

Huellas de dinosaurios en la Formación Baños del Flaco (Titoniano-Jurásico Superior), VI Región, Chile: paleoetología y paleoambiente

Karen Moreno

Instituto de Geociencias, Universidad Austral de Chile,
Casilla 567, Valdivia, Chile.
kmoreno@uach.cl

Dirección actual: University of Bristol, Earth Sciences Department,
Bristol, BS8 1RJ, U.K.
K.Moreno@bristol.ac.uk

Mario Pino

Instituto de Geociencias, Universidad Austral de Chile,
Casilla 567, Valdivia, Chile
mariopino@uach.cl

RESUMEN

Se realizó un estudio de las características de las trazas de dinosaurios de la Formación Baños del Flaco, incluyendo las microfácies de las capas que las contienen. Se infiere que el ambiente de deposición correspondía a la ribera de una laguna asociada a una plataforma calcárea somera, clima tropical a subtropical, existiendo biohermes que indican la posición local del mar. El análisis paleoicnológico permitió conocer aspectos del comportamiento de los dinosaurios que originaron las pistas, el que es muy similar al de la fauna actual en la sabana africana. Las improntas indican un modo preferente de caminata, desplazándose paralelamente al margen del paleocuerpo de agua (noroeste-sureste). La icnocoenosis determinada corresponde a ornitópodo-terópodo-saurópodo (OTS) y se relaciona en aspectos generales a la icnofacies *Brontopodus*. Las icnitas se encuentran en el sector del borde continental de la laguna costera y su preservación se debió a la deposición de una capa de material piroclástico que las sepultó.

Palabras claves: Jurásico Superior, Dinosaurios, Huellas fósiles, Paleoicnología, Chile.

ABSTRACT

Dinosaur footprints in the Baños del Flaco Formation (Tithonian-Upper Jurassic), VI Region, Chile: paleoethology and paleoenvironment. The characteristics of dinosaur footprints (Baños del Flaco Formation) and also the microfacies of the associated beds were analyzed. Through the footprints it was possible to interpret aspects of the dinosaur's behavior, which were very similar to the extant faunas from the African savannah, with preferred progression parallel to the margin of the water body (northwest-southeast). The ichnocoenosis corresponds to ornithopod-theropod-sauropod (OTS) and it is related, in general aspects, to the *Brontopodus* ichnofacies. It is inferred that the depositional environment corresponded to a lagoon shore of a shallow carbonate platform from tropical to subtropical climate. Bioherms indicate the local position of the sea. The ichnites are located on the continental shore of the lagoon and their preservation was due to the deposition of a layer of pyroclastic material that quickly buried them.

Key words: Upper Jurassic, Dinosaurs, Fossil footprints, Palaeoichnology, Chile.

INTRODUCCION

En 1968, Casamiquela and Fasola describieron el hallazgo de pistas de dinosaurios en la Formación Baños del Flaco (Klohn, 1960), sobre un estrato con rumbo N12°E y manteo 50°W, ubicado a ca. 600 m hacia el este de la localidad de Termas del Flaco, VI Región, Chile (34°47'S-70°28'W; Fig. 1). Dichos autores describieron dos icnoespecies de dinosaurios: *Iguanodonichnus frenki* y *Camptosaurichnus fasolae*, ambas pertenecientes al Orden Ornithopoda. La identificación de éstas se basó en la morfología de las huellas y en el caso específico de *I. frenki* se consideró:

- a- el bipedalismo aparente
- b- el gran tamaño
- c- la rotación externa del eje central de la huella, que en ese entonces se interpretaba como característico de los ornitópodos por una errónea reconstrucción de los especímenes fósiles.
- d- la identificación del ángulo de paso menor que 110° como característico de Ornithopoda.
- e- la datación disponible en ese momento que indicaba una edad cretácica temprana (Klohn, 1960), época en que *Iguanodon* está presente en el registro como primer representante de los grandes iguanodóntidos.

En trabajos posteriores, sin embargo, Biró-Bagóczy (1984) dató la formación como perteneciente al Titoniano (Jurásico Superior). Por otra parte Dos Santos *et al.*, 1992; Farlow, 1992; Lockley *et al.*, 1994a; Moreno y Rubilar, 1997 y Sargeant *et al.*, 1998 sugirieron que las características de *I. frenki* corresponden mejor al Orden Sauropoda y más específicamente, con el icnogénero *Parabrontopodus*: el ángulo de paso menor que 110°, la rotación externa del eje de la huella y el bipedalismo son atribuidas a Sauropoda, debido a una mejor interpretación y reconstrucción de los esqueletos fósiles. Finalmente, se han presentado evidencias de bipedalismo aparente de Sauropoda, por transposición de las huellas de los miembros traseros sobre los delanteros (Lockley *et al.*, 1986). Moreno y Rubilar (1997) realizaron una revisión de la icnoespecie *Iguanodonichnus frenki*, la que se consideró *nomen dubium* por las razones anteriormente expuestas y se reasignó a cf. *Parabrontopodus*.

Sargeant *et al.* (1998) desestimaron la interpretación de *Camptosaurichnus fasolae* basados en la descripción de Casamiquela y Fasola (1968), debido a la baja calidad de las fotografías, ausencia de esquemas y errores de continuidad en la descrip-

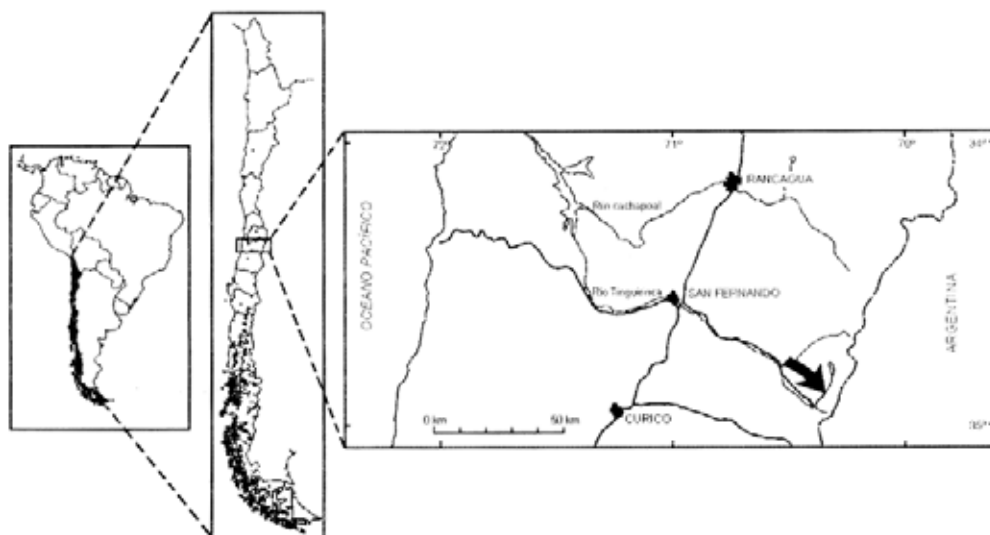


FIG.1. Mapa de ubicación de las Termas del Flaco. La flecha señala la posición de las improntas de dinosaurio en la Formación Baños del Flaco.

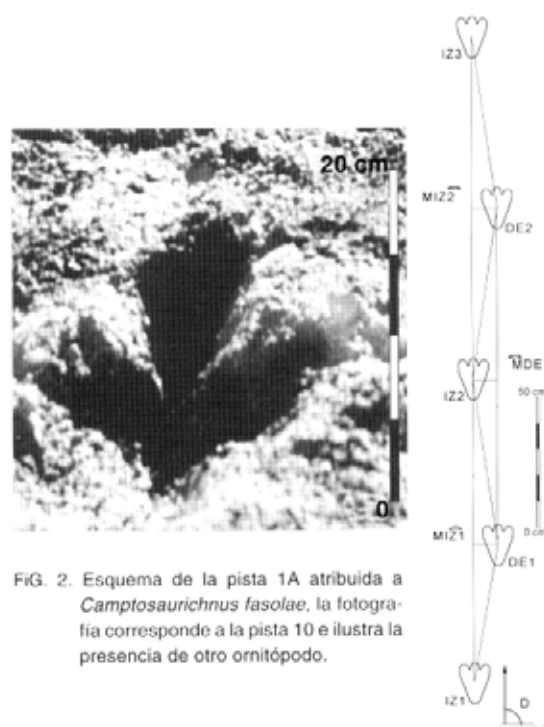


FIG. 2. Esquema de la pista 1A atribuida a *Camptosaurichnus fasolae*, la fotografía corresponde a la pista 10 e ilustra la presencia de otro ornitópodo.

ción. Además, la presencia de huellas de ornitópodos en asociaciones jurásicas en general es dudosa, ya que el registro fósil de este periodo se caracteriza

por la presencia de asociación terópodo-saurópodo. En consecuencia y por descarte, dichos autores atribuyeron las pistas de *Camptosaurichnus fasolae* a terópodos. Moreno y Rubilar (1997) describieron nuevas pistas de dinosaurios atribuidas a un morfotipo distinto de paleoicnita del Orden Ornithopoda, además de otras pistas asignadas a *C. fasolae* y huellas pertenecientes al Orden Theropoda, reafirmando la existencia de la asociación terópodo-oritópodo-saurópodo para la Formación Baños del Flaco (Fig. 2).

Diferentes autores han interpretado el paleoambiente en que se depositó el miembro medio de la Formación Baños del Flaco que porta las paleoicnitas ya mencionadas (Casamiquela y Fasola, 1968; Arcos, 1987; Zapata, 1995). Sin embargo, estos estudios enfocan el tema en un contexto de evolución geológica a gran escala, sin desarrollar una interpretación paleoambiental local de la capa que incluye las improntas.

El presente trabajo entrega nuevos antecedentes sobre el tema, sobre la base de estudios recientes efectuados en la zona (Moreno, 2000a y b).

La localidad fosilífera Termas del Flaco, por su importante contenido de huellas de dinosaurios, fue declarada Monumento Paleontológico Nacional, mediante el DS 4866 del 13/07/1967.

INFERENCIAS PALEOETOLOGICAS

El afloramiento en estudio tiene una extensión de 170 m de longitud por 15 m de ancho. Desde la parte alta del filo del cerro donde aflora esta secuencia, siguiendo el rumbo de las capas 300 m en dirección norte, se encuentra un afloramiento de arrecife fósil de coral (Fig. 3).

De norte a sur, los primeros 10 m muestran pistas conformadas solamente por hendiduras alargadas no identificables y restringidas a este sector. Hacia los 70 m la capa portadora de huellas contiene las pistas descritas como *C. fasolae* por Casamiquela y Fasola (1968), dinosaurios herbívoros numerados en este trabajo como 1A, 2A, 6A y 7A¹ (Fig. 2). Además contiene las pistas descritas por Moreno y Rubilar (1997) atribuidas a dos nue-

vos morfotipos de ornitópodos (pistas 6B, 6C y 6D) y al saurópodo diplodocimorfo cf. *Parabrontopodus* (pistas 3A, 5A, 8A). Entre los 96 y 141 m hacia el sur, se distribuyen las pistas pertenecientes a terópodos (8B, 8C, 9, 11, 13A, 13B, 13C; Moreno y Rubilar, 1997) y a más pistas de los dos morfotipos de ornitópodos mencionados anteriormente (números 8D, 10, 12A, 12B, 12C, Fig. 2). En los 29 m restantes no existen improntas de dinosaurios, a pesar de las condiciones texturales similares del estrato (Fig. 4).

La dirección y sentido de las pistas de dinosaurios se midieron con brújula y transportador, con el rumbo de la capa portadora como punto de referencia. Además, se corrigió la inclinación producida

¹ La numeración original (1 a 8) corresponde a Casamiquela y Fasola (1968). En este trabajo tales pistas fueron identificadas con el número original y la letra A; las nuevas pistas cercanas con la numeración original y las letras B a D. Las nuevas pistas encontradas fuera de la zona analizada por Casamiquela y Fasola (1968) fueron numeradas a partir de 9.



FIG. 3. Ubicación de la capa portadora de huellas (flecha inferior) y el afloramiento de coral (flecha superior), en la vertiente norte del río Tinguirica.

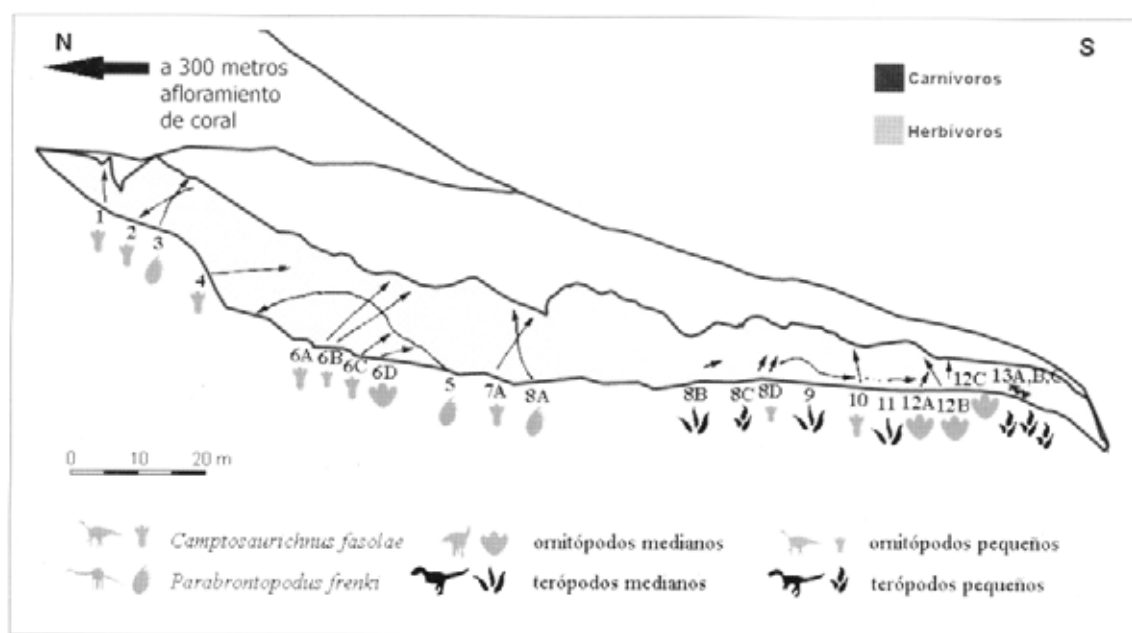


FIG. 4. Perfil esquemático de la distribución, orientación y sentido de las pistas de dinosaurios mejor conservadas en la capa portadora (flechas).

por la tectónica abatiendo los datos a manteo 0° en red de Schmidt (Billings, 1972). Los diagramas de la orientación general y desglosada por grupo se presentan en la figura 5. Las pistas de dinosaurios muestran una orientación preferencial promedio $N40^\circ W$ (Tabla 1, Fig. 5).

Estudios etológicos recientes indican que la mayoría de los animales se desplazan en forma paralela a los márgenes de los cuerpos de agua (Cohen *et al.*, 1993), por lo que la orientación $N40^\circ W$ de las pistas indicaría que un borde del paleocuerpo de agua habría tenido una dirección

TABLA 1. DIRECCION DE LAS PISTAS DE DINOSAURIOS DE LA FORMACION BAÑOS DEL FLACO.

Pista No.	Dirección (Norte=0°)	Dirección (NS/EW)	Pista No.	Dirección (Norte=0°)	Dirección (NS/EW)	Pista No.	Dirección (Norte=0°)	Dirección (NS/EW)
Ornitópodos <i>Camptosaurichnus fasolae</i>			Saurópodos <i>Parabrontopodus frenki</i>			Terópodos Terópodos medianos		
1	88°	N88°E	3	112°	N68°W	9	194°	N14°E
2	262°	N88°W	5	12°	N12°E	11	194°	N14°E
6A	107°	N73°W	8A	107°	N73°W	8B	194°	N14°E
6C	138°	N48°W						
7A	100°	N80°W						
10	86°	N86°E						
Ornitópodos medianos			Terópodos pequeños					
6D	194°	N14°E				8C	144°	N54°W
12A	100°	N80°W				13A	194°	N14°E
12B	140°	N50°W				13B	194°	N14°E
12C	100°	N80°W				13C	194°	N14°E
Ornitópodos pequeños								
6B	158°	N 68°W						
8D	100°	N68°W						
Promedio	131°	N40°W	77°	N77°E		187°	N7°E	
Desviación estándar	52°		56°			19°		
Promedio ornitópodos + saurópodos			120°	N30°W				
Desviación estándar ornitópodos + saurópodos			56°					
Promedio general (Ornit+Saurop+Terop)			141°	N51°W				
Desviación estándar general (Ornit+Saurop+Terop)			56°					

aproximada noroeste-sureste. Dado que el rumbo del arrecife de coral tiene la misma orientación y está ubicado al norte de las pistas, puede interpretarse que el paleocuerpo de agua estaba ubicado en tal dirección (norte). El distinto grado de preservación debido al aumento del contenido de humedad del sustrato, que empeora hacia el norte, apoya tal interpretación.

Para obtener una estimación numérica de la velocidad de los dinosaurios se procedió a la toma de diversas medidas de las huellas mejor preservadas, *i.e.*, ángulo de paso, ancho interno de la pista, ancho y largo de huella, largo de zancada y largo de paso (Tabla 2, Fig. 6). La velocidad fue determinada a partir de la fórmula desarrollada por Alexander (1976):

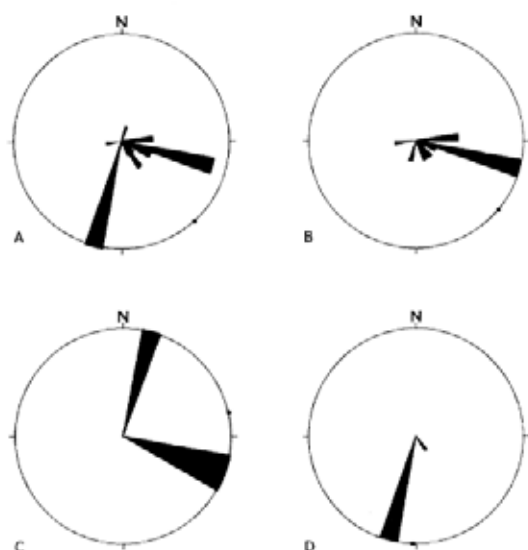


FIG. 5. Diagramas de rosa de la orientación de las pistas de dinosaurios: **A-** todas las pistas: $\bar{x}=141^\circ$; $n=22$ y pétalo mayor $n=7$; **B-** ornitópodos: $\bar{x}=131^\circ$; $n=12$ y pétalo mayor $n=5$; **C-** saurópodos: $\bar{x}=77^\circ$; $n=3$ y pétalos $n=1$; **D-** terópodos: $\bar{x}=187^\circ$; $n=7$ y pétalo mayor $n=6$.

$$v = 0.25^{0.5} / 1.67 h^{-1.17}$$

En que l es el largo de la zancada y h la estimación de la altura de cadera; h se calcula a partir de:

$$h = (\text{factor}) \times (\text{largo de la huella})$$

El factor para obtener la altura de la cadera fue obtenido de Thulborn (1989), quien asignó un valor distinto dependiendo de las proporciones corporales de cada tipo de dinosaurio:

Ornitópodo grande:	5,9
Ornitópodo chico:	4,8
Terópodo grande:	4,9
Terópodo chico:	4,5
Bípodo chico:	4,6
Bípodo grande:	5,7
Saurópodo:	4,0

Según Thulborn and Wade (1984) cuando los valores de $l \cdot h^{-1}$ (largo de zancada $\cdot$ altura de cadera $^{-1}$) son menores que 2, el animal posee la progresión de caminata, entre 2 y 2,9 trota y cuando es mayor que 3, corre. En el afloramiento analizado (Tabla 2) la velocidad de desplazamiento presenta valores pro-

medio de 5 km h^{-1} , lo que corresponde a la rapidez esperada para animales en niveles de actividad normal. Tal orden de velocidad es observada hoy en día en mamíferos que se desplazan en lugares cercanos a un cuerpo de agua en la sabana africana (Cohen *et al.*, 1993).

El tipo más común de progresión es la caminata, ya que en este paso el animal es capaz de mantener una rapidez constante por largo tiempo, a lo que se denomina velocidad crucero (Bakker, 1987). Tal tipo de progresión es lo que se refleja de los cálculos realizados con las huellas de dinosaurios de Termas del Flaco. La única excepción se halla en la pista de ornitópodo 6B que trota a 11 km h^{-1} y que coincide, además, con el animal más pequeño. Esto concuerda con la mayor actividad de los animales más pequeños (Bakker, 1987).

Las huellas de saurópodos se restringen al sector norte de la capa, lo que indicaría, en este

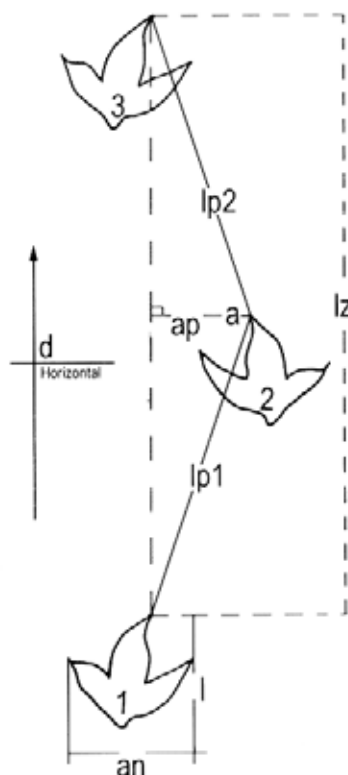


FIG. 6. Medidas tomadas de las huellas mejor preservadas. **a-** ángulo de paso; **ap:** ancho de pista; **d-** dirección de la pista; **lh:** largo de huella; **an:** ancho de huella; **lp1:** largo de paso 1; **lp2:** largo de paso 2 y **lz:** largo de zancada.

caso, la preferencia de estos animales por moverse en las partes más húmedas, en las cercanías del margen de un cuerpo de agua o internados en éste, tal como lo ejemplifica Ishigaki (1989). Los ornitópodos se disponen en toda la extensión del estrato y los terópodos se distribuyen en la periferia hacia el sur, lugar en que el sedimento tenía una consistencia mayor y por ende se encontraba más alejado del cuerpo de agua. Esta distribución concuerda con la observada en la fauna de la sabana africana, donde los herbívoros más grandes se localizan preferentemente alrededor del cuerpo de agua y los carnívoros a una cierta distancia de los herbívoros (Cohen *et al.*, 1993). En el estrato portador de las pistas se observa una relación 1:3

entre dinosaurios carnívoros y herbívoros.

Dinoturbación es el proceso por el cual la consistencia y estructura primaria de un sedimento es modificado por la actividad de estos animales. El índice de dinoturbación es leve para la capa portadora de icnitas (0-30%; Lockley y Conrad, 1989). Así las pistas por la distancia entre ellas, son fácilmente individualizables. Esto se relaciona a diversas variables, tales como tiempo de exposición del estrato, viscosidad y porcentaje de agua del sedimento, densidad local de la población y frecuencia de actividad de los animales en el área. Por lo tanto, al menos uno de estos factores es el responsable de que la dinoturbación sea leve en la localidad estudiada.

INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES

Dado que la capa portadora de las icnitas está inclinada 50° al oeste, hacia el este se produce un escarpe del cual fue posible levantar una columna estratigráfica de detalle (233 cm) para interpretar los eventos ocurridos inmediatamente antes, durante y después de la formación de las improntas (Fig. 7). Macroscópicamente, se trata de calizas grises que poseen un alto porcentaje de aloquímicos (alfombras de algas), con delgadas intercalaciones arenosas. Se tomaron muestras en la base y techo de cinco estratos, más la base del estrato que sellaba las icnitas.

El análisis petrográfico microscópico en secciones delgadas reveló la existencia de una diversa gama de aloquímicos y litoclastos (Tabla 3). La muestra basal de la columna (I B) incluye terrígenos con buen redondeamiento y buena selección de los clastos de origen orgánico y lítico, que indicaría que los terrígenos fueron transportados desde un lugar lejano, y que en el ambiente de deposición había suficiente energía (Dalrymple *et al.*, 1992) para redondear los bioclastos calcáreos y originar buena selección (Fig. 8, A y B). En la base del estrato I existen algas calcáreas rojas atribuidas a *Lithophyllum?*, mientras que en la muestra del techo se agregan espículas de equinodermos. Las algas calcáreas permiten inferir un ambiente de salinidad alta (36-37‰), mientras que la aparición de los equinodermos indicaría una disminución de la salinidad (Fig. 8, C). Hacia el techo, en las muestras

de los estratos II B, II T, III B y III T, continúa proliferando *Lithophyllum?* y se reconocen fragmentos de origen piroclástico pobremente redondeados, por lo que es posible inferir que fueron depositados por vía aérea o que la fuente estaba muy cercana. En las muestras III B y III T se observan ostrácodos y calciesferas. Füchtbauer y Schminke (1974) indicaron que la ocurrencia conjunta de estos aloquímicos puede interpretarse como un paleoambiente somero quieto o restringido. En consecuencia, la energía del ambiente disminuye hacia el techo del perfil estudiado.

En las muestras IV B y IV T disminuyen notoriamente las algas calcáreas rojas y se destaca la presencia de clastos volcánicos vesiculares subredondeados y otros litoclastos volcánicos angulosos. Hacia el techo se reconocen escasas algas calcáreas verdes y excavaciones verticales de invertebrados, lo que indicaría un ambiente submareal a intermareal (Sellwood, 1986). Arcos (1987) postuló que el aumento de litoclastos habría provocado una menor producción de carbonatos.

Las muestras V B y V T corresponden al estrato portador de icnitas, las que presentan abundante desarrollo de algas calcáreas rojas articuladas (Fig. 8, D), notorio aumento de peloides y calciesferas. Además, se observan *Lithophyllum?* ocasionales y escaso aporte de material lítico. Esta asociación da cuenta de un ambiente somero quieto o restringido de baja energía. Este último estrato calcáreo fue

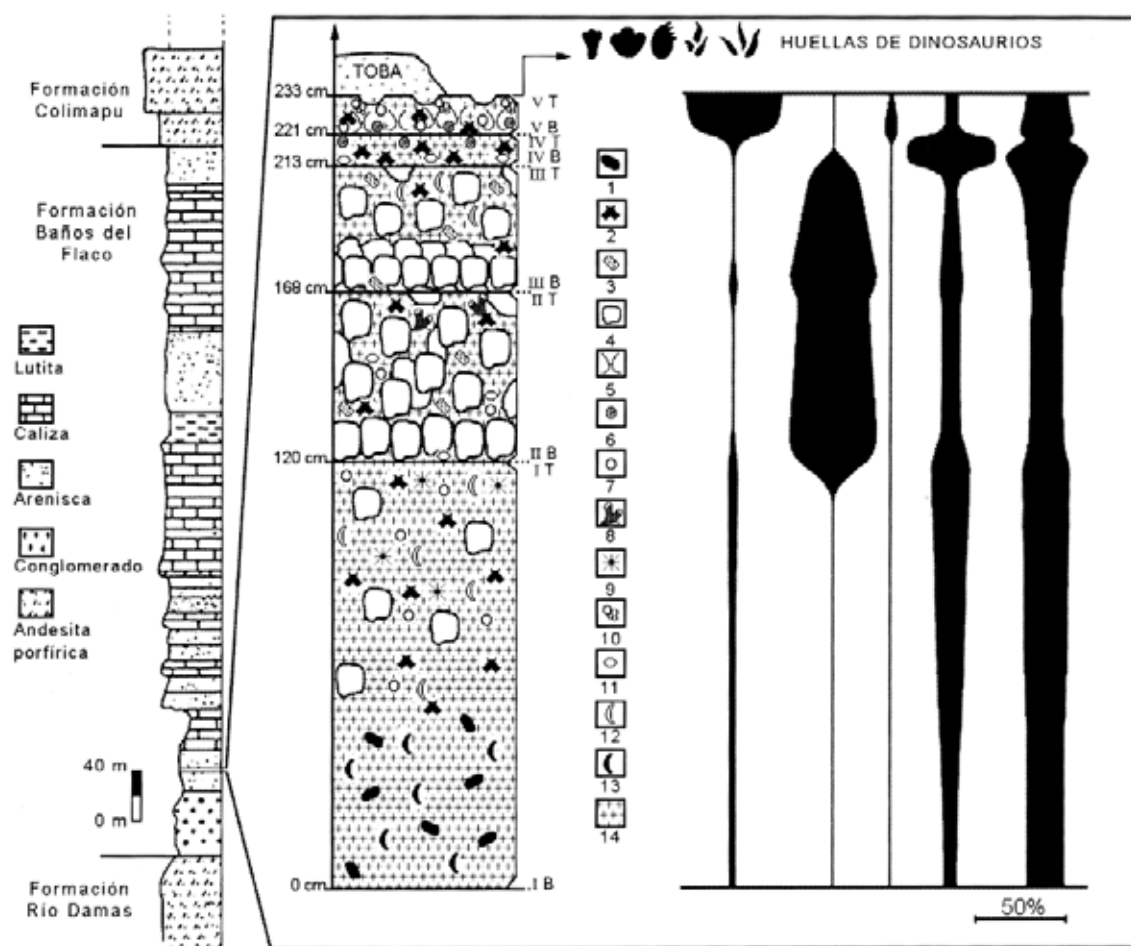


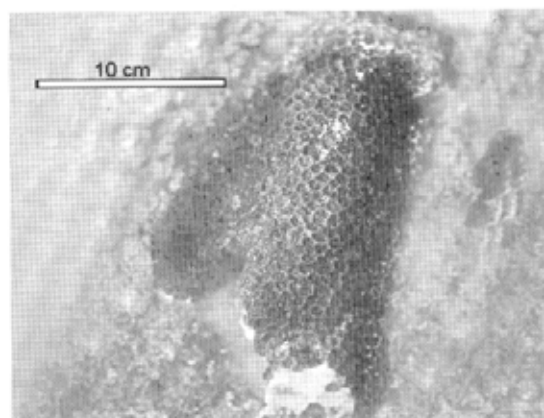
FIG. 7. Columna estratigráfica de detalle que incluye la capa portadora de huellas de dinosaurios (Formación Baños del Flaco; Klohn, 1960). 1- litoclasto redondeado; 2- litoclasto anguloso; 3- litoclasto vesicular; 4- alga calcárea roja tipo *Lithophyllum*?; 5- alga calcárea roja articulada; 6- alga calcárea verde; 7- caliesfera; 8- hexacoral hermatípico; 9- espícula de equinodermo; 10- foraminífero; 11- ostrácodo; 12- fragmento de molusco; 13- fragmento redondeado de molusco; 14- peloides; α- peloides; β- alga calcárea tipo *Lithophyllum*?; γ- alga calcárea roja articulada, δ- matriz, e- fragmento lítico.

sepultado por un depósito piroclástico (toba) de color verde que preservó las trazas. Tal toba contiene cristales de pirita (muestra VI, Fig. 8, E) que podría indicar una condición anóxica del medio (Krumbein y Sloss, 1969). Es el único estrato que no contiene material calcáreo.

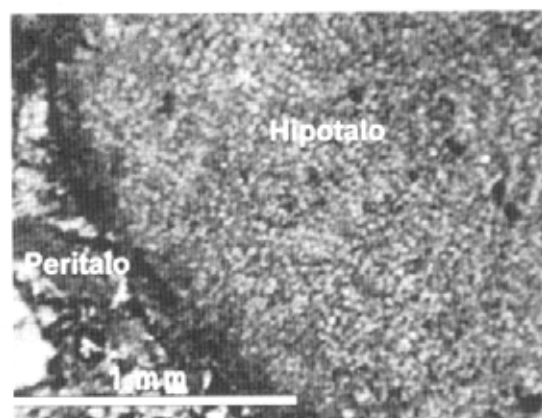
Al considerar el conjunto de las microfácies estudiadas, este corresponde a una intra-bio-micro-esparita extraclástica, identificada como 'wackestone-packstone' con intra, bio y extraclastos volcánicos de tipo tefra. Tal micro-esparita es propia de las zonas de facies 7 y 8 de plataforma abierta a

restringida (Wilson, 1975), que se asocia a deltas de mareas, lagunas y canales con alfombras de algas y charcos. Presenta una variación de la biota desde la asociación de equinodermos, braquiópodos, moluscos, foraminíferos, abundantes algas y regiones de arrecifes, a una fauna muy limitada compuesta principalmente por gastrópodos, algas, ostrácodos y escasos foraminíferos. Esta asociación concuerda con *chlorozoan*, aun cuando contiene algunos componentes de la asociación *foramol* (Sellwood, 1986). Asimismo, se han descrito moluscos en asociaciones subtropicales de arrecifes de

A



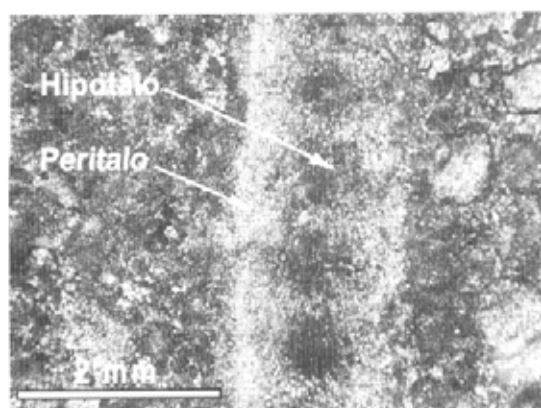
B



C



D



E

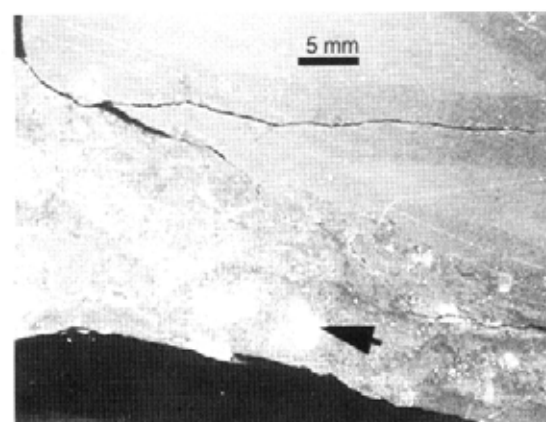


FIG. 8. **A-** capa IIT, macrofotografía de un alga calcárea roja de tipo *Lithophyllum*; **B-** capa IIT, microfotografía de un corte transparente de *Lithophyllum*?; se señala el lumen o estructura interna del alga (Hipotalo) y su cubierta (Peritalo); **C-** muestra IB, microfotografía de corte transparente que revela la presencia de clastos volcánicos (V) y bioclastos del tipo *Lithophyllum* (A), ambos redondeados, **D-** muestra VT, alga calcárea roja articulada, diferente de *Lithophyllum*?; se destacan los septos. **E-** microfotografía de una superficie pulida de la base de la toba que preservó las huellas de dinosaurios. En la base, se observan clastos de lapilli, ceniza, hacia el techo. La flecha indica un cristal de pirita.

TABLA 3. DISTRIBUCIÓN DE LITOCLASTOS Y COMPONENTES ALOQUÍMICOS.

	Clasificación de carbonatos	Clastos volcánicos	Peloides	<i>Lithophyllum</i> ?	Alga calcárea roja articulada	Alga calcárea verde	Foraminíferos	Excavaciones de invertebrados	Braquiópodos	Calciesteras	Ostrácodos	Gastropodos	Hexacorales	Equinodermos	Bivalvos
Muestra 1B	P	R	x												x
Muestra 1T	P	A	x	x						x				x	x
Muestra 2B	P	VA	x	x						x	x	x	x	x	x
Muestra 2T	P	A	x	x						x	x				
Muestra 3B	P	VA	x	x											
Muestra 3T	P	VA	x	x								x			
Muestra 4B	W	W	x	x											
Muestra 4T	W	VA	x			x									
Muestra 5B	P	AO	x		x	x			x	x	x				
Muestra 5T	P	AO	x	x	x		x	x		x					
Muestra 6	-	A													

R= clastos volcánicos redondeados; P= 'packstone'; W= 'wackestone'; A= clastos volcánicos con bordes angulosos; V= textura vesicular y O= oolitizado.

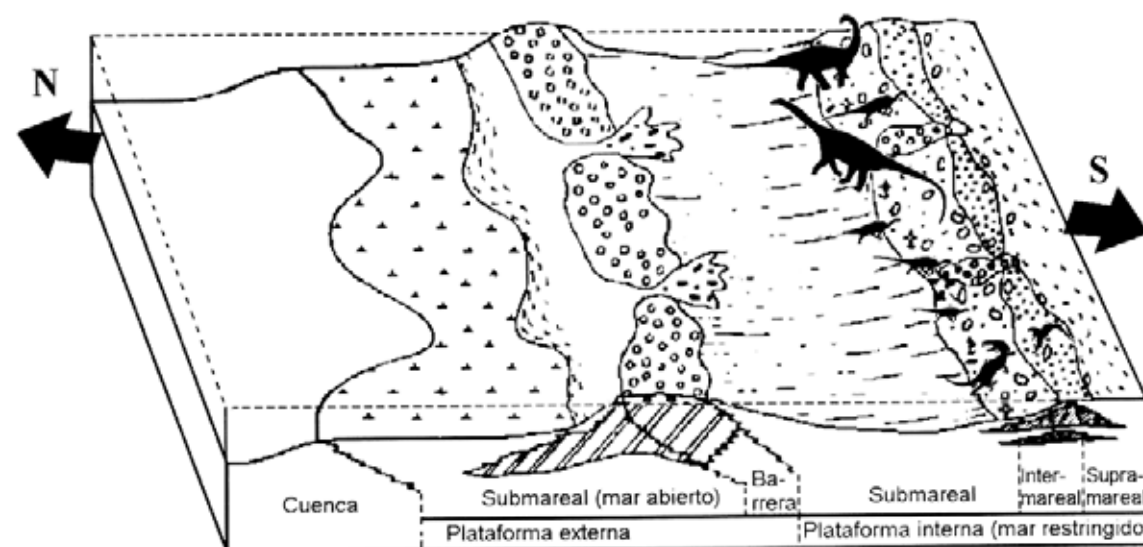


FIG. 9. Interpretación paleoambiental de la zona de Termas del Flaco durante el Jurásico Superior.

coral en el Mar Rojo, Egipto (Zuschin y Hohenegger, 1998). Según Covacevich *et al.* (1976), el clima durante la deposición de la Formación Baños del Flaco debió ser cálido, con temperaturas promedio

del mar por sobre los 18°C. El paleoambiente correspondiente al momento en que se formaron las pistas se puede reconstruir tal como se presenta en la figura 9.

Para apoyar mineralógicamente los resultados presentados con anterioridad, se realizaron sucesivas tinciones de las rocas calcáreas con Alizarina Roja S, según el procedimiento publicado por Lewis (1984). De esta manera se pudo identificar la presencia de los minerales magnesita y calcita rica en magnesio. La magnesita es un mineral evaporítico que como tal es frecuente en ambientes de arrecifes calcáreos tropicales-subtropicales actuales, sabkhas y planicies supramareales (Füchtbauer y

Schminke, 1974). Por otra parte, la calcita rica en magnesio ($>4\%$ MgCO_3) ha sido descrita como un mineral originado durante la diagénesis temprana, especialmente asociado a alfombras de algas y a algunas partes de los equinodermos (Lewis, 1984). Un análisis de rayos X (Laboratorio SERNAGEOMIN) reveló presencia de calcita, la misma muestra analizada por ICP presentó una concentración (ppm) de 1930 ppm en Mg y 1.170 ppm en Fe.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La paleoecología de los dinosaurios deducida de las icnitas concuerda con el observado en la fauna africana actual (Cohen *et al.*, 1993); la progresión preferente es de caminata, desplazándose paralelamente al margen del paleocuerpo de agua, y frecuentemente los herbívoros más grandes se encuentran cercanos a este margen y los carnívoros en la periferia.

La proporción carnívoro-herbívoro calculada para los restos óseos de dinosaurios en el registro mundial es de 1:20 a 1:100, lo que ha sido considerado como una de las pruebas que apoyan la teoría de endotermia en dinosaurios. Así es necesario una pequeña cantidad de carnívoros endotermos para controlar la población de sus presas herbívoras, y que estas poblaciones se mantengan. Tal situación se contrapone a lo que sucede en faunas controladas por carnívoros ectotermos en que estos alcanzan una proporción de 1:4 (Bakker, 1990). Sin embargo, en los registros paleoicnológicos la proporción de dinosaurios carnívoros es distinta. En el Jurásico Superior ha sido estimada en 1:1,7 (Lockley, 1993), lo que se ajusta de cierta forma a lo esperado para animales ectotermos. Esta situación es interpretada como debida a la mayor actividad de los carnívoros, los que al poseer actividad metabólica elevada dejarían una gran cantidad de improntas, obliterando la proporción. La relación 1:3,1 calculada en la Formación Baños del Flaco resulta diferente a la estimada para el Jurásico Superior, probablemente debido a lo reducido del sector preservado, pero que indica la misma situación endotérmica de gran actividad.

Es importante destacar que las huellas de dinosaurios no han sido descubiertas en otros es-

tratos de la Formación Baños del Flaco y que las icnitas que se conocen habrían sido cubiertas rápidamente después de producidas por depósitos piroclástico de grano fino. La preservación de las improntas fue favorecida por este hecho, a lo que se suma el bajo índice de dinoturación. Además, es posible inferir que la superficie del estrato en el sector norte del afloramiento presentaba mayor humedad en el momento en que los dinosaurios dejaron sus huellas, disminuyendo en la dirección opuesta. Esto debido a la existencia de las hendiduras alargadas antes mencionadas, atribuibles al deslizamiento del sedimento húmedo hacia el interior de la huella cuando el animal retiraba el pie (Kuban, 1989; Gates *et al.*, 1999).

La ocurrencia de saurópodos en plataformas calcáreas, denominada icnofacies *Brontopodus*, es frecuente y ha sido reconocida en diversos lugares del mundo, aunque principalmente en Laurasia (Lockley *et al.*, 1994b y c). Tal icnofacies es característica de tales plataformas, compuesta en su mayoría por icnitas de saurópodos del género del cual deriva su nombre. Tales icnitas están caracterizadas por una amplia luz de rastro, en que los miembros del lado izquierdo están notoriamente separados de los derechos, situación anatómicamente correlacionable a las cinturas escapulares y pélvicas anchas de los braquisáuridos de Laurasia y los titanosáuridos de Gondwana. Además, esta icnofacies presenta huellas de terópodos grandes, con longitud mayor que 30 cm (Lockley *et al.*, 1994b y c).

En la Formación Baños del Flaco existe una icnocenosis del tipo Ornítópodo-Terópodo-Saurópodo (OTS). Los ornítópodos son de pequeño tama-

ño (característica consecuente con el Jurásico) y los terópodos son relativamente pequeños (largo de huella menor que 30 cm). Las icnitas de saurópodos corresponden al género *Parabrontopodus*, característico de los diplodócidos, quienes poseen escasa luz de rastro. Esta icnocenosis difiere ligeramente de lo descrito para la icnofacies *Brontopodus*. Sin embargo, los saurópodos en general, ya sea *Brontopodus* o *Parabrontopodus*, muestran haber tenido afinidad por este tipo de ambiente semiárido (Lockley *et al.*, 1994b y c), por lo que se propone que la icnocenosis de la Formación Baños del Flaco concuerda con la icnofacies *Brontopodus*.

En los ambientes de arrecifes calcáreos tropicales-subtropicales actuales han sido identificados diversos parámetros (Lewis, 1984) que los diferencian de los templados y que concuerdan con lo encontrado en la Formación Baños del Flaco:

- a- las estructuras arrecifales son comunes y están constituidas, principalmente, por asociaciones de alga-coral.
- b- las partículas no esqueléticas de carbonato (oolitas y peloides) son comunes a abundantes, producción que es inhibida a temperaturas promedio del agua menores que 18°C.
- c- la mayor parte de los tipos de granos esqueléticos corresponden a algas calcáreas verdes, cora-

les hermatípicos y algas calcáreas rojas; y en menor cantidad foraminíferos bentónicos y moluscos. Tal asociación corresponde a las algas calcáreas rojas y sugiere aridez para producir salinidades de hasta 37‰, situación que concuerda con la presencia de magnesita.

d- son comunes las alfombras de algas.

La paleolatitud de la Formación Baños del Flaco es aproximadamente 45°S (Lockley *et al.*, 1994b), que corresponde a un clima templado en el mundo actual. En el Mesozoico las temperaturas promedio fueron superiores y las corrientes frías que hoy bañan la costa de Chile no existían por la disposición diferente de los continentes en esa época (Lockley *et al.*, 1994b; Fig. 10). Actualmente los ambientes de plataformas calcáreas tropicales-subtropicales se distribuyen entre los 30°S y 30°N de latitud. Sin embargo, los yacimientos paleontológicos del Jurásico de Neuquén, Argentina (Gasparini y Dellapé, 1976) a latitudes similares a Termas del Flaco, e incluso calizas arrecifales descritas a mayores latitudes (42°S, Formación Cotidiano, Ramos, 1976), también apuntan a la presencia de un clima tropical-subtropical. Este clima tan cálido en esta región es un fenómeno que estos autores explican por la presencia de un mar ecuatorial entre el Tethys y el antiguo Pacífico.

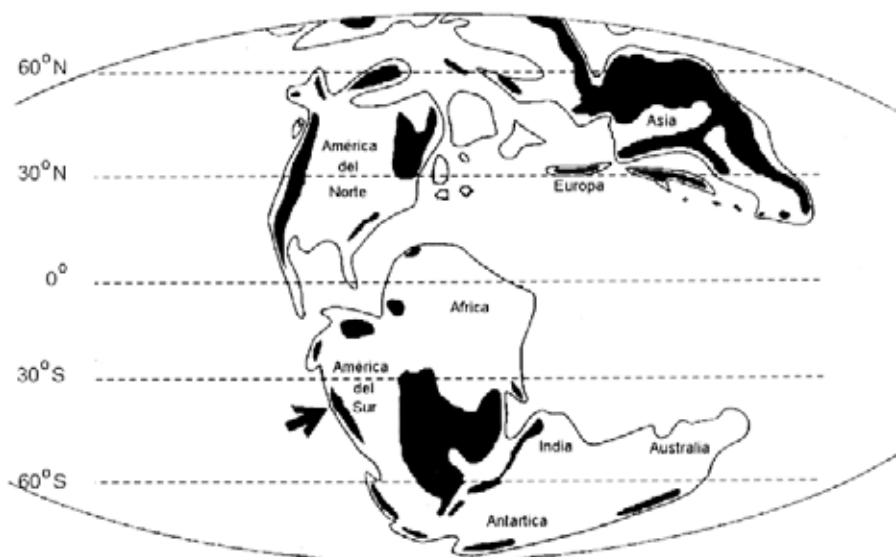


FIG. 10. Mapa de la distribución de los continentes durante el período Jurásico Superior. La flecha muestra la ubicación aproximada de la Formación Baños del Flaco. Las zonas ennegrecidas corresponden a zonas de mar interior (modificado de Lockley *et al.*, 1994b).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar sus sinceros agradecimientos a J. Calvo (Universidad Nacional del Comahue, Argentina); a los miembros de la Sociedad Paleontológica de Chile (SPACH) y del Instituto de Geociencias de la Universidad Austral de Chile por su valiosa colaboración en los trabajos de campo; al Servicio Nacional de Geología y Minería (SERNAGEOMIN) por su apoyo, así como también al Dr. M. Lockley (University of Colorado), Dr. J.P. Le

Roux (Universidad de Chile) y Dr. L.A. Spalletti (Universidad Nacional de La Plata) por sus enriquecedoras críticas. El Dr. R. Osorio (Universidad de Chile) prestó una invaluable ayuda en la interpretación de microfases. Además, se agradece especialmente a los habitantes de Termas del Flaco por su hospitalidad y a todas las personas que colaboraron desinteresadamente en el desarrollo de este estudio.

REFERENCIAS

- Alexander, R.M.N. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, Vol. 261, p. 129-130.
- Arcos, J.R. 1987. Geología del Cuadrángulo Termas del Flaco, Provincia de Colchagua, VI Región, Chile. Memoria de Título (inédito), *Universidad de Chile, Departamento de Geología y Geofísica*, 122 p.
- Bakker, R.T. 1987. The return of dancing dinosaurs. In *Dinosaurs Past and Present* (Czercas, S.J.; Olsen, E.C.; editors). *Natural History Museum*, Vol. 1, p. 38-69. Los Angeles.
- Bakker, R.T. 1990. The Dinosaur Heresies. New Theories Unlocking the Mystery of Dinosaurs and their Extinction. Zebra Books. *Kensington Publishing Corporation*, 481 p. New York.
- Billings, M.P. 1972. Geología Estructural. *Editorial Universitaria de Buenos Aires*, 564 p.
- 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. In *Circum-Pacific Jurassic*, 3, Report No. 2. Special Paper (Westermann, G.E.G.; editor). *International Geological Correlation Program*, Report No. 2, Project 171, unpaginated.
- Casamiquela, R.M.; Fasola, A. 1968. Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico Inferior de Colchagua (Chile). *Universidad de Chile, Departamento de Geología*, Vol. 30, p. 1-24.
- Cohen, A.S.; Halfpenny, J.; Lockley, M.G.; Michel, E. 1993. Modern vertebrate tracks from Lake Manyara, Tanzania and their paleobiological implications. *Paleobiology*, Vol. 4, No. 19, p. 433-458.
- Covacevich, V.; Varela, J.; Vergara, M. 1976. Estratigrafía y sedimentación de la Formación Baños del Flaco al sur del río Tinguiririca, Cordillera de los Andes, Provincia de Curicó, Chile. In *Congreso Geológico Chileno*, No. 1, Actas, Vol. 1, p. A91-A211. Santiago.
- Dalrymple, R.W.; Zaitlin, B.A.; Boyd, R. 1992. Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications. *Journal of Sedimentary Petrology*, Vol. 62, p. 1130-1146.
- Dos Santos, V.F.; Lockley, M.G.; Moratalla, J.; Gallopin de Carvalho, A.M. 1992. The longest dinosaur trackway in the world? Interpretations of Cretaceous footprints from Careneque, near Lisbon, Portugal. *Gaia*, Vol. 5, p. 18-27.
- Farlow, J.O. 1992. Sauropod tracks and trackmakers: Integrating ichnological and skeletal records. *Zubia*, Vol. 10, p. 89-138.
- Füchtbauer, H.; Schminke, H.-U. 1974. Sediments and Sedimentary Rocks 1. In *The collection Sedimentary petrology*, 2nd. edition (Naegle und Obermiller; editors). *Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung*, Vol. 2, 464 p. Stuttgart.
- Gasparini, Z.; Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (República Argentina). In *Congreso Geológico Chileno*, No. 1, Actas, Vol. 1, p. C1-C21. Santiago.
- Gatesy, S.M.; Middleton, K.M.; Jenkins, F.A.; Shubin, N.H. 1999. Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, Vol. 399, p. 141-144.
- 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*, No. 8, p. 1-95.
- Krumbein, W.C.; Sloss, L.L. 1969. Estratigrafía y Sedimentación. *Unión Tipográfica Editorial Hispanoamericana*, 778 p. México.
- Kuban, G.J. 1989. Elongate Dinosaur Tracks. In *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D.; Lockley, M.G.; editors). *Cambridge University Press*, p. 57-72. Cambridge.

- Ishigaki, S. 1989. Footprints of swimming sauropods from Morocco. In *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D.; Lockley, M.G.; editors). *Cambridge University Press*, p. 83-86. Cambridge.
- Lewis, D.W. 1984. *Practical Sedimentology*. *Hutchinson Ross Publishing Company*, 229 p. New York.
- Lockley, M.G. 1993. Siguiendo las huellas de los dinosaurios. *McGraw-Hill*, 307 p. España.
- Lockley, M.G.; Houck, K. J.; Prince, N. K. 1986. North America's largest dinosaur trackway site implications for Morrison Formation paleoecology. *Bulletin of the Geological Society of America*, Vol. 97, p. 1163-1176.
- Lockley, M.G.; Conrad, K. 1989. The paleoenvironmental context, preservation and paleoecological significance of dinosaur tracksites in the western USA. In *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D.; Lockley, M.G.; editors). *Cambridge University Press*, p. 121-134. Cambridge.
- Lockley, M.G.; Farlow, J.O.; Meyer, C.A. 1994a. *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow- gauge sauropod trackways. *Gaia*, Vol. 10, p. 135-145.
- Lockley, M.G.; Meyer, C.A.; Hunt, A.P.; Lucas, S.G. 1994b. The distribution of sauropod tracks and trackmakers, *Gaia*, Vol. 10, p. 233-248.
- Lockley, M.G.; Meyer, C.A.; Hunt, A.P. 1994c. Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: Implications for palaeoecology and palichnostratigraphy. In *Paleobiology of trace fossils* (Donovan, S.; editor). *Wiley and Sons*, p. 241-268. London.
- Moreno, K. 2000a. Huellas de dinosaurios (Theropoda-Ornitopoda-Sauropoda) de la Formación Baños del Flaco, VI Región, Chile: paleoambiente y paleoetología. Memoria de Título (Inédito). *Universidad Austral de Chile, Instituto de Geociencias*, 50 p.
- Moreno, K. 2000b. Inferencias sobre el paleoecosistema de la capa portadora de huellas de dinosaurios de la Formación Baños del Flaco. In *Congreso Geológico Chileno*, No. 9, *Actas*, Vol. 1, p. 509-513. Puerto Varas.
- Moreno, K.; Rubilar, D. 1997. Presencia de nuevas pistas de dinosaurio (Theropoda-Ornitopoda) en la Formación Baños del Flaco, Provincia de Colchagua, VI Región Chile. In *Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados*, No. 8, p. 64. Concepción.
- Ramos, V. 1976. Estratigrafía de los lagos La Plata y Fontana, Provincia del Chubut, República Argentina. In *Congreso Geológico Chileno*, No. 1, *Actas*, Vol. 1, p. A43-A64. Santiago.
- Sargeant, W.A.; Delair, J.B.; Lockley, M.G. 1998. The Footprints of *Iguanodon*: a history and taxonomic study. *Ichnos*, Vol. 6, No. 3, p. 183-202.
- Sellwood, B.W. 1986. Shallow-marine Carbonate Environments. In *Sedimentary Environments and Facies* (Reading, H.G.; editor). *Blackwell Scientific Publications*, p. 283-342. Oxford.
- Thulborn, R.A. 1989. The gaits of dinosaurs. In *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D.; Lockley, M.G.; editors). *Cambridge University Press*, p. 39-50. Cambridge.
- Thulborn, R.A.; Wade, M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, Vol. 21, No. 2, p. 413-517.
- Wilson, J.L. 1975. Carbonate Facies in Geologic History. *Springer-Verlag*, 471 p. Berlin.
- Zapata, F.A. 1995. Nuevos antecedentes estratigráficos y estructura del área de Termas del Flaco, Valle del Río Tinguiririca, VI Región, Chile. Memoria de Título (Inédito). *Universidad de Chile, Departamento de Geología*, 170 p.
- Zuschin, M.; Hohenegger, J. 1998. Subtropical Coral-reef Associated Sedimentary facies characterized by Molluscs (Northern Bay of Safaga, Red Sea, Egypt). *Facies* 38, p. 229-254.