cretaceous dinosaur tracksites Sundland Park, New Mexico, USA; and Chihuahua, Mexico. Pp: 272-288. En: Sullivan R.M., Lucas, S.G. y Spielmann, J.A. (Eds.). Fossil Record 3. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53.
- Kim, J.Y., Lockley, M.G., Woo, J.O. y Kim, S.H. 2012. Unusual Didactyl Traces from the Jinju Formation (Early Cretaceous, South Korea) Indicate a New Ichnospecies of *Dromaeosauripus*. *Ichnos*, 19: 75–83.
- Kim, J.Y., Kim, K.S., Lockley, M.G., Yang, S.Y., Seo, S.J., Choi, H.I. y Lim,

- J.D. 2008. New didactyl dinosaur footprints (*Dromaeosauripus hamanensis* ichnogen. et ichnosp. nov.) from the Early Cretaceous Haman Formation, south coast of Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 262:72–78.
- Kirkland, J.I., Hernández-Rivera, R., Aguillón-Martínez, M.C., Delgado-de Jesús, C.R., Gómez-Núñez, R. y Vallejo, I. 2000. The Late Cretaceous Difunta Group of the Parras Basin, Coahuila, Mexico, and its vertebrate fauna. Pp: 133-172. En: *Society of Vertebrate Paleontology Annual Meeting. Field Trip Guide Book: Mexico*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Avances en Investigación, 3.
 - Leonardi, G. 1987. Discussion of the terms and methods. Pp: 43-51. En: Leonardi, G. (Ed). *Glossary and Manual of Tetrapod Palaeoichnology*. Departamento Nacional de Produção Mineral. Brasilia.
 - Leonardi, G. 1994. *Annotated atlas of south American tetrapod footprints (Devonian to Holocene)*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais – CPRM. Brasilia. 246 pp.
 - Li, R., Lockley, M.G., Makovicky, P.J., Matsukawa, M., Norell, M.A., Harris, J.D. y Liu, M. 2007. Behavioral and faunal implications of Early Cretaceous deinonychosaur trackways from China. *Naturwissenschaften*, 95: 185–191.
 - Lockley, M.G. 1993. *Siguiendo las huellas de los dinosaurios*. McGraw-Hill. Madrid. 307 pp.
 - Lockley, M.G. 1994. Dinosaur ontogeny and population structure: interpretations and speculations based on fossil footprints. Pp. 347-365. En: Carpenter, K., Hirsch, K.F. y Horner, J.R. (Eds.). *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge University Press. Londres.
 - Lockley, M.G. 1995. Track records. *Natural History*, 104: 46-51.
 - Lockley, M.G. 1999. *The eternal trail. A tracker looks at evolution*. Perseus Books. Massachusetts. 334 pp.
 - Lockley, M.G. y Gillette, D.D. 1989. Dinosaur tracks and traces: An overview. Pp: 3-10. En: Lockley, M.G. y Gillette, D.D. (Eds.). *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge University Press. Nueva York
 - 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. y Hunt, A.P. 1995. The first ceratopsid tracks and associated ichnofauna from the Laramie Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 592-614.
 - Lockley, M.G. y Meyer, C. 2000. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press. Nueva York. 323 pp.
 - Lockley, M.G. y Wright, J.L. 2001. The trackways of large quadrupedal ornithomimids from the Cretaceous: a review. Pp: 624-637. En: Tanke, D.H. y Carpenter, K. (Eds.). *Mesozoic Life*. Indiana University Press. Bloomington.
 - Lockley, M.G., Janke, P.R. y Triebold, M. 2011. Tracking *Tyrannosaurus*:

- Notes on Purported *T. rex* Tracks. *Ichnos*, 18: 172–175.
- Lockley, M.G., Nadon, G. y Currie, P.J. 2004a. A diverse dinosaur-bird footprint assemblage from the Lance Formation, Upper Cretaceous, Eastern Wyoming: implications for ichnotaxonomy. *Ichnos*, 11: 229-249.
 - Lockley, M.G., Hunt A.P., Moratalla, J. y Matsukawa, M. 1994a. Limping dinosaurs? Trackway evidence of abnormal gaits. *Ichnos*, 3: 193-202.
 - Lockley, M.G., Meyer, C.A., Hunt, A.P. y Lucas, S.G. 1994b. The distribution of sauropod tracks and trackmakers. *Gaia*, 10:233–248.
 - Lockley, M.G., White, D., Kirkland, J. y Santucci, V. 2004b. Dinosaur tracks from the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Arches National Park, Utah. *Ichnos*, 11: 285–293.
 - Loewen, M.A., Sampson, S.D., Lund, E.K., Farke, A.A., Aguillón-Martínez, M.C., de Leon, C.A., Rodríguez-de la Rosa, R.A., Getty, M.A. y Eberth, D.A. 2010. Horned Dinosaurs (Ornithischia: Ceratopsidae) from the Upper Cretaceous (Campanian) Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. Pp: 99-116. En: Ryan, M.J., Chinnery-Allgeier, B.J. y Eberth, D.A. (Eds.). *New Perspectives on Horned Dinosaurs*. Indiana University Press. Bloomington.
 - Lubbe, T. van der, Richter, A. y Böhme, A. 2009. *Velociraptor's* sisters: first report of troodontid tracks from the Lower Cretaceous of northern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 194-195A.
 - Lubbe, T. van der, Richter, A., Böhme, A., Sullivan C. y Huhner, T.R. 2011. Sorting out the sickle claws: how to distinguish between dromaeosaurid and troodontid tracks. *Dinosaur Track Symposium in Obernkirchen, Germany*. Libro de resúmenes: 18-19.
 - Lucas, S. G. y González-León, C.M. 1996. Dinosaurios del Cretácico Tardío del Grupo Cabullona, Sonora. *Geología del Noroeste*, 1: 20-25.
 - Lucas, S.G. y Heckert, A.B. 2005. Distribution, age and correlation of Cretaceous fossil vertebrates from Arizona. Pp: 105-110. En Heckert, A.B. y Lucas, S.G. (Eds.). *Vertebrate Paleontology in Arizona*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 29.
 - Lucas, S.G. y Hunt, A.P. 1989. *Alamosaurus* and the sauropod hiatus in the Cretaceous of the North American Western Interior. *Geological Society of America. Special Paper*, 238: 75–85.
 - Lucas, S.G., Heckert, A.B. y Sullivan, R.M. 2000. Cretaceous dinosaurs in New Mexico. Pp: 83-89 pp. En: Lucas, S.G. y Heckert, A.B. (Eds.). *Dinosaurs of New Mexico*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 17.
 - Lucas, S.G., Kues, B.S. y González-León, C.M. 1995. Paleontology of the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora. Pp: 143-165. En Jacques-Ayala, C., González-León, C.M. y Roldán-Quintana, J. (Eds.). *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas: Boulder, Colorado*, *Geological Society of America. Special Paper*, 301.
 - Lucas, S.G., Sullivan, R.M., Jasinski, S.E. y Ford, T.L. 2011. Hadrosaur footprints from the Upper Cretaceous Fruitland Formation, San Juan Basin, New Mexico, and the ichnotaxonomy of large ornithomimid footprints.

- Pp: 357-362. En Sullivan, R.M., Lucas, S.G. y Spielmann, J.A. (Eds.). Fossil Record 3. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53.
- Lyson, T.R. y Longrich N.R. 2011. Spatial niche partitioning in dinosaurs from the latest cretaceous (Maastrichtian) of North America. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 1158-1154.
 - McCord, R.D., 1997. An Arizona titanosaurid sauropod and revision of the Late Cretaceous Adobe fauna. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 620-622.
 - Manning, P.L., Christopher, O. y Falkingham, P.L. 2008. A probable tyrannosaurid track from the Hell Creek Formation (Upper Cretaceous), Montana, United States. *Palaios*, 23:645-647.
 - Makovicky, P.J., Kobayashi, Y. y Currie, P.J. 2004. Ornithomimosauria. Pp: 137-150. En: Weishampel, D. B. Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria. 2nd edition*. University of California Press. Berkeley.
 - Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. *American Journal of Science and Arts*, 16:411-416.
 - Marsh, O.C. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part IV. *American Journal of Science and Arts*, 21: 417-423.
 - Marsh, O.C. 1890. Description of new dinosaurian reptiles. *The American Journal of Science, Series 3*, 39:81-86.
 - Mateus, O. y Milàn, J. 2008. Ichnological evidence for giant ornithomimid dinosaurs in the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Oryctos*, 8: 47-52.
 - Matsukawa, M., Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1999. Three age groups of ornithomimids inferred from footprints in the mid-Cretaceous Dakota Group, eastern Colorado, North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147: 39-51.
 - Matthew, W.D. y Brown, B. 1922. The family Deinodontidae, with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta. *Bulletin of the North American Museum of Natural History*. 46: 367-385.
 - Meyer, C.A., Frey, E.D. y Thüring, B. 2008. The pitfalls of interpreting incomplete dinosaur trackways- an example of a dromaeosaurid trackway from the Late Cretaceous of the Sierra Madre Oriental (Cerro del Pueblo Formation, Late Campanian; Parras Basin, Coahuila, NE Mexico). *VI Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologist*, Spišská Nová Ves, Slovak Republic. Libro de resúmenes: 69-73.
 - Meyer, C.A., Frey, E.D., Thüring, B., Etter, W. y Stinnesbeck, W. 2005. Dinosaur Tracks from the Late Cretaceous Sabinas Basin (Mexico). *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 14: 41-45.
 - *Michigan Department of Natural Resources*: http://www.michigan.gov/dnr/0,4570,7-153-10370_12150_12220-26362--,00.html (Consultado el 15 de Agosto de 2013).
 - Montaña-Martínez, I., Hernández-Rivera, R. Montellanos-Ballesteros, M. 2009. Hadrosaurios kritosaurinos del Cretácico Tardío de Coahuila y Chihuahua, México. *XI Congreso Nacional de Paleontología*, Juriquilla,

- Querétaro. Libro de resúmenes: 47.
- Montellano-Ballesteros, M. 2003. A titanosaurid sauropod from the Upper Cretaceous of Chihuahua, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 20: 160-164.
 - Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez, S. 1988. Multivariate analysis of Lower Cretaceous dinosaurs footprints. Discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios*, 21: 395-408.
 - Mudroch, A., Richter, U., Joger, U., Kosma, R., Idé, U. y Maga, A, 2011. Didactyl tracks of paravian theropods (maniraptora) from the ?Middle Jurassic of Africa. *PLoS ONE*, 6: 1-10.
 - Norell, M.A., Makovicky, P.J. 2004. Dromaeosauridae. Pp: 196-210. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*. 2^{no} edition. University of California Press. Berkeley.
 - Ortíz-Mendieta, J.A. 2001. Dinosauricnitas Cretácico-tardías de El Aguaje, Michoacán, región suroccidental de México y sus implicaciones geológico-paleontológicas. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México D.F. 75 pp.
 - Osborn, H.F. 1905. Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin of the North American Museum of Natuyral History*, 21: 259-265.
 - Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II, *Association for the Advancement of Science*, 11th Meeting: 60-204.
 - Pantoja-Alor, J. 2009. Paleocnitas de vertebrados de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla: mito o realidad. *XI Congreso Nacional de Paleontología*, Juriquilla, Querétaro. Libro de resúmenes: 56.
 - Prieto-Márquez, A. y Serrano Brañas, C.I.S. 2012. *Latirhinus uitslani*, a “broad-nosed” saurolophine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) from the late Campanian (Cretaceous) of northern Mexico. *Historical Biology*, 24: 607–619.
 - PueblosAmerica.com:<http://mexico.pueblosamerica.com/fotos-satelitales/esqueda>. (Consultado el 5 de Agosto de 2013).
 - Rainforth, E.C. y Lockley, M.G. 1996. Tracks of diminutive dinosaurs and hopping mammals from the Jurassic of North and South America. Pp: 265-269. En: Morales, M. (Ed.). *The continental Jurassic. Museum of Northern Arizona. Bulletin*, 60.
 - Ramírez-Velasco, A. A. 2013. Pelopatologías óseas en dinosaurios mexicanos. Un estudio comparativo. *Tesis de Maestría*. Universidad Nacional Autónoma de México. Maestría en ciencias de la producción y salud animal. México D.F. 294 pp.
 - Ramírez-Velasco, A. A., Hernández-Rivera, R. y Servín-Pichardo, Ricardo. *En prensa*. The hadrosaurian record from Mexico. Pp: xxx–xxx En: Eberth, D.A. y Evans, D.C. (Eds.), *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington.
 - Rivera-Sylva, H.E., Rodríguez-de la Rosa, R.A. y Ortíz-Mendieta, J.A. 2006. A review of the dinosaurian record from México. Pp: 233-248. En Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.delC., Montellano-Ballesteros, M.,

- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Quiroz-Barroso, S.A. (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Topics in Geobiology. 24. Springer. Países Bajos.
- Roach, B.T. y Brinkman, D.L. 2007. A reevaluation of cooperative pack hunting and gregariousness in *Deinonychus antirrhopus* and other nonavian theropod dinosaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48: 103–138.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. 1998. ¿Aves o dinosaurios en Durango? VI Congreso Nacional de Paleontología, México, D.F. Libro de resúmenes: 58-59.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. 2003. Pterosaur Tracks from the Latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. Pp: 275-282 En: Buffetaut, E. y Mazin, J-M. (Eds.). Evolution and Paleobiology of Pterosaurus. *Geological Society, London, Special Paper Publications*, 217.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. 2007a. El estudio de los Dinosaurios en México: historia, registro y perspectivas. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 37: 49-58.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. 2007b. Hadrosaurian Footprints from the Late Cretaceous Cerro del Pueblo Formation of Coahuila, Mexico. Pp: 339-343. En: Díaz-Martínez E., Rábano, I. (Eds.). 4thEuropean Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. *Cuadernos del Museo Geominero, No. 8*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. 2013. El registro de huellas de vertebrados del Jurásico de México. VIII Congreso latinoamericano de paleontología. XIII Congreso Mexicano de paleontología. Guanajuato, Guanajuato. Libro de resúmenes: 79.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A. y Cevallos-Ferriz, S. 1998. Vertebrates of the El Pelillal locality (Campanian, Cerro Del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 751-754.
 - Rodríguez-de la Rosa, R. A., Aguillón-Martínez, M.C., López-Espinoza, J. y Eberth, D.A. 2004. The Fossil Record of Vertebrate Tracks in México. *Ichnos*, 11: 27-37.
 - Rodríguez-de la Rosa, R.A., Bravo-Cuevas, V.M., Carrillo-Montiel, E. y Ortiz-Ubilla, A. 2012. Lower Cretaceous dinosaur tracks from Puebla, Mexico, *Journal of Geological Research*, 2012: 1-7.
 - Romilio, A. y Salisbury, S.W. 2011. A reassessment of large theropod dinosaur tracks from the mid-Cretaceous (late Albian–Cenomanian) Winton Formation of Lark Quarry, central-western Queensland, Australia: A case for mistaken identity. *Cretaceous Research*, 32: 135-142.
 - Rostchild, B.M. y Martin, L.D. 2006. Skeletal impact of disease. *New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 33. 226 p.
 - Rothschild, B.M. y Tanke, D.H. 2005. Theropod Paleopathology. State-of-the-art Review. Pp. 351-365. En Carpenter, K. (Ed.) *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press. Bloomington.
 - Moratalla, J. 2000. Las huellas de los dinosaurios. Pp: 91-117. En Sanz, J. L. (Ed.). *Dinosaurios. Los señores del pasado*. Ediciones Martínez Roca.

- Barcelona.
- Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43:165-171.
 - Shunemann-de Aluja, A. y Vanda-Cantón, B. 2011. Sistema musculoesquelético. Pp: 227-261. En: Trigo-Tavera, F. J. (Ed.). Patología sistémica veterinaria. 5ª edición. McGraw-Hill. México D. F.
 - Solari, L.A. y Tanner, M. 2011. UPb.age, a fast data reduction script for LA-ICP-MS U-Pb geochronology. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28: 83-91.
 - Stenberg, C.M. 1926. Dinosaur tracks from the Edmonton Formation of Alberta, Canada. *Department of Mines. Geological Survey Bulletin*, 44: 85-87.
 - Stenberg, C.M. 1932. Dinosaur tracks from Peace River, British Columbia. *National Museum of Canada Bulletin*, 68: 59-85.
 - Sullivan, R.M., Tanke, D.H. y Rothschild, B.M. 2000. An impact fracture in an ornithomimid (Ornithomimosauria: Dinosauria) metatarsal from the Upper Cretaceous (Late Campanian) from New Mexico. Pp: 109-111. En: Lucas, S.G. y Heckert, A.B. (Eds.). Dinosauria of New México. *New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin* 17.
 - Taliaferro, N.L. 1933. An occurrence of Upper Cretaceous sediments in northern Sonora, México. *Journal of Geology*. 41: 12-37.
 - Thulborn, R.A. 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 38: 227-256.
 - Thulborn, R.A. 1989. The gaits of Dinosaurs. Pp: 39-49. En: Lockley, M.G., Gillette, D.D. (Eds.). Dinosaur tracks and traces. Cambridge University Press. Nueva York.
 - Thulborn, R.A. 1990. *Dinosaur tracks*. Hapman and Hall. Londres. 410 pp.
 - Thulborn, R.A. y Wade, M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs Queensland Museum*, 21: 413-517.
 - Torio- Álvarez, R. 2003. Gota Aviar. Pp: 343-344. En Abreu-Morales, Z.R., Figaldo-Álvarez, L.E (Eds.). Patología médica veterinaria. Libro de texto para la docencia de la asignatura. Universidades de León, de Santiago de Compostela y de Zaragoza. Salamanca.
 - Upchurch, P., Barrett, P.M., y Dodson, P. 2004. Sauropoda. Pp: 259-322. En Weishampel, D.B, Dodson, P, Osmólska, H. (Eds.). The Dinosauria 2ª edición. *University of California Press*, Berkeley.
 - Woernle, H. 1996. *Enfermedades de las aves*. Editorial Acribia, S.A. Zaragoza. 150 pp.
 - Xing, L.D., Harris, J.D., Sun, D.H. y Zhao, H.Q. 2009. The earliest known deinonychosaur tracks from the Jurassic-Cretaceous boundary in Hebei, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48: 662-671.
 - Xing, L., Li, D., Harris, J.D., Bell, P.R., Azuma, Y., Fujita, M., Lee, Y.-N. y Currie, P.J. *En prensa*. A new *Dromaesauripus* (Dinosauria: Theropoda) ichnospecies from the Lower Cretaceous Hekou Group, Gansu Province,

- China. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Zanno, L.E., Varricchio, D.J. O'Connor, P.M., Titus, A.L. y Knell, M.J. 2011. A new troodontid theropod, *Talos sampsoni* gen. et sp. nov., from the Upper Cretaceous Western Interior Basin of North America. *PLoS ONE*, 6: 1-20.
 - Zhen, S.N., Li, J.J., Chen, W., y Zhu, S. 1994. Dinosaur and bird footprints from the Lower Cretaceous of Emei County, Sichuan. *Memoirs of the Beijing Natural History*, 54: 105–120.