

Nuevas huellas de dinosaurios del Jurásico Superior en el norte de Chile

Karen MORENO¹, Nicolás BLANCO² y Andrew TOMLINSON²

Abstract. NEW DINOSAUR FOOTPRINTS FROM THE UPPER JURASSIC OF NORTHERN CHILE. Sauropod and theropod footprints have been identified west of the city of Calama, Region II of Chile, in red beds belonging to the Estación Member of the San Salvador Formation (Kimmeridgian - Lower Cretaceous). Narrow-gauge sauropod ichnites and three different morphologies of theropod footprints are described: A) medium- to large-sized tetradactyl impressions, with little difference in size between digits II-IV, and a II-IV interdigious angle of 66°; B) small- to medium-sized tridactyl prints, with a marked difference in size between digits III and II/IV, and a II-IV interdigious angle of 85°; and C) a subaqueous tridactyl print, probably made by only one foot of the animal. The San Salvador tracksite is assumed to be Upper Jurassic in age, because it is similar to other tracksites of this period in lacking wide-gauge sauropod footprints. This fact is probably correlated with the absence of titanosaurid body fossils in the Jurassic of South America.

Resumen. La icnofauna observada en las sedimentitas rojas del Miembro Estación de la Formación San Salvador (Kimmeridgiano-Cretácico Inferior), se compone de huellas Sauropoda-Theropoda, en la que se incluyen saurópodos sin luz de rastro y tres tipos de huellas de terópodos: A) impresión tetradáctila de tamaño medio a grande, con escasa diferencia de longitud entre los dígitos II a IV, y ángulo interdígital II-IV de 66°; B) impresión tridáctila de tamaño pequeño a mediano, con una gran diferencia de longitud entre los dígitos III y II/IV, y ángulo interdígital II-IV de 85°; y C) impresión tridáctila, traza subacuática, probablemente de una sola extremidad del animal. Se sugiere que las capas portadoras de icnitas de la Formación San Salvador pertenecen al Jurásico Superior, debido a la similitud con otros yacimientos de este período, en que también están ausentes las huellas de saurópodo con amplia luz de rastro. Este hecho probablemente se correlaciona a la carencia de restos fósiles de titanosáuridos en el Jurásico de América del Sur.

Key words. Dinosaur footprints. Upper Jurassic. Chile. San Salvador Formation. Calama. Paleoichnology.

Palabras clave. Huellas de dinosaurios. Jurásico Superior. Chile. Formación San Salvador. Calama. Paleoicnología.

Introducción

Diversas localidades con huellas de dinosaurios han sido reconocidas principalmente en el norte y centro de Chile, en rocas cuyas edades abarcan desde el Jurásico al Cretácico Temprano. Las formaciones que documentan este registro son: 1) Formación Baños del Flaco (Klohn, 1960), VI Región de Chile, perteneciente al Tithoniano-Jurásico Superior (Biró-Bagóczy, 1984), esta unidad representa un ambiente árido (plataforma carbonática), cuya icnofauna está compuesta por huellas de saurópodos, sin luz de rastro (*Parabrontopodus* n. sp.; Moreno *et al.*, no publicado); huellas de terópodos de tamaño medio, (circa 24 cm largo, 25 cm ancho; Moreno y Pino, 2002); y hue-

llas de ornitópodos pequeños (*Camptosaurichnus faso-lae*; Casamiquela y Fasola, 1968) circa 21 cm largo, 16 cm ancho. 2) Formación Chacarilla (Galli y Dingman, 1962), I y II Región de Chile, Jurásico Superior - Cretácico Inferior (Blanco *et al.*, 2000). Corresponde a un ambiente de río meandriforme, su icnofauna está compuesta por huellas de saurópodos de amplia luz de rastro (morfortipo *Brontopodus*; Lockley *et al.*, 1994), huellas de saurópodos sin luz de rastro (*Parabrontopodus*; Lockley *et al.*, 1994), huellas grandes de ornitópodos (50 x 55 cm) y huellas de terópodos de variados tamaños que varían desde 10 cm largo y 5 cm ancho a 60 cm largo y 50 cm ancho (Moreno *et al.*, 2000), distribuidas en diversos niveles de la formación (Moreno, 2001); 3) Quebrada Monardes, III Región de Chile, Jurásico Superior - Cretácico Inferior (Bell y Suárez, 1989). Corresponde a un ambiente de plataforma de inundación; su icnofauna está representada por huellas de tamaño medio de terópodos, circa 24 cm largo, 12 cm ancho (Bell y Suárez, 1989).

¹University of Bristol, Earth Sciences Department, Bristol BS8 1RJ, UK. Fax: +44 (0) 117 925 33 85. k.moreno@bris.ac.uk

²Servicio Nacional de Geología y Minería, Av. Santa María 0104, Providencia, Santiago, Chile. Fax: +56 2 777 68 02. nblanco@sernageomin.cl, atomlins@sernageomin.cl

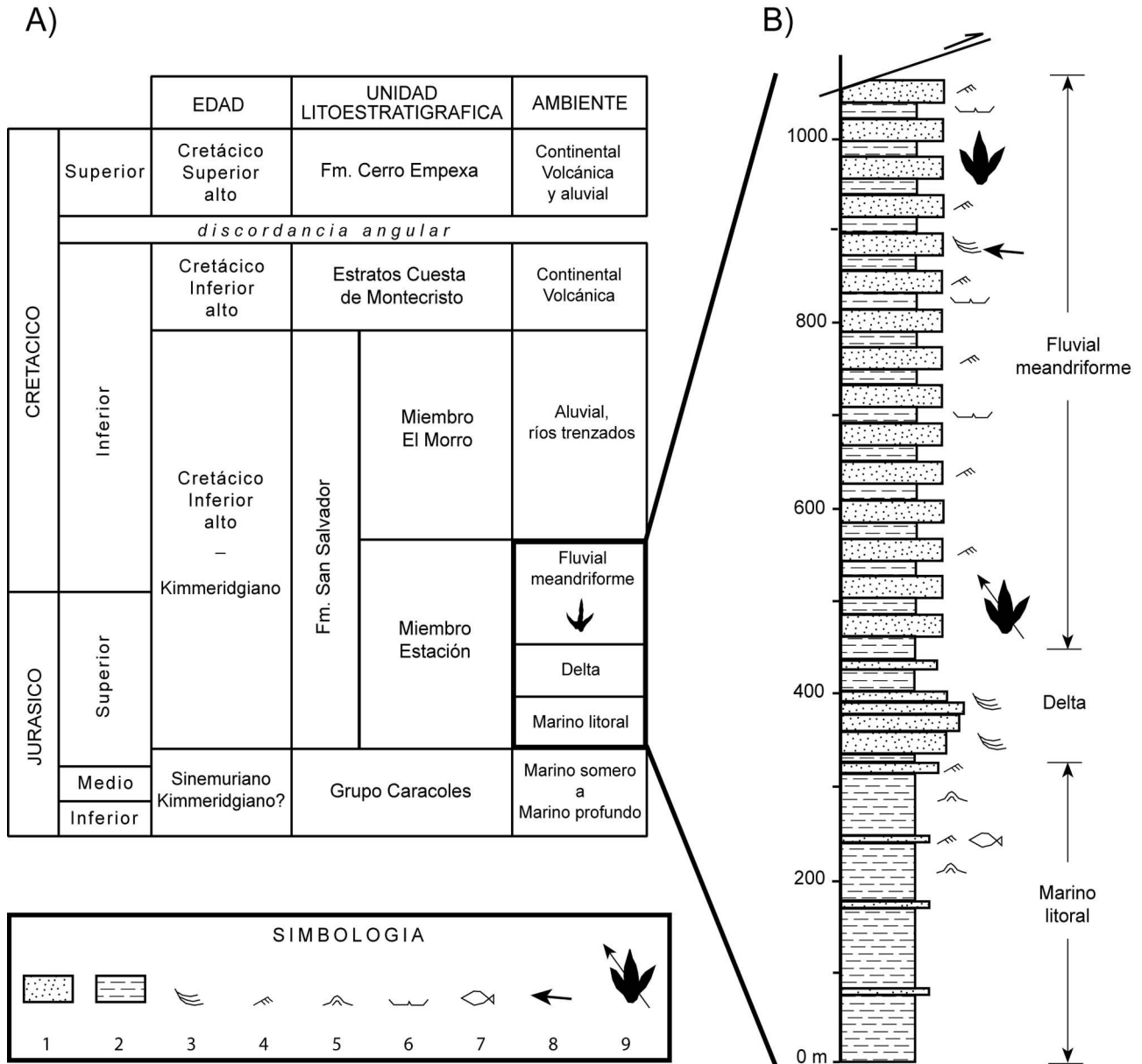


Figura 1. Posición estratigráfica de las icnitas. **A.** Cuadro cronoestratigráfico del Mesozoico en el sector de Calama con la ubicación de la unidad portadora de icnofacies (Miembro Estación de la Formación San Salvador). **B.** Columna simplificada del Miembro Estación de la Formación San Salvador, levantada en el río homónimo. Se destaca la ubicación de las icnitas de dinosaurios en la sección continental fluvial. 1 = areniscas; 2 = lutitas; 3 = estratificación cruzada en artesas; 4 = óndulas de corriente; 5 = óndulas de oleaje; 6 = grietas de desecación; 7 = fragmento de pez fósil; 8 = vector de paleocorriente; 9 = icnita de dinosaurio y dirección de desplazamiento / Stratigraphic position of the footprints. **A.** Mesozoic stratigraphy in Calama area and location of its ichnofauna (San Salvador Formation, Estación Member). **B.** Simplified column of the Estación Member, San Salvador Formation. Data taken from the San Salvador River. Location of dinosaur icnites is indicated. 1 = sandstones; 2 = shale; 3 = cross bedding; 4 = current ripple marks; 5 = wave ripple marks; 6 = disecation marks; 7 = fragmentary fossil fish; 8 = paleocurrent vector; 9 = dinosaur footprint and displacement direction.

La nueva localidad con huellas de dinosaurios descrita en el presente trabajo fue hallada por el geólogo J.C. Vicente en 2001, en los estratos rojos del Miembro Estación de la Formación San Salvador (Lira, 1989), expuestos en el río San Salvador, al oeste de la ciudad de Calama, II Región de Chile.

Geología

La Formación San Salvador (nombre usado por Lira, 1989 en un trabajo inédito) se apoya concordante y transicionalmente sobre sedimentitas marinas del Grupo Caracoles (Marinovic y Lahsen, 1984,

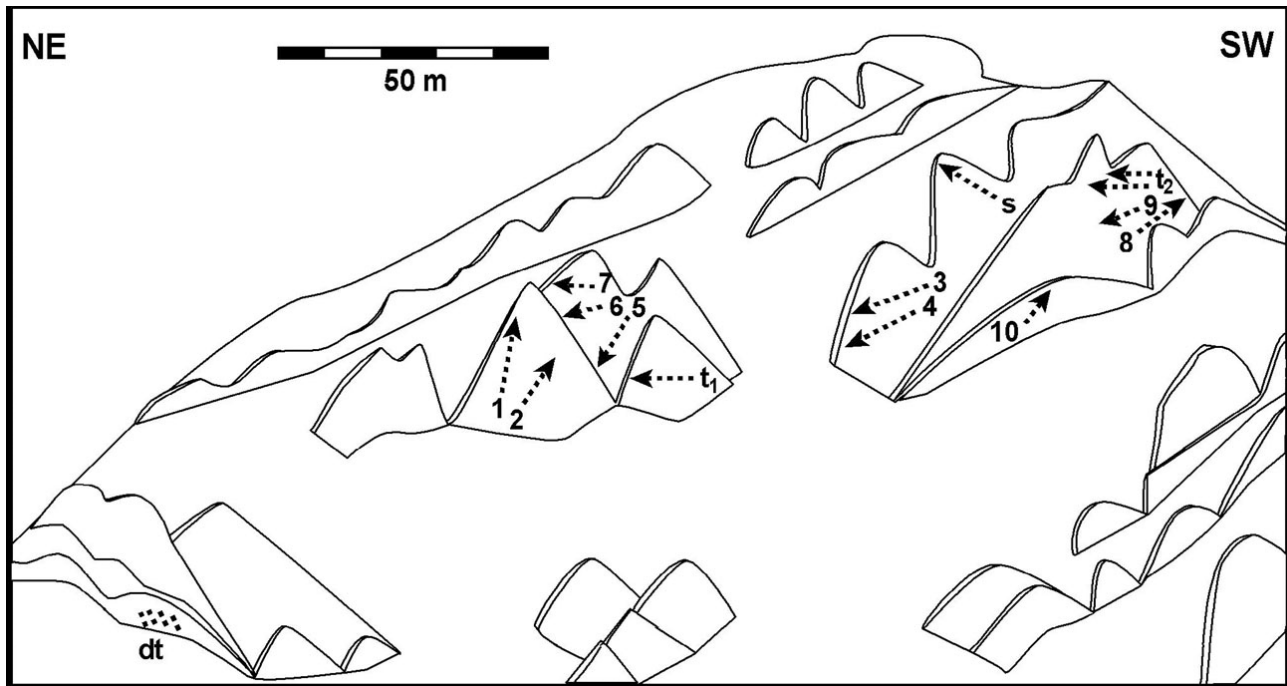


Figura 2. Esquema de distribución de las pistas de dinosaurios en las capas portadoras. Los números 1 a 10 indican las pistas medidas correspondientes a terópodos, cuyos datos se presentan en la tabla 1. s = huellas de saurópodo sin luz de rastro, t = huellas de terópodos, dt = zona de dinoturbación. Las pistas 1, 2, 3, 4, t y s están en el mismo nivel estratigráfico. Escala aproximada 50 m / Sketch showing the distribution of dinosaur tracks in relevant outcrops. Number 1 to 10 indicate theropod trackways in which measurements were taken (table 1). s = narrow-gauge sauropods, t = theropod footprints, dt = dinoturbation. Trackways 1, 2, 3, 4, t, and s are located in the same stratigraphic level. Approximate scale 50 m.

Sinemuriano-Kimmeridgiano?) y subyace concordantemente con las rocas volcánicas y volcanoclásticas de la unidad "Volcanitas de la Cuesta de Montecristo" de probable edad Cretácico Inferior alto (Ladino *et al.*, 1999), por lo que, estratigráficamente, la Formación San Salvador queda comprendida en el rango Kimmeridgiano-Cretácico Inferior (figura 1.A). En esta formación se han diferenciado dos miembros (Lira, 1989): 1) uno inferior (Miembro Estación) constituido por areniscas calcáreas grises y verde claro, limolitas gris verdosas y lutitas grises a negras, de origen marino, localizadas en la porción inferior de este miembro y areniscas cuarcíferas finas a medias, de color rojo, y fangolitas rojas, de origen continental, situadas en la mitad superior de este miembro (figura 1.B) y 2) otro superior (Miembro El Morro) caracterizado por arenisca y conglomerados gruesos, de origen continental aluvial.

Las rocas portadoras de las icnitas se sitúan en la mitad superior del Miembro Estación (figura 1.B), el cual aflora en el flanco occidental de un pliegue anticlinal, cuyas capas presentan un rumbo submeridional y buzamiento de 60° ONO y en cuyo núcleo afloran rocas marinas perteneciente a la mitad inferior de dicho miembro. El paso de las facies marinas a las continentales en este miembro, se registra a través de

una secuencia de grano y estrato creciente que representa la progradación de un lóbulo deltaico.

Las icnofacies se encuentran contenidas en una secuencia de areniscas y fangolitas rojas bien estratificadas, en capas planas de continuidad lateral a escala métrica a decamétrica, ocasionalmente de base cóncava erosiva y frecuente laminación cruzada de tipo ondulas de corriente, indicando flujos dirigidos hacia el oeste. La asociación vertical de facies forma sucesiones cíclicas, estrato y grano decrecientes, de 0,5-1,5 m de espesor, en cuya base se localizan areniscas con base erosiva y estratificación cruzada en artesa y fangolitas laminadas en su techo. En ciertos sectores se identifican capas inclinadas tipo epsilon a escala vertical métrica, correspondientes a superficies de acreción lateral, originadas por barras de punta lo que, en conjunto con las asociaciones cíclicas de litofacies, sugieren la migración lateral de canales fluviales en ríos sinuosos. Estas facies, en general, representan una llanura fluvial construida, probablemente por ríos meandriformes.

El Miembro Estación es correlacionable litoestratigráficamente y, sobre la base de la sección estudiada en este trabajo, cronológicamente con la parte inferior de la Formación Chacarilla, del Jurásico Superior (Blanco *et al.*, 2000; Rubilar *et al.*, 2000).

Material y métodos

Las icnitas se encuentran dispersas en distintos niveles estratigráficos de la mitad superior del Miembro Estación, coordenadas UTM 490859 / 7515348 (figura 2). Debido al pronunciado ángulo de inclinación de los estratos portadores (60°), su estudio fue realizado en los sitios de mejor acceso (números, figura 2). Por esta razón, ciertas improntas no pudieron ser medidas y fueron identificadas mediante el uso de binoculares (letras t y s, figura 2).

La icnofauna está compuesta por huellas de terópodos de diversos tamaños que varían desde 52 cm de largo y 34 cm de ancho a 13 cm de largo y 11 cm de ancho (tabla 1); huellas de saurópodos sin luz de rastro (*Parabrontopodus*; Lockley *et al.*, 1994), visualizados con binoculares (s en figura 2). Todas se presentan *in situ*, como impresión en hueco (epirelieve cóncavo).

Además, se han registrado trazas de invertebrados del tipo *Ophiomorpha* (túneles ramificados cuyas paredes están reforzadas por pellets, atribuidos a crustáceos anomuros; Bromley, 1990) en niveles estratigráficamente cercanos a las capas con huellas.

La dinoturbación en ciertos sectores es muy pronunciada dificultando la individualización e identificación de los rastros (tb en figura 2). Sin embargo, en los sectores en que las huellas presentan mejores condiciones de preservación se aprecia una distribución preferencial este-oeste, cortando perpendicularmente el eje de las ondulitas, las que cubren toda la superficie del estrato.

Las comparaciones fueron realizadas con los icnogéneros considerados morfológicamente relevantes para el presente trabajo (Olsen *et al.*, 1998; Calvo, 1991; Harris *et al.*, 1996; Harris, 1997; Lockley *et al.*, 1996; Thulborn, 2001).

Mediciones de la longitud entre el margen posterior de la huella y el margen posterior del cojinete metatarso-falangeal del dígito III (Δ , figura 3) fueron tomadas debido a que Lockley *et al.* (1996, 1998) utilizan estos valores para distinguir los icnotaxones *Megalosauripus* Lockley *et al.*, 1996 y *Eubrontes* Hitchcock, 1845 (*sensu* Olsen *et al.*, 1998). Se incluyen los datos de *Megalosauripus* Lockley *et al.*, 1996, a pesar de los problemas nomenclaturales relacionados (véase Thulborn, 2001). Discusiones taxonómicas concernientes a este icnogénero escapan del objetivo del presente trabajo.

Se utilizó el método de Olsen *et al.* (1998) para el cálculo de la proporción de la proyección del dígito III ("digit III projection ratio": Olsen *et al.*, 1998): $P = R' / (T - R')$; $R' = R / \cos(\theta/2)$. R es la distancia entre la parte posterior del pie y el punto medio de la recta que une las puntas de las unguales de los dígitos II y IV ("length of rear of phalangeal part of foot": Olsen *et al.*, 1998); T es el largo total del pie, deducido de la

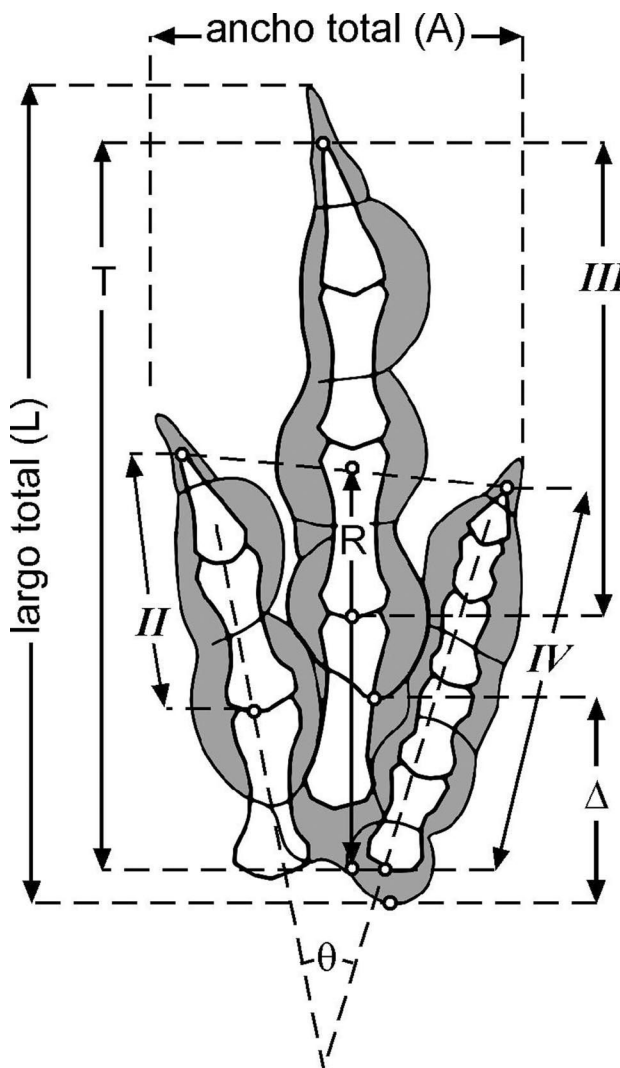


Figura 3. Esquema de las medidas consideradas para la descripción de las huellas (modificado a partir de Olsen *et al.*, 1998). Δ = distancia entre el margen posterior de la huella y el margen posterior del cojinete metatarso-falangeal del dígito III (Lockley *et al.*, 1996; 1998); R = distancia entre la parte posterior del pie y el punto medio de la recta que une las puntas de las unguales de los dígitos II y IV ("length of rear of phalangeal part of foot": Olsen *et al.*, 1998); T = largo total del pie, osteológico, deducido de la impronta; θ = ángulo de divergencia de los dígitos / Sketch of the measurements used for footprint description (modified from Olsen *et al.*, 1998). Δ = distance between the rear margin of the footprint and the rear margin of the third metatarsus-phalangeal pad (Lockley *et al.*, 1998); T = total length of phalangeal part of the foot skeleton; θ = divergence angle of digits II-IV.

huella; y θ corresponde al ángulo de divergencia de los dígitos (figura 3).

Descripción

Se distinguen 3 morfologías de huellas de dinosaurios terópodos (tabla 1):

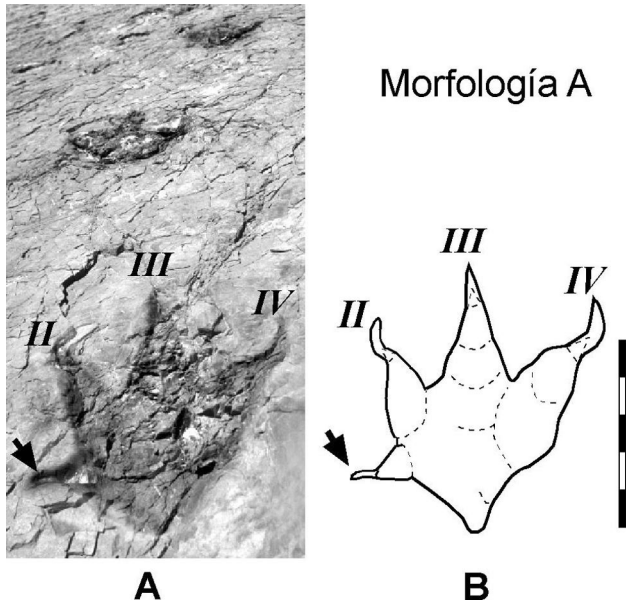


Figura 4. A, fotografía de la pista 1, en primer plano la huella número 1, correspondiente al pie derecho. La foto fue tomada desde un ángulo aproximado de 45°. B, esquema de la huella en donde se perfila la posición de los cojinetes pedales, los que fueron dibujados con ayuda de otras huellas de esta morfología. El esquema presenta la corrección de dimensiones a un plano de 0°. Se destaca la presencia de impresión del dígito I (flecha). Escala 25 cm / A, Photography of trackway 1, in first plane the footprint 1 (right foot). The picture was taken at about 45° from the outcrop. B, Footprint scheme with position of pads, which were drawn from other footprints of the trackway. A correction to plane 0° was applied to the scheme. Arrow indicates digit I. Scale 25 cm.

A) Impresión tetradáctila de tamaño mediano a grande, largo 28 - 52 cm y ancho 25 - 34 cm, con una proporción largo / ancho de huella de $1,3 \pm 0,2$ y proyección del dígito III (P, Olsen *et al.*, 1998) igual a $11,1 \pm 0,2$ (figura 4; tablas 1 y 2).

La impronta del dígito I sobresale de forma recta, en un ángulo de 50° desde la base (osteológica) del dígito II, su longitud es un 28% del largo total de la huella. Ésta se presenta en todas las huellas examinadas, cuya profundidad varía desde 0,5 a 7 cm. La longitud (osteológica) del dígito II es un 36% del largo total de la huella; 66% en III y 89% en IV. Hay 32° de divergencia entre los dígitos II y III y 34° entre los dígitos III y IV.

La marca correspondiente al dígito II es notoriamente más delgada que los dígitos III y IV. Las impresiones de las falanges ungueales de los dígitos II y IV están curvadas hacia la línea media de la icnita. Los cojinetes pedales se distinguen suavemente en el contorno de la huella y en el dígito IV, los correspondientes a las falanges 3 y 4 son característicamente más grandes que 1 y 2 (figura 4).

La impresión del tarso-metatarso ("talón") está ausente. La longitud entre el margen posterior de la huella y el margen posterior del cojinete metatarso-

falangeal del dígito III (Δ/L) representa un 30% de la longitud total de la huella (tabla 2). Esta morfología se presenta en las pistas 1, 3, 4 y 10, de las cuales las pistas 1, 3 y 4 están en el mismo nivel estratigráfico (figura 2).

La velocidad estimada de las pistas (Alexander, 1976) es de $3,0 \pm 0,8$ km/h (tabla 1). El largo de zancada/altura de cadera es de $1,1 \pm 0,3$ (tabla 1), lo que indica que los animales irían a un paso de caminata (largo de zancada / altura de cadera < 2 ; Thulborn y Wade, 1989).

B) Huella tridáctila de tamaño pequeño a mediano, 15-17 cm de largo y 10-12 cm de ancho. Proporción largo/ancho de huella $1,4 \pm 0,2$ y proyección del dígito III (P; Olsen *et al.*, 1998) igual a $1,5 \pm 0,03$ (figura 5; tablas 1 y 2).

Dígito II (óseo) 38% de la longitud total de la huella; 58% en III; y 49% en IV. Ángulo de divergencia entre dígitos II y III de 45°; 40° entre los dígitos III y IV. Impronta de la falange ungueal del dígito IV fuertemente curvada lateralmente (figura 5). Impresiones delgadas de los dígitos II - IV, ausencia de I. Los cojinetes pedales se distinguen ocasionalmente en el contorno de la huella.

Morfología presente en pistas 2, 5, 6, 8 y 9. La velocidad estimada de las pistas (Alexander, 1976) es de $2,0 \pm 1,1$ km/h (tabla 1). La proporción del largo de zancada/altura de cadera es de $1,2 \pm 0,4$ (tabla 1), lo que indica que los animales irían a un paso lento de caminata (largo de zancada/altura de cadera < 2 ; Thulborn y Wade, 1989).

C) Cada huella se conforma de tres marcas de 18 cm de largo y 2 cm de ancho (excepto en la pisada número 3 en la cual las marcas laterales tienen 11 cm).

Las marcas se disponen en forma paralela y están separadas 5 cm entre sí. Esta morfología está presente solamente en la pista número 7, la cual se compone de cinco huellas que distan 9 cm entre marcas centrales, describiendo un suave sigmoide (figura 6). Debido a la morfología distintiva de esta pista las estimaciones de altura de cadera y velocidad no son pertinentes.

Discusión

Morfología A

La impresión del dígito I depende de tres factores: el grado de penetración del autópodo en el sustrato (Moratalla, comunicación escrita), posición y longitud del hallux, razón por la que su presencia es escasa en el registro fósil. En la morfología A todas las huellas presentan la impresión del hallux (figura 4) a pesar de las variaciones en profundidad (0,5 - 7 cm),

Morfología B

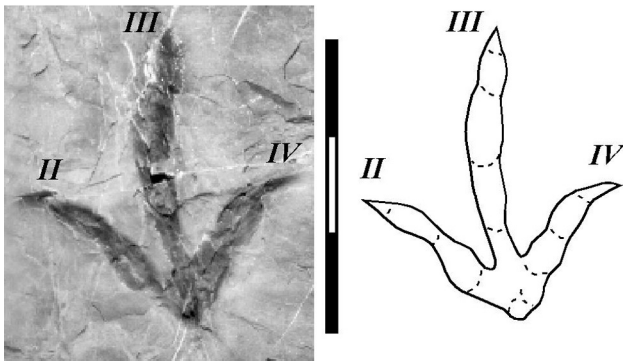


Figura 5. Característica de la morfología B. Fotografía de la huella 3, pista 8, correspondiente al pie derecho. Escala 15 cm / Photography of footprint 3, trackway 8. Right foot. Characteristic of B morphology.

en consecuencia, la presente discusión se basa solamente en los dos últimos factores (posición y longitud del hallux).

La impronta del dígito I en la morfología A nace en forma recta de la base del dígito II, en forma similar a *Picunichnus benedettoi* Calvo, 1991 y *Saurexallopus lovei* Harris, 1997, correspondientes al Albiano-Cenomaniano? y Maastrichtiano respectivamente. No es así en *Megalosauripus* Lessertisseur, 1955 (*sensu* Thulborn, 2001), debido a que la impron-

ta del hallux presenta una curva hacia atrás y está notoriamente separada de la base del dígito II, situándose generalmente a medio camino de la impresión tarso-metatarsal. Al comparar otros rasgos morfológicos en estas huellas (tabla 2), se observa que *P. benedettoi* tiene una razón de proyección del dígito III (P) muy menor, destacando la diferencia de longitud de este dígito en comparación a los laterales (II y IV), y en *S. lovei* aunque la longitud total de la huella es concordante a la morfología A, el ángulo de divergencia de los dígitos (θ) es muy superior.

Al examinar las proporciones L/A en todas las icnitas, tridáctilas y tetradáctilas (tabla 2), se observan tres icnogéneros acordes a la morfología A cuyos valores varían desde 1,2 a 1,5:

- 1) *Eubrontes* (*sensu* Olsen *et al.*, 1998);
- 2) *Megalosauripus* (*sensu* Thulborn, 2001); y
- 3) *Megalosauripus* Lockley (véase Thulborn, 2001).

No obstante, los valores de P son ampliamente inferiores a los de la morfología A. Lo que en otras palabras, significa que en estos tres icnogéneros la proyección del dígito III por sobre los dígitos II y IV es muy notoria, contrastando con la regularidad en la longitud de la impresión de los dígitos II a IV de la morfología A.

Todos los icnotaxones analizados presentan importantes diferencias morfológicas con morfología A, las que sugieren que las produjo un tipo distinto de

Tabla 1. Medidas promedio de las huellas de dinosaurios de la Formación San Salvador. A = ancho de la huella; L = largo de la huella; Lz = largo de la zancada; Ac= altura de la cadera. Velocidad estimada a partir de la ecuación de Alexander (1976) y el uso del factor para el cálculo de la altura de cadera determinado por Thulborn (1989): 4,9 para huellas de terópodos > 30 cm, 4,5 para huellas de terópodos < 30 cm / Mean measurements of the dinosaur footprints at San Salvador Formation. A = footprint width; L = footprint length; Lz = stride length; Ac = hip height. Speed estimation was taken from Alexander (1976), using hip height factor determined by Thulborn (1989): 4.9 for theropod footprints > 30 cm, and 4.5 for theropod footprints < 30 cm.

Pista nº	Huella			Ángulo de paso (°)	Lz (cm)	Factor altura cadera*	Ac (cm)	Velocidad				
	Cantidad	A (cm)	L (cm)					L / A	Lz / Ac	m/s	km/h	
Morfología A												
1	10	32	35	1,1	175	186	4,9	172	1,08	0,7	2,7	
3	6	34	52	1,5	180	220	4,9	255	0,86	0,6	2,2	
4	5	25	28	1,1	180	183	4,5	126	1,45	1,0	3,8	
10	1	28	35	1,3	-	-	4,9	172	-	-	-	
Promedio		30	38	1,2	178	196		181	1,13	0,8	2,9	
Desv. ST.		3	9	0,2	2	17	0	47	0,24	0,2	0,6	
Morfología B												
2	1	10	17	1,7	-	-	4,5	77	-	-	-	
5	5	12	16	1,3	165	60	4,5	72	0,83	0,3	1,1	
6	8	12	16	1,3	110	51	4,5	72	0,71	0,2	0,9	
8	5	12	15	1,3	135	106	4,5	68	1,57	0,9	3,1	
9	11	12	15	1,3	161	100	4,5	68	1,48	0,8	2,9	
Promedio		12	16	1,4	143	79	5	71	1,15	0,6	2,0	
Desv. ST.		1	1	0,2	26	28	0	4	0,44	0,3	1,2	
Morfología C												
7	5	17	13	1,8	54	4,5	-	-	-	-	-	

Tabla 2. Comparación de proporciones entre morfologías de icnitas. L/A = proporción largo total de la huella / ancho de la huella; θ = Ángulo de divergencia de los dígitos II a IV; P = razón de la proyección del dígito III (Olsen *et al.*, 1998) = $R' / (T-R')$; $R' = R / \cos(\theta/2)$; Δ/L = porcentaje de la distancia desde margen posterior del cojinete metatarso-falangeal del dígito III a la parte posterior de la huella, en relación a la longitud total de la huella. Véase definiciones en figura 3. * Valores obtenidos a través de las figuras en las publicaciones correspondientes / *Comparison of proportions between ichnites morphology.* L/A = total footprint length, footprint width ratio; θ = divarication angle of digits II-IV; P = digit III projection ratio (Olsen *et al.*, 1998) = $R'/T-R'$ = $R/\cos \theta/2$; Δ/L = porcentaje de la distancia entre el margen posterior de la huella y el margen posterior del cojinete metatarso-falangeal del dígito III y la longitud total de la huella. Véase definiciones en figura 3. * Valores obtenidos a través de las figuras en respectivas publicaciones.

Morfotipo de la icnita	Dígitos observados	L (cm)	L/A	θ (°)	P	Δ/L (%)	Referencia
Morfología A	4	25-34	1.1-1.5	66	11.1	30	Presente trabajo
Morfología B	3	10-12	1.3-1.7	85	1.5	30	Presente trabajo
<i>Grallator</i>	3	<15	>2	10-30	1.3	28-32*	Hitchcock (1858). <i>sensu</i> Olsen <i>et al.</i> (1998)
<i>Anchisauripus</i>	3	15-25	2	20-30	1.3-1.8	33-38*	Lull (1904). <i>sensu</i> Olsen <i>et al.</i> (1998)
<i>Picunichmus benedettoi</i>	4	22	1.7	25*	1.4*	32	Calvo (1991)
<i>Saurexalopus lovei</i>	4	20-32	0.9-0.7	111.4	15*	-	Harris <i>et al.</i> (1996); Harris (1997)
<i>Eubrontes</i> , <i>Eubrontes giganteus</i>	3	>25	1.4-1.5	25-40	2.2	24*	Hitchcock, (1845). <i>sensu</i> Olsen <i>et al.</i> (1998)
<i>Megalosauripus</i>	4	>50	1.3-1.5	100	2.5*	>50*	Lessertisseur (1955). <i>sensu</i> Thulborn (2001)
<i>Megalosauripus</i>	3	>51	1.2	34-58*	1.6-3.3*	36	Lockley <i>et al.</i> (1996). Véase Thulborn (2001)

animal. Sin embargo, los autores prefieren no generar un nuevo icnotaxón, hasta que una revisión más acuciosa de todas las morfologías descritas para dinosaurios tridáctilos sea realizada, debido a que agregaría mayor complejidad a la multiplicidad de icnotaxones actualmente existentes y en consecuencia, aumentaría la dificultad para su estudio.

Morfología B

Los rangos de P (proyección del dígito III) y de longitud total de la huella concuerdan con *Grallator* Hitchcock, 1858 (*sensu* Olsen *et al.*, 1998), sin embargo el ángulo interdígital II - IV es muy superior en B (tabla 2), lo que implicaría una fuerte rotación lateral de la articulación metatarso-falangeal y, por tanto, una diferencia morfológica importante entre los animales productores de ambos tipos de icnitas. Ángulo

los de gran magnitud han sido descritos para *Megalosauripus* Lessertisseur, 1955 (*sensu* Thulborn, 2001); pero las relaciones de tamaño, la presencia de la impresión del tarso-metatarso ("talón"), P y Δ/L son lo suficientemente diferentes a la morfología B (tabla 2) como para no asignarla al icnogénero *Megalosauripus*. En el caso de *Saurexalopus lovei* Harris, 1997, el que también posee un amplio ángulo interdígital II - IV, la diferencia radica en que esta icnoespecie tiene un valor elevado de P , lo que significa que las longitudes de los dígitos II y IV son muy similares a III. Esta última característica es notoriamente distinta de la morfología B (figura 5), cuyo P refleja una marcada predominancia del dígito III (tabla 2).

Aunque la variación morfológica de B descarta su asignación a los icnogéneros aquí descritos, los autores prefieren no establecer nuevos icnotaxones, tal como en el caso de la morfología A.

Morfología C

Esta morfología es el resultado del movimiento de los dígitos pedales hacia atrás, de manera que solamente las puntas de los dedos incursionan en el sustrato. La ausencia de la impresión de la parte posterior del pie y la disposición paralela de las marcas indican que el peso del cuerpo del animal no es soportado por sus extremidades, sino debe haber estado suspendido en el agua. Por lo tanto las huellas se interpretan como las marcas de propulsión del animal cuando estaba flotando.

La forma de las huellas se corresponden con el ic-

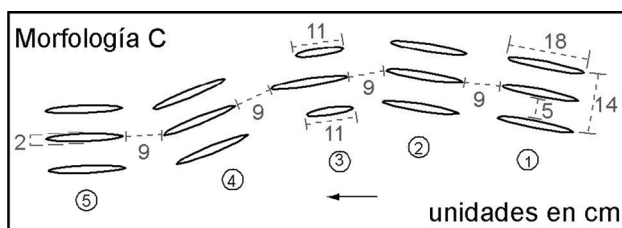


Figura 6. Esquema de la pista 7, atribuida a marcas de natación de un dinosaurio terópodo. Característica de la morfología C / *Sketch of trackway 7, attributed to swimming marks of the theropod dinosaur. Characteristic of C morphology.*

nogénero *Characichnos* Whyte y Romano, 2001, el que ha sido descrito como huellas de tetrápodos nadando. Su diagnosis es la siguiente:

"Two to four elongate, parallel hypichnial ridges (or epichnial grooves) which may be straight, gently curved or slightly sinuous. The termination of the ridges (or grooves) may be straight or sharply reflexed. Trackway consists of two rows of tracks; the long axes of the tracks are parallel to each other in a straight trackway, and either parallel or oblique to the midline of the trackway."

Sin embargo, la pista de morfología C difiere de *Characichnos* en la presencia de una sola fila de huellas, en la que los ejes longitudinales de cada huella coinciden con el eje de la pista (figura 6). Esta diferencia en la disposición de las huellas, además de la cercanía de éstas (9 cm), sugiere que las huellas corresponden a la impresión de un único pie, derecho o izquierdo, que propulsa al animal.

La icnoespecie *Characichnos tridactylus* Whyte y Romano, 2001 presenta una depresión o borde en la parte posterior de la huella, el que corresponde a la ligera impresión de la parte posterior del pie. En la morfología C no existen marcas adicionales a las de los dígitos, lo que sugiere que la diferencia entre la profundidad de agua y el largo de la extremidad del animal que dejó las improntas de *C. tridactylus* es relativamente menor a la de la morfología C.

Coombs (1980) describe una morfología de huella diferente atribuida a un dinosaurio terópodo nadando. La impresión del dedo medio corresponde a la garra y a una porción del cojinete distal en forma de media luna, su posición ligeramente más adelantada que los dedos laterales. Las puntas de los dedos laterales incursionarían en el sustrato deslizándose hacia atrás, dejando una breve marca en forma de rasguño. La pista está conformada por dos filas de huellas correspondientes a los pies izquierdo y derecho respectivamente. Esta morfología es interpretada por Coombs (1980) como la utilización del dedo medio como punto fijo de apoyo para la propulsión de la natación, mientras los dedos laterales se resbalarían levemente en el sustrato.

Whyte y Romano (2001) sugieren que las diferencias morfológicas entre las huellas descritas por Coombs (1980) con *Characichnos* Whyte y Romano, 2001 pueden deberse a que las primeras representan una menor profundidad en la incursión del pie en el sustrato, sin embargo, no la asignan a este icnogénero.

Thulborn y Wade (1989) describen una serie de morfologías de huellas como resultado de diferentes fases durante la "locomoción terrestre" de dinosaurios ornitópodos y terópodos, que en realidad corresponde una sucesión morfológica desde la descrita por Coombs (1980) a *Characichnos*, consistente más bien con una locomoción acuática. Ambas morfologías

se refieren a la misma actividad (natación) y éstas solamente dependerían de la profundidad de incursión del pie en el sustrato.

La morfología C corresponde a una impresión más vertical y profunda de los dedos que *Characichnos* ("kick-off phase"; Thulborn y Wade, 1989: figura 6.8 Bc), en la cual el dígito central mantiene un rol preponderante en el control de la locomoción; hecho que se observa en la huella número 3, cuya morfología distintiva (marcas laterales ~40% más cortas) coincide con el ligero cambio de dirección de la pista (figura 6).

Topográficamente la pista 7 (morfología C) se encuentra muy cercana a las pistas 5 y 6 (morfología B), las cuales están compuestas por impresiones pedales completas, lo que indica que el animal sustentaba su propio peso durante una locomoción terrestre. Las huellas son relativamente pequeñas y la altura estimada de cadera de 72 cm (tabla 1), por lo que la profundidad del agua debiera haber sido al menos < 72 cm en el momento en que se produjeron las huellas de las pistas 5 y 6. Sin embargo, la pista 7 perfectamente pudo haberse hecho en un instante diferente, en que el agua hubiera alcanzado mayor profundidad.

Ichnofauna

La ausencia de huellas de saurópodos con amplia luz de rastro (morfortipo *Brontopodus*; Lockley *et al.*, 1994) en el conjunto icnofaunístico de la Formación San Salvador, es un hecho que llama la atención. Si bien es cierto que la ausencia de icnitas puede deberse a problemas de preservación o de insuficiente exploración, icnofaunas de similar composición han sido halladas en otros yacimientos de Chile: Baños del Flaco del Tithoniano, Jurásico Superior (Biró-Bagóczy, 1984; Casamiquela y Fasola, 1968; Moreno y Pino, 2002) y niveles de la Formación Chacarilla que probablemente corresponden al Jurásico Superior (Blanco *et al.*, 2000; Rubilar, *et al.*, 2000; Moreno, 2001). Esto contrasta con los yacimientos Cretácicos en los cuales son abundantes las huellas tipo *Brontopodus* (Lockley *et al.*, 1994) *i.e.*: Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano?), Argentina (Calvo, 1991), y Formación El Molino (Maastrichtiano), Bolivia (Lockley *et al.*, 2002). Esta diferencia en icnofauna podría corresponder a un patrón evolutivo y/o paleogeográfico, ya que los titanosáuridos son dinosaurios saurópodos abundantes en el Cretácico de América del Sur y han sido identificados como productores de pisadas con amplia luz de rastro (Wilson y Carrano, 1999; Lockley *et al.*, 2002).

Cabe destacar que la ausencia de huellas de amplia luz de rastro como indicador de edades inferior-

res a Cretácico, es una hipótesis que requiere de mayor estudio, debido a que se basa en la ausencia de titanosáuridos en el Jurásico de América del Sur y en el supuesto de que estos animales migraran tardíamente desde otros continentes, ya que restos óseos han sido registrados en el Jurásico Superior e icnitas del Jurásico Medio de Europa (Wilson y Upchurch, 2003).

Conclusiones

La icnofauna observada en las sedimentitas rojas del Miembro Estación de la Formación San Salvador (Kimmeridgiano - Cretácico Inferior) se compone de huellas Sauropoda-Theropoda, que incluyen saurópodos sin luz de rastro (*Parabrontopodus*) y 3 tipos de huellas de terópodos: A) impresión tetradáctila de tamaño medio a grande, escasa diferencia de longitud entre los dígitos II a IV (alto valor de P) y un ángulo interdígital II-IV de 66°; B) impresión tridáctila de tamaño pequeño a mediano, con una gran diferencia de longitud entre los dígitos II a IV (bajo valor de P) y un ángulo interdígital II-IV de 85°; y C) impresión tridáctila, traza subacuática, probablemente de una sola extremidad del animal.

Las morfologías A y B difieren en uno u otro aspecto de otros icnotaxones comparados, lo que sugiere distintos tipos de dinosaurios terópodos como productores de las pisadas. No obstante, los autores se abstienen de proponer nuevos icnotaxones, debido a que agregaría complejidad innecesaria a la ya existente en la taxonomía de huellas de dinosaurios terópodos.

La asignación de la morfología C a *Characichnos* es tentativa, ya que la propulsión del nado con una sola extremidad significa una ligera variación del modo de locomoción descrito en el icnogénero, en ese caso sería necesario una rediagnosis o en su defecto la creación de otro icnogénero. Mayores comparaciones serán necesarios en orden a aclarar esta situación.

La ausencia de huellas de saurópodos con amplia luz de rastro en la Formación San Salvador es una característica que se relaciona con otros yacimientos del Jurásico Superior, por lo que las capas portadoras de icnitas son adjudicadas a este período. Esto solamente es posible asumiendo que titanosáuridos (responsables de huellas de amplia luz de rastro) migraran tardíamente a América del Sur desde otros continentes, en donde han sido registrados desde el Jurásico medio.

Los yacimientos de huellas de vertebrados en Chile constituyen una importante fuente de información acerca de los cambios evolutivos, paleoambientales, faunísticos, etcétera, de la transición Jurásico-Cretácico en Gondwana. Debido a la magni-

tud que poseen estos afloramientos y la escasez del registro osteológico, la paleoicnología supone la principal fuente de información en este sentido.

Agradecimientos

El presente trabajo fue posible gracias al financiamiento de The Jurassic Foundation y el apoyo logístico del Servicio Nacional de Geología y Minería de Chile. Agradecemos a M. Velásquez, por su ayuda en los trabajos de terreno; a la Universidad Austral de Chile y Sociedad Paleontológica de Chile por el respaldo; a J. Moratalla, R. Melchor y M. Carrano por los útiles comentarios que mejoraron sustancialmente el manuscrito. Las investigaciones de K.M. son financiadas gracias a las becas de postgrado Overseas Research Student Award y University of Bristol Scholarship.

Bibliografía

- Alexander, R. M. N. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261: 129-130.
- Bell, C. M. y Suárez, M. 1989. Vertebrate fossils and trace fossils in Upper Jurassic-Lower Cretaceous red beds in the Atacama Region, Chile. *Journal of South America Earth Sciences* 2: 351-357.
- Biró-Bagóczy, L. 1984. New contributions to the paleontology and stratigraphy of some Tithonian-Neocomian outcrops on the Chilean part of the Andean Range between 33°45' and 35° Lat. S. En: G.E.G. Westermann (ed.), *Circum-Pacific Jurassic Report, Special Paper* 3: 1-171.
- Blanco, N., Tomlinson, A., Moreno, K. y Rubilar, D. 2000. Importancia estratigráfica de las icnitas de dinosaurios en la Formación Chacarilla (Jurásico - Cretácico Inferior), Región de Tarapacá, Chile. *9º Congreso Geológico Chileno (Puerto Varas), Actas A*: 441-445.
- Bromley, R. G. 1990. *Trace fossils: biology and taphonomy. Special topics in palaeontology*, 3. Unwin and Hyman, 280 pp.
- Calvo, J. O. 1991. Huellas de dinosaurios de la Formación Río Limay (Albiano - Cenomaniaco), Picún Leufú, Provincia del Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda-Theropoda). *Ameghiniana* 28: 241-258.
- Casamiquela, R. M. y Fasola, A. 1968. Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico Inferior de Colchagua (Chile). *Universidad de Chile, Departamento de Geología* 30: 1-24.
- Coombs, W.P. 1980. Swimming ability of carnivorous dinosaurs. *Science* 207: 1198-1200.
- Galli, C. y Dingman, R. 1962. *Cuadrángulos Pica, Alca, Matilla y Chacarilla. Carta Geológica de Chile*. Instituto de Investigaciones Geológicas, Carta Geológica de Chile N° 7-10, escala 1:50.000. 125 pp.
- Harris, J. D. 1997. Four-toed theropod footprints and a paleomagnetic age from the Whetstone Falls Member of the Harebell Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian), northwestern Wyoming: a correction. *Cretaceous Research* 18: 139.
- Harris, J. D., Johnson, K. R., Hicks, J. y Tauxe, L. 1996. Four-toed theropod footprints and a paleomagnetic age from the Whetstone Falls Member of the Harebell Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian), northwestern Wyoming. *Cretaceous Research* 17: 381-401.
- Hitchcock, E. H. 1845. An attempt to name, classify, and describe the animals that made the fossil footmarks of New England. *Proceedings of the 6th Annual Meeting of the Association of American Geologist and Naturalist* (New Haven, Connecticut) 6: 23-25.
- Hitchcock, E. H. 1858. *Ichthyology of New England. A report on the*

- sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footmarks. William White, Boston, 220 pp.
- Klohn, C. 1960. Geología de la Cordillera de Los Andes de Chile Central, Provincia de Santiago, O'Higgins, Colchagua y Curicó. *Instituto de Investigaciones Geológicas, Boletín* 8: 1-95.
- Ladino, M., Tomlinson, A. J. y Blanco, N. 1999. New constraints for the age of Cretaceous compressional deformation in the Andes of northern Chile (Sierra de Moreno, 21°-22°10'S). *4th International Symposium of Andean Geodynamics* (Göttingen, Germany) pp. 407-410.
- Lessertisseur, J. 1955. Traces fósiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mémoires de la Société Géologique de France, nouvelle série* 74: 1-150.
- Lira, G. 1989. [Geología del área Preandina de Calama, con énfasis en la estratigrafía y paleogeografía del mesozoico, 22° a 22°40' latitud sur, Región de Antofagasta, Chile. Memoria de Título, Universidad de Chile, 211 pp. Inédito].
- Lockley, M. G., Farlow, J. O. y Meyer, C. A. 1994. *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow- gauge sauropod trackways. *Gaia* 10: 135-145.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A. y Santos, V. F. 1996. *Megalosauripus*, *Megalosauropus* and the concept of megalosaur footprints. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona* 60: 113-118.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A. y Santos, V. F. 1998. *Megalosauripus*, *Megalosauropus* and the problematic concept of megalosaur footprints. *Gaia* 15: 313-337.
- Lockley, M. G., Schulp, A. S., Meyer, C. A., Leonardi, G. y Kerumba, D. 2002. Titanosaurid trackways from the Upper Cretaceous of Bolivia: evidence for large manus, wide-gauge locomotion and gregarious behaviour. *Cretaceous Research* 23: 383-400.
- Lull, R. S. 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Memoirs of the Boston Society of Natural History* 5: 461-557.
- Marinovic, N. y Lahsen, A. 1984. Hoja Calama, Región de Antofagasta. *Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile* N° 58, escala 1:250.000, 140 pp.
- Moreno, K. 2001. Icnocenosisis e icnofacies de la Formación Chacarilla (Jurásico Superior - Cretácico Inferior), Norte de Chile. *4° Reunión Argentina de Icnología y 2° Reunión de Icnología del MERCOSUR, Universidad Nacional de Tucumán* (Tucumán) p. 59.
- Moreno, K. y Pino, M. 2002. Huellas de dinosaurios de la Formación Baños del Flaco (Titoniano - Jurásico Superior), IV Región, Chile: paleoetología y paleoambiente. *Revista Geológica de Chile* 29: 191-206.
- Moreno, K., Rubilar, D. y Blanco, N. 2000. Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, Norte de Chile. *16° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Universidad Nacional de San Luis* (San Luis) p. 41.
- Olsen, P. E., Smith, J. B. y McDonald, N. G. 1998. Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (early Jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A.). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 586-601.
- Rubilar, D., Moreno, K. y Blanco, N. 2000. Huellas de dinosaurios ornitópodos en la Formación Chacarilla (Jurásico Superior - Cretácico Inferior), I Región de Tarapacá, Chile. *9° Congreso Geológico Chileno* (Puerto Varas) A: 550-554.
- Thulborn, R. A. 2001. History and nomenclature of the theropod dinosaur tracks *Bueckeburgichnus* and *Megalosauripus*. *Ichnos* 8: 207-222.
- Thulborn, R.A. y Wade, M. 1989. A footprint as a history of movement. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (eds.), *Dinosaur tracks and traces*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 51-56.
- Whyte, M.A. y Romano, M. 2001. A dinosaur ichnocoenosis from Middle Jurassic of Yorkshire, UK. *Ichnos* 8: 223-234.
- Wilson, J.A. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of "wide gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria - Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125-160.

Recibido: 25 de marzo de 2004.

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.