

## HUELLAS DE UN ARCOSAURIO TRIÁSICO EN LA FORMACIÓN SARAYAQUILLO (CUENCA ENE, PERÚ) Y EL ICNOREGISTRO DE VERTEBRADOS EN EL MESOZOICO DEL PERÚ

### TRIASSIC ARCHOSAURIAN TRACKS IN THE SARAYAQUILLO FORMATION (ENE BASIN, PERU) AND THE VERTEBRATE ICHNOLOGICAL RECORD IN THE MESOZOIC OF PERU

Rodolfo Salas-Gismondi<sup>1</sup> y César Chacaltana<sup>2</sup>

#### RESUMEN

Se registran las primeras icnitas del Eomesozoico en el territorio peruano descubiertas en areniscas de la Formación Sarayaquillo de la Cuenca Ene (Departamento de Junín, Perú). Se caracterizan por ser tetradáctilas funcionales, digitígradas y no presentar marca del dígito V. En virtud de sus detalles morfológicos, son atribuidas a *Brachychirotherium* isp., icnogénero ampliamente distribuido en la mayoría de los continentes incluyendo América del Sur y caracterizado por presentar ciertas características avanzadas en relación a las formas basales del tipo “Chirotherium”. Sin embargo, a diferencia de las especies de *Brachychirotherium* que en principio son cuadrúpedas, las icnitas de la Cuenca Ene no muestran rastros de los autópodos torácicos. Su morfología se puede correlacionar con la anatomía autopodal de ciertos arcosaurios crurotarsales, posiblemente con “rauisúquidos” avanzados. La identificación sugiere que las rocas de la Formación Sarayaquillo en la Cuenca Ene pertenecen al Triásico medio-superior. A la fecha, los icnoyacimientos de la Cuenca Ene, Huanzalá-Antamina y Vilquechico, brindan la mayor información sobre la diversidad y distribución de los arcosaurios mesozoicos en el territorio peruano. Se identifican hasta cinco potenciales biotaxones representados por sus icnitas, incluyendo las más grandes huellas ( Huanzalá-Antamina; ~81 cm de longitud) de un dinosaurio terópodo descritas en Sudamérica.

*Palabras claves:* Icnitas, *Brachychirotherium* isp., Triásico, Formación Sarayaquillo, Cuenca Ene.

#### ABSTRACT

The first ichnites of the early Mesozoic of Peru are described from sandstones of the Sarayaquillo Formation, located in the Ene Basin (Junin Department, Peru). The footprints are functionally tetradactyl, digitigrades, and bear no marks of digit V. Based on its morphological details, we referred them to *Brachychirotherium* isp., an ichnogenus widely distributed in most continents including South America, and characterized by certain advanced features relative to more basal chirotheriid footprints. Although *Brachychirotherium* species are all quadruped, ichnites from the Ene Basin do not show any trace of the manus imprint. They might be correlated with the autopodal anatomy of selected crurotarsal archosaurs, possibly derived “rauisuchids”. The ichnotaxonomic identification suggests that rocks of Sarayaquillo Formation at Ene Basin belong to the Middle-Upper Triassic. To date, Ene Basin, Huanzalá-Antamina, and Viquechico ichnolocalities provide the best data about Mesozoic archosaur diversity and distribution in the actual Peruvian territory. Five potentially biotaxa have been identified by their ichnites, including the largest tracks ( Huanzalá-Antamina; 81 cm long) of a theropod dinosaur in South America.

*Keywords:* Ichnites, *Brachychirotherium* isp., Triassic, Sarayaquillo Formation, Ene Basin.

---

Recibido en Diciembre 2009

<sup>1</sup>Museo de Historia Natural - UNMSM, Departamento de Paleontología de Vertebrados, Av. Arenales 1256, Lima 14, Perú, rsalagismondi@gmail.com

<sup>2</sup>INGEMMET, Av. Canadá 1470, Lima, Perú, cchacaltana@ingemmet.gob.pe

## INTRODUCCIÓN

Los restos corporales de vertebrados fósiles y las icnitas (i.e., huellas fosilizadas) difieren ampliamente en el tipo de información paleontológica que proporcionan. Mientras los primeros constituyen la principal fuente de investigación anatómica y sistemática, las icnitas son evidencia directa de la actividad dinámica de los animales. Aunque la correlación exacta entre icnita y especie paleontológica no es posible, en muchos casos a través de las icnitas se pueden conocer aspectos relativos al modo de vida, atribuibles a nivel taxonómico familiar o genérico. El método más utilizado para lograr esta correlación se basa en la comparación de la anatomía ósea autopodal y la morfología de cada huella (e.g. Baird, 1957). Los estudios de anatomía funcional y biomecánica se complementan con los rastros de los tetrápodos que incluyen zancadas y pasos con datos importantes sobre la locomoción, la postura y el modo de andar (e.g., Thulborn, 1989). Sin embargo, las huellas distan mucho de ser un reflejo exacto del autópodo que las produce. En realidad son el resultado de la interacción del autópodo con el sustrato, incluyendo todos los factores físicos involucrados (i.e., velocidad, consistencia del terreno, etc.). La magnitud en la que estos factores afectan la fidelidad de una huella —denominada variación extramorfología (Peabody, 1948)— limita su correcta identificación taxonómica y, por consiguiente también su uso como bioindicador estratigráfico (ver Lucas, 2007). Sin embargo, en base a las icnitas se han reconocido y diferenciado unidades bioestratigráficas, con relativa resolución temporal, que abarcan casi todo el Fanerozoico (e.g., Hunt & Lucas, 2007). Su importancia radica en ser un registro espacio-temporal que aporta un sustancial testimonio sobre la biogeografía de los tetrápodos (Lucas, 2007).

En el Perú, los yacimientos con icnitas no han sido estudiados profundamente e incluso algunos solo se conocen a través de trabajos preliminares. En general, son localidades que han conservado huellas de dinosaurios del periodo Cretácico, como es el caso de Vilquechico (Jaillard et al., 1993), Querulpa (Moreno et al., 2004) y Huanzalá (Arce, 2006; Obata et al., 2006). El yacimiento de Sicuani inicialmente referido al Cretácico por la presencia de supuestas huellas de dinosaurios (Noblet et al., 1987), es ahora considerado como perteneciente

al Paleógeno en virtud de la reinterpretación de su contenido icnológico que incluiría rastros de mamíferos (Lockley et al., 1999).

Durante una expedición exploratoria a la Cuenca Ene en el 2006 realizada por el Instituto Geológico Minero y Metalúrgico (INGEMMET), uno de los autores (CC) descubrió icnitas en areniscas próximas a Mazamari y Puerto Ocopa, Departamento de Junín. Las icnitas, atribuidas a un reptil, fueron consideradas como pertenecientes al rango del Triásico terminal-Jurásico de la Formación Sarayaquillo (Chacaltana et al., 2008), lo que se sustenta en el diacronismo estratigráfico de la unidad (Rodríguez et al., 2010). El presente trabajo provee información adicional sobre la identidad y características de las icnitas de la Cuenca Ene y del posible grupo de reptiles arcosarios que las generó. Su identificación no sólo revela la presencia de arcosaurios basales en el territorio peruano, sino que permite afinar la cronología y el reconocimiento de ciertas unidades estratigráficas a nivel regional. La revisión de los icnoyacimientos mesozoicos consignados en la bibliografía y la adición de novedosos datos obtenidos por los autores, proporcionan valiosa información sobre la biogeografía y diversidad taxonómica de los tetrápodos terrestres en el oeste de Sudamérica septentrional.

### Abreviaturas.

ANS, Academy of Natural Science of Philadelphia, Philadelphia, USA; d, huella derecha; i, huella izquierda; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Massachusetts, USA; MUSM, Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú; p, paso; PVL, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; z, zancada;  $\alpha$ , ángulo de divergencia;  $\beta$ , ángulo de paso, I-IV, dígitos I-IV.

### Métodos.

Las huellas de la Cuenca Ene fueron fotografiadas *in situ*, dibujadas y comparadas con la literatura. La copia en yeso de una huella de Huanzalá (MUSM 1675) y otra de Querulpa (MUSM 1679) se encuentran depositadas en el MUSM. Las medidas de las icnitas individuales y rastros están basadas en Casamiquela et al. (1987). Se utilizaron los métodos de proporción morfométrica (Thulborn, 1989) y de ecuaciones alométricas (Thulborn, 1984; Thulborn

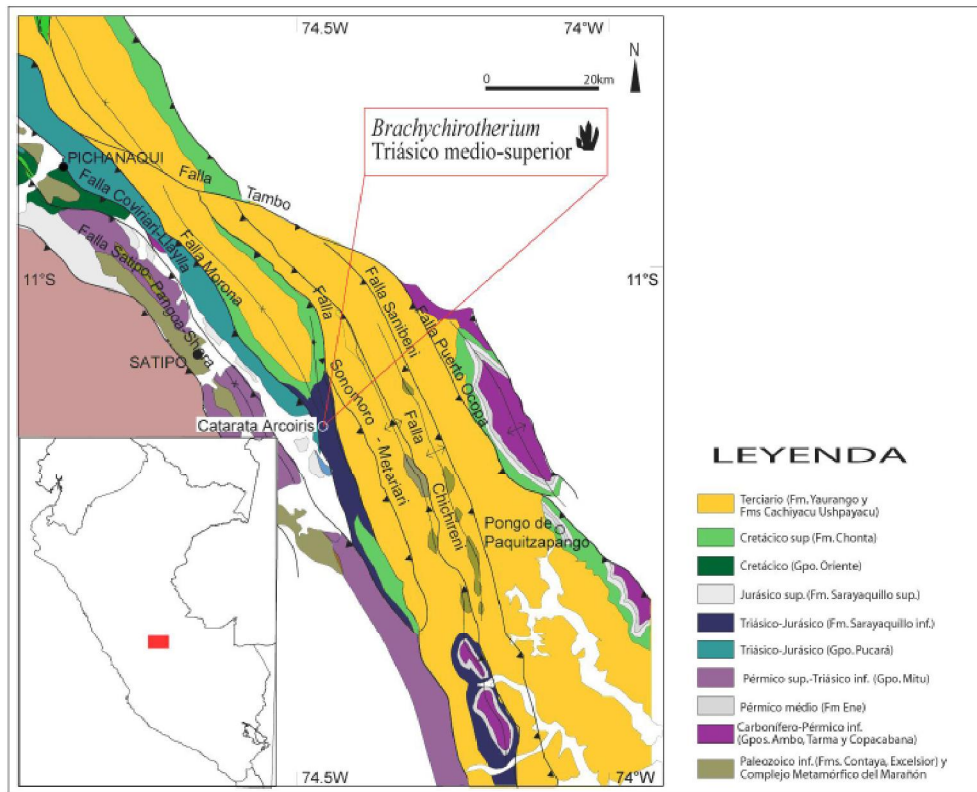


Figura 1. Mapa geológico del área de la Cuenca Ene en el Departamento de Junín, mostrando la ubicación de las icnitas del arcosaurio crurotarsal en los afloramientos del Triásico de la Formación Sarayaquillo.

& Wade, 1979) para calcular la altura a la cadera de dinosaurios terópodos. Para el modo de andar en dinosaurios se utilizó el concepto de longitud relativa de la zancada de Alexander (1976) y la convención de Thulborn y Wade (1979).

**CONTEXTO GEOGRÁFICO, GEOLOGÍA Y EDAD**

Las rocas portadoras de las icnitas son parte de los afloramientos de la Formación Sarayaquillo que se extienden, al norte en el bajo Pichanaqui y, al sudeste en Mazamari, Matereni y en el Pongo de Paquizapango (Kummel, 1946, 1948; Mégard, 1979). Las icnitas se ubican en la Quebrada Panga (UTM 8750788, 559145), entre las localidades de Mazamari y Puerto Ocopa, Departamento de Junín (Fig. 1). El área geográfica y ecológica es conocida como Selva Alta y en el sector de estudio tiene unos 1500 m de altitud.

La Formación Sarayaquillo está conformada por areniscas cuarzosas de color rojo a marrón-rojizo. Los estratos varían de 0.5 m a 4 m de espesor y presentan estructuras internas de canal

y laminaciones oblicuas curva de canal. Por sus características petrográficas, se les atribuye a un ambiente continental de tipo fluvial, con zonas extensas de llanuras de inundación y áreas desérticas expuestas a la acción eólica (Chacaltana et al., 2008). Los detalles de la estructura estratigráfica, regional y local, e interpretación paleoambiental se proporcionan en Rodríguez et al., (2010).

En ausencia de contenido fósil y dataciones radiométricas, la edad de la Formación Sarayaquillo fue preliminarmente establecida en base a su posición estratigráfica. En el sector norte de la Cuenca Ene, se ubica sobre el intrusivo Triásico de San Ramón y bajo los estratos de la Formación Chonta del Cretácico, razón por la cual fue asignada en diversas contribuciones al Jurásico (e.g., Kummel, 1948; Mégard, 1979). Las icnitas descubiertas en la Cuenca Ene son referibles a *Brachychirotherium* isp., presente exclusivamente en rocas del período Triásico en la mayoría de los continentes. Detalles de su morfología, susceptibles a ser correlacionadas con avances en la locomoción de ciertos arcosaurios crurotarsales presentes desde el Triásico medio

hasta el Triásico superior (ver abajo), indican que las rocas de la Formación Sarayaquillo pertenecerían a este lapso.

### DESCRIPCIÓN DE LAS ICNITAS DE LA CUENCA ENE

La superficie del estrato presenta tres contramoldes naturales de huellas de talla uniforme pertenecientes a un solo taxón, pero a dos individuos o eventos distintos. De las huellas conservadas, la primera del evento 1 (huella 1i) aparentemente no muestra alteraciones ni mutilaciones. Los análisis y conclusiones se basan principalmente en las características presentes en esta huella. Las tres huellas pertenecen a autópodos pélvicos (pies); no hay evidencia de autópodos torácicos (manos). Las huellas revelan autópodos funcionalmente tetradáctilos y digitígrados (Fig. 2-3; Tabla 1). No se observan rastros de la almohadilla metatarsofalangeal del dígito V en ninguna de las huellas.

El evento 1 consiste en dos huellas alineadas que interpretamos como pasos consecutivos del autópedo pélvico izquierdo y derecho, respectivamente. La primera huella conserva cuatro dígitos (I, II, III, IV), mientras la segunda solo tres dígitos (II, III, IV). En 1i, los dígitos son gruesos y relativamente cortos; todos culminan en garras, siendo el dígito II el que presenta la marca de garra más prominente. El dígito III es el de mayor tamaño. Los dígitos II y IV son equivalentes en longitud. El dígito I es el de menor tamaño. La divergencia de los dígitos I-IV es de unos 33°. En la base del borde externo del dígito IV, se aprecia una pequeña marca transversal que podría representar evidencia de la porción falangeal del dígito V. Las improntas descritas no exhiben rotación lateral significativa en relación al eje de la marcha; la distancia de paso es de 77 cm.

El evento 2 es una huella derecha aislada (2d), perpendicular a las descritas en el evento 1, que conserva la marca de tres dígitos (I, II, III) con sus respectivas garras. Asumiendo que esta huella refleja la condición artral (según Baird, 1957), inferimos que el número de falanges por dígito es 2, 3 y 4 (incluyendo la falange ungueal) para los dígitos I, II y III, respectivamente. Asimismo, se observa que la almohadilla metatarsofalangeal del dígito III es pequeña y se encuentra aislada. Las garras son pequeñas, agudas y triangulares. Al parecer esta huella expresa con más fidelidad el tamaño de las

garras. El dígito II se observa marcadamente más corto que el dígito III.

### DISCUSIÓN

La morfología general de las huellas de la Formación Sarayaquillo corresponde con el tipo “Chirotherium” (“Chirotheriid” de otros autores). Este tipo de icnitas agrupa una variedad de formas pertenecientes al Triásico que se caracterizan por ser de tamaño pequeño a grande, robustas, pentadáctilas, relativamente simétricas, con los dígitos I y V reducidos y el dígito III de mayor tamaño (ver Baird, 1957). Denotan ser propias de animales de progresión cuadrúpeda (i.e., presentan huellas delanteras y traseras) y han sido atribuidas a arcosaurios crurotarsales (Baird, 1957; Parrish, 1989).

*Chirotherium* fue el primer icnotaxón propuesto para huellas fósiles de tetrápodos descubiertas en el Triásico de Alemania (Kaup, 1835). Posteriormente, huellas del tipo “Chirotherium” fueron identificadas en rocas triásicas de la mayoría de los continentes, incluyendo Sudamérica (e.g., Baird, 1957; Rusconi, 1967; Demathieu & Demathieu, 2004; Fig.4). En base al abundante icnregistro atribuido al Triásico en Europa y Norte América, y su evidente valor bioestratigráfico, se estableció la biozona “*Chirotherium* assemblage” o “conjunto faunístico dominado por *Chirotherium*” (e.g., Demathieu 1984, 1994; Demathieu & Haubold, 1972, 1974). Esta unidad bioestratigráfica es característica de rocas del Eotriásico más superior y Mesotriásico más inferior, pero también persiste durante todo el Mesotriásico (Hunt & Lucas, 2007) e incluye los icnotaxones de arcosaurios *Isochirotherium*, *Synaptichnium*, *Sphingopus*, *Chirotherium*, *Rotodactylus*, *Rynchosauroides* y *Brachychirotherium*, así como las icnitas del sinápsido *Therapsipus* (e.g., Lucas, 2007). En Sudamérica, las huellas del tipo “Chirotherium” mejor documentadas se encuentran en Argentina, con un significativo registro procedente de diversas series del Triásico (e.g., Huene, 1931; Rusconi, 1951, 1967; Marsicano et al., 2004). Sin embargo, su conocimiento geográficamente restringido no ha permitido establecer su real valor bioestratigráfico a nivel continental. Los icnogéneros identificados son *Chirotherium* (Mesotriásico), *Brachychirotherium* (todo el Triásico), *Rigalites* (Mesotriásico) y *Tetrasauropus* (Meso-Neotriásico; Melchor & De

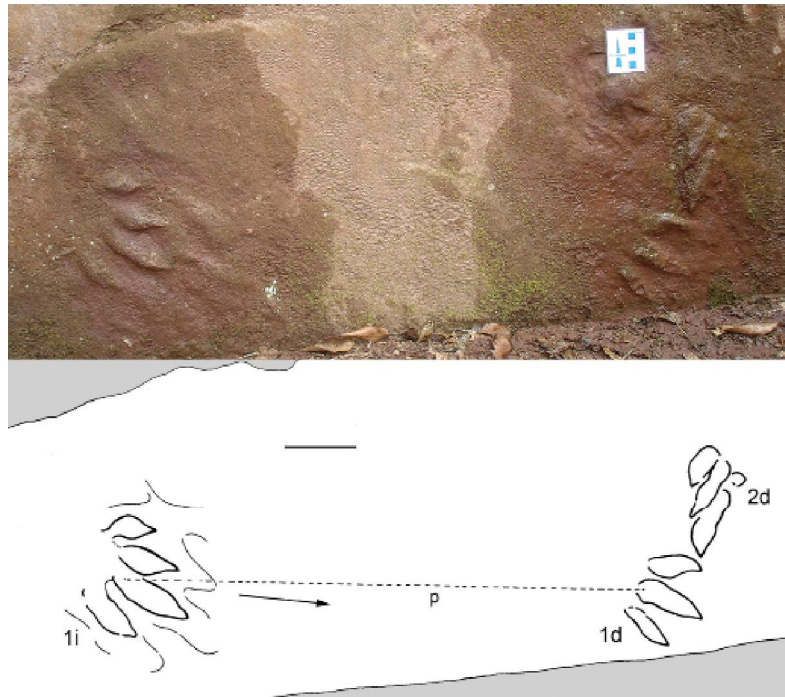


Figura 2. Vista general (fotografía e ilustración esquemática) de las icnitas del arcosaurio de la Cuenca Ene identificado como *Brachychirotherium* isp. Se aprecian dos huellas correspondientes al evento 1 (1i y 1d) y una al evento 2 (2d). Alrededor de la huella 1i se observan las alteraciones del barro producidas en el momento de la pisada. La flecha indica la dirección del desplazamiento en el evento 1. La escala ubicada en el esquema representa 10 cm. Abreviaturas: d, huellas derecha; i, huella izquierda; p, paso.



Figura 3. *Brachychirotherium* isp, huella 1i (ubicación, detalle fotográfico e ilustración esquemática). Abreviaturas:  $\alpha$ , ángulo de divergencia; I-IV, dígitos I-IV. La escala ubicada en el esquema representa 10 cm.

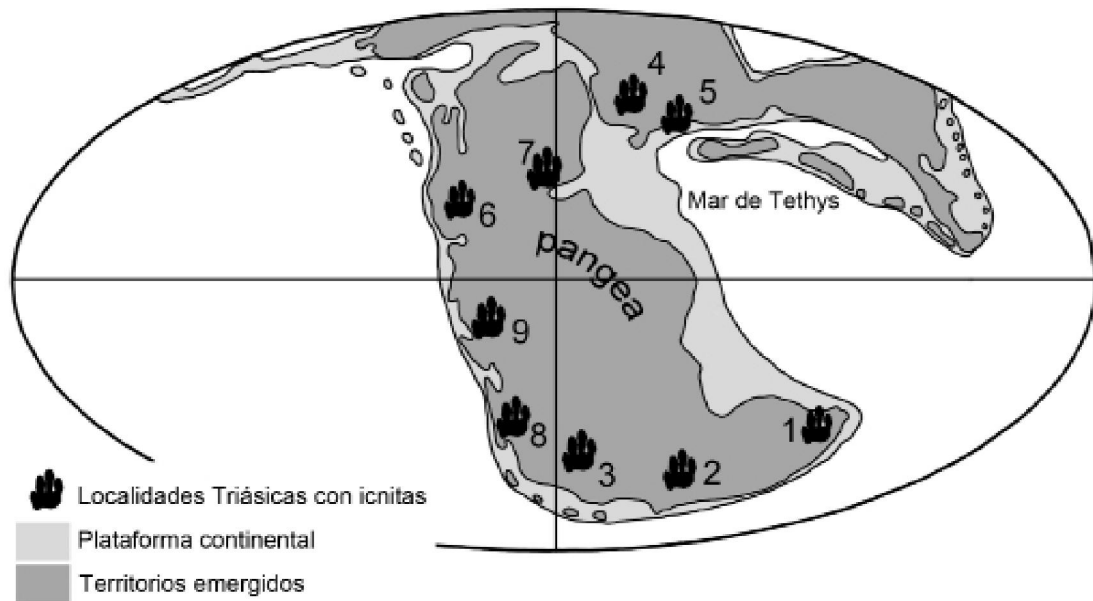


Figura 4. Mapa de la Pangea Triásica con los principales icnolocalidades de vertebrados. 1. Cuenca Sidney, Australia. 2. Cuenca Karoo, Sudáfrica. 3. Antártica. 4. Europa del Oeste. 5. Italia. 6. Cuenca Chinle, Oeste de Estados Unidos. 7. Cuenca Newark, New Jersey. 8. Argentina. 9. Cuenca Ene, Perú. Modificado de Wing & Sues (1992) y Lucas (2007).

Valais, 2006).

En 1957, Baird creó el Grupo Braquiquiroteriano (“Brachychirotherian Group”) con el propósito de distinguir ciertas “huellas especializadas pertenecientes al Triásico tardío” e incluyó a *Brachychirotherium* (= *Chirotherium*) *parvum* y *B.* (= *C.*) *eyermani* (Fig. 5G-H). Como característica diagnóstica, estas huellas carecían del segmento falangeal diferenciado y fuertemente curvado del dígito V, propio del género *Chirotherium* durante el Eotriásico. Este concepto —posteriormente trasladado al icnogénero *Brachychirotherium*— denota la tendencia evolutiva general en la locomoción observada entre los arcosaurios del Neotriásico con autópodos tetradáctilos funcionales y alineados paralelos al eje de la marcha. Las huellas de la Cuenca Ene son asignables a *Brachychirotherium* isp. en virtud de sus características morfológicas derivadas y constituyen el primer icnregistro de vertebrados en el territorio peruano asignable al Triásico, posiblemente al lapso Meso-Neotriásico. Como en las huellas traseras de *Chirotherium* y *Brachychirotherium*, aquellas de la Cuenca Ene poseen cuatro dígitos dirigidos anteriormente donde: (1) el III es el de mayor tamaño; (2) el II y IV son subiguales; y (3) el I es el menor en longitud y se marca completamente (Fig. 5A). La diferencia

principal entre ambos icnogéneros radica en el dígito V, puesto que en *Chirotherium* este dígito se compone de dos marcas, la más distal fuertemente recurvada lateralmente (i.e., porción falangeal). En *Brachychirotherium*, el dígito V está reducido a solo una marca ovoide sin proyección lateral (i.e., almohadilla metatarso-falangeal). Las huellas de la Cuenca Ene no muestran marca del segmento falangeal del dígito V, ni de su correspondiente almohadilla metatarso-falangeal, evidencia que este dígito ha sufrido una reducción sustancial o ha desaparecido. Por otro lado, las huellas del evento 1 y aquellas asignadas a *Brachychirotherium*, se presentan alineadas en relación al eje de la marcha, a diferencia de la rotación lateral que se observa en diversas icnoespecies de *Chirotherium*, comunes en el Eo-Mesotriásico (Parrish, 1989). Sin embargo, existe una significativa discrepancia de interpretación taxonómica discutible ya que los referidos icnogéneros representan animales de progresión cuadrúpeda mientras que entre las huellas de la Cuenca Ene no se observan rastros de autópodos torácicos. Es probable que el autor de las huellas haya sido un animal cuadrúpedo que no dejó marcas de sus manos debido al menor tamaño y poco peso soportado por éstas, combinado con la relativa firmeza del sustrato original. Este último

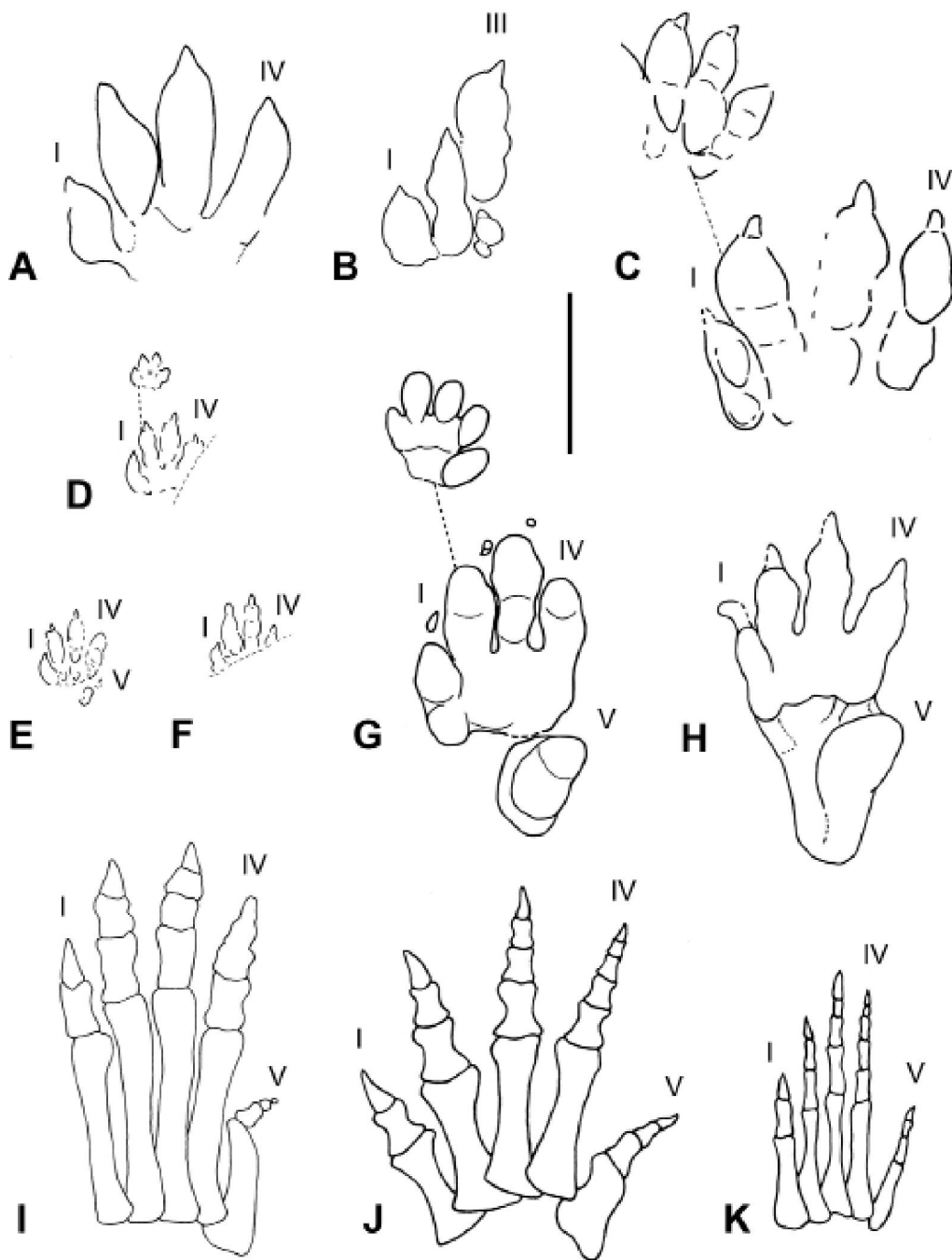


Figura 5. Icnitas de tipo “Chirotherium” (A-H) y autópodos pélvicos de “Rauisuchidae” (I-K) del Meso-Neotriásico. A. *Brachychirotherium* isp. (huella 1i), Triásico medio-superior; Formación Sarayaquillo, Cuenca Ene, Perú. B. *Brachychirotherium* isp. (huella 2d; invertida), Triásico medio-superior; Formación Sarayaquillo, Cuenca Ene, Perú. C. *Rigalites* isp. (PVL 2735, huellas delantera y trasera), Triásico medio-superior; Formación Cerro de Las Cabras, Argentina. D-F. cf. *Brachychirotherium* isp., (D, PVL 3452, huellas delantera y trasera; E, PVL 3448, huella trasera, invertida; F, PVL 3441, huella trasera), Triásico superior; Formación Los Colorados, Argentina. G. *Brachychirotherium parvum* (ANS 15210, huellas delantera y trasera), Triásico superior; Formación Brunswick Superior, Series Newark, USA. H. *Brachychirotherium eyermani* (MCZ 134, huella trasera), Triásico superior; Formación Brunswick superior, Series Newark, USA. I. *Postosuchus alisonae* (invertido), Triásico superior, Supergrupo Newark, USA. J. *Prestosuchus chiniquensis*, Triásico superior; Formación Santa María, Brasil. K. *Ticinosuchus ferox* (invertido), Triásico medio, Grenzbitumenhorizont, Suiza. La escala representa 10 cm. C-F tomado de Leonardi (1994); G-H modificado de Baird (1957); I modificado de Peyer et al. (2008); J tomado de Bonaparte (1978); K tomado de Parrish (1989).

factor podría reflejarse en la poca profundidad de las huellas y la ausencia de marcas de la almohadilla metatarso-falangeal del dígito V. También existe la posibilidad que la ausencia de huellas delanteras entre los rastros de la Cuenca Ene esté representando un andar bípedo. Descrito por Ellenberger (1972), *Pseudotetrasauropus* es un icnogénero muy similar a *Brachychirotherium* —incluso fueron considerados sinónimos por algunos autores (e.g., Olsen & Galton, 1984, pero ver D’Orazi Porchetti & Nicosia, 2007)—, con siete morfotipos bípedos y dos cuadrúpedos (icnoespecies de Ellenberger, 1972) reconocidos en el Triásico superior de la Formación Molteno en Lesotho, Sudáfrica. Considerando las capacidades locomotoras sugeridas para algunos clados de arcosaurios en el Eomesozoico (e.g. “Rauisuchidae”, Ornithosuchia, Prosauropoda), es probable que la condición bípeda o cuadrúpeda, que presentan ciertos rastros, no refleje necesariamente identidades taxonómicas distintas, a no ser que puedan ser correlacionadas repetida y exclusivamente con la morfología.

Otros icnotaxones que presentan características similares a las huellas de la Cuenca Ene se encuentran en el Eojurásico. *Batrachopus* es considerado un pequeño cocodrilomorfo, funcionalmente tetradáctilo y digitígrado, con el dígito V del pie extremadamente reducido, a tal punto que su impronta raramente se presenta en los numerosos rastros conocidos procedentes de Norte América, Europa y posiblemente Sudamérica. La longitud de la huella trasera varía entre 2 y 8 cm (ver Olsen & Padian, 1986). Por otro lado, *Otozoum* superficialmente parece una versión grande de *Batrachopus*; sin embargo, estudios detallados de su morfología muestran especializaciones no observadas en géneros del tipo “Chirotherium” y que han sido correlacionadas con avances anatómicos presentes en dinosaurios prosaurópodos (Rainforth, 2003). El icnogénero *Otozoum* incluye huellas relativamente grandes, pentadáctilas y digitígradas. Las marcas de las garras con frecuencia están recurvadas medialmente. Como características distintivas, *Otozoum* presenta cinco marcas falangeales (almohadillas + garra) en el dígito IV, mientras que la almohadilla metatarso-falangeal de los dígitos III y IV está fusionada (Rainforth, 2003). Entre las icnitas de la Cuenca Ene, la huella 2d (Fig. 5B) muestra que la almohadilla metatarso-falangeal del dígito III se encuentra aislada de sus vecinas.

En Sudamérica, algunas de las huellas de tipo “Chirotherium”, descubiertas en la Formación Cerro de Las Cabras (Formación Sierra de Las Higueras de algunos autores) y en la Formación Los Colorados, ambas en Argentina, son de particular interés para propósitos del presente trabajo (Leonardi, 1994, pl. II, fig. 4-6, 10; Marsicano et al., 2004, fig. 4; Melchor & De Valais, 2006, fig. 4B-C). La Formación Cerro de Las Cabras, ubicada en la provincia de Mendoza, conserva una amplia variedad de icnitas atribuidas al Mesotriásico, y posiblemente, al Neotriásico inferior. Entre las huellas de la localidad Cerro de Las Higueras, el espécimen PVL 2735 es el mejor conservado (Fig. 5C). La huella trasera es comparable en tamaño y forma general con aquellas de la Cuenca Ene. Posee cuatro dígitos funcionales (i.e., II-IV). Sobre este espécimen no existe certeza acerca de la presencia de la almohadilla metatarso-falangeal del dígito V: ésta no es figurada por Leonardi (1994) y su ubicación se indica en diferentes posiciones en publicaciones posteriores (Marsicano et al., 2004; Melchor & De Valais, 2006). Sin duda su carácter más conspicuo consiste en poseer los dígitos II, III y IV virtualmente del mismo tamaño. Este espécimen ha sido referido a *Chirotherium* isp. (Leonardi, 1994) y asignado por varios autores a *Rigalites* (Bonaparte, 1966; Marsicano et al., 2004; Melchor & De Valais, 2006), icnogénero originalmente descrito por Huene (1931) sobre material del Triásico medio-superior de la Formación Los Rastros, Ischigualasto, Argentina. *Rigalites* se distingue claramente de otros icnogéneros del tipo “Chirotherium”, por poseer los dígitos II-IV largos y virtualmente de la misma longitud, con el dígito III ligeramente más grande que el II y el IV. Asimismo, en los rastros figurados por Huene (1931) y en la huella trasera aislada que forma parte del neotipo de *R. ischigualastianus* (PVL 2610; Marsicano et al., 2004, Fig. 6B), destaca la reducción del dígito I en relación a los dígitos II-IV y la coalescencia de las almohadillas metatarso-falangeales de los dígitos III y IV, no observada en *Brachychirotherium*, pero que recuerdan a *Otozoum* isp. En la Formación Los Colorados del Triásico superior de la Provincia de La Rioja, no sólo se han registrado icnitas, sino también abundantes restos corporales de cocodrilos, “tecodontes”, dinosaurios prosaurópodos y terápsidos (ver Bonaparte, 1966). Las icnitas fueron descubiertas en el Río de Los Tarros (La Rioja) y asignadas inicialmente a *Chirotherium* isp. (Leonardi, 1994) y posteriormente



a cf. *Brachychirotherium* isp. (Melchor & De Valais, 2006). Los rastros son de progresión cuadrúpeda y pequeño tamaño. Las huellas traseras son tetradáctilas (i.e., I-IV) y básicamente digitígradas, con sólo una superficial marca de la reducida almohadilla metatarso-falangeal del dígito V. Su ángulo de divergencia es de unos 44° y se observa que el dígito III es el de mayor longitud (Fig. 5D-F). Las proporciones relativas de los dígitos I-IV son comparables con aquellas de la Cuenca Ene; la única diferencia significativa es su tamaño, pues no superan los 8 cm. Un nuevo registro de huellas del tipo “Chirotherium” proviene de las capas rojas referidas a la Formación Ipaguazú y ubicadas en la faja oriental subandina de Bolivia (Sempere et al., 2004). El material ilustrado incluye el rastro de un conjunto autopodal (i.e., mano y pie) izquierdo —no derecho como indica Sempere et al., 2004— asignado a *Chirotherium* cf. *barthii*. La huella delantera es pentadáctila y sensiblemente más pequeña que la trasera. Los dígitos son cortos, subiguales en forma y tamaño, y están orientados anteriormente. Los dígitos I y V se encuentran retrasados en relación a los II-IV. De la profundidad relativa de esta huella se desprende que el peso en la mano se habría recargado principalmente sobre los dígitos más laterales (i.e., III-V). La huella trasera es funcionalmente tetradáctila y de tamaño similar a aquellas de la Cuenca Ene. La almohadilla metatarso-falangeal del dígito V se encuentra bien marcada, pero la porción falangeal de este dígito está extremadamente reducida. En el borde inferior de la ilustración de Sempere et al. (2004, Foto 1) convenientemente se revela la porción medial de la huella delantera derecha, lo que permite conocer que tanto manos y pies se encontraban alineados paralelos al eje de la marcha. Estas características permiten atribuir las huellas de la Formación Ipaguazú al icnogénero *Brachychirotherium*.

#### **Posibles autores de las huellas de la Cuenca Ene.**

Las huellas del tipo “Chirotherium” han sido atribuidas de manera general a arcosaurios crurotarsales conocidos como “arcosaurios de tarso cocodriliano normal” (crocodile-normal archosaur de Chatterjee, 1978) y específicamente a los “Rauisuchidae” y Aetosauria (e.g., Baird, 1957; Parrish, 1989). Estos reptiles difieren del patrón primitivo arcosaurio por poseer autópodos torácicos y pélvicos relativamente simétricos y dígitos I y V

más pequeños pero subiguales en tamaño. Nuestra identificación del posible autor de las huellas de la Cuenca Ene favorece a los “rauisúquidos” (Fig. 5I-K) en base a la asociación de las siguientes características: (1) proporción relativa de los dígitos I-IV; (2) tamaño general; (3) posible capacidad bípeda facultativa; y (4) principalmente por la reducción del metatarso V en algunos géneros (i.e., *Postosuchus*, *Chatterjeea*) en relación a lo observado en los aetosaurios. Otros arcosaurios con características comparables, incluso en la posibilidad de adoptar la postura bípeda facultativa, son los cocodrilomorfos y sauropodomorfos basales. Respecto a los primeros, su anatomía autopodal y proporciones serían prácticamente indistinguibles de aquella de los rauisúquidos a través de huellas (ver Parrish, 1989); sin embargo, los biotaxones que se conocen del Neotriásico-Eojurásico son muy pequeños para ser autores de las huellas de la Cuenca Ene (pero ver Nesbitt et al., 2005 para un posible cocodrilomorfo gigante). En relación a los sauropodomorfos basales, los prosaurópodos muestran un patrón similar a los arcosaurios crurotarsales en el arreglo de metatarsos y falanges, pero con detalles que podrían marcar ciertas diferencias entre sus huellas. Por ejemplo, *Anchisaurus* y *Plateosaurus*, poseen grandes garras en los dígitos I y II; mientras que en géneros como *Riojasaurus* y *Blikanasaurus*, el dígito IV es sólo ligeramente más pequeño que el III (ver Galton, 1990). Algunos de estos caracteres estarían reflejados en el icnogénero *Otozoum*.

Los “Rauisuchidae” eran depredadores carnívoros de tamaño medio a grande que posiblemente ocupaban el tope de la cadena alimenticia durante el Mesotriásico y posiblemente Neotriásico (Bonaparte, 1981). En Sudamérica, los “rauisúquidos” han sido reconocidos en el Triásico medio de la Formación Los Chañares (i.e., *Luperosuchus*) y en el Triásico superior de las Formaciones Santa María (i.e., *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, ?*Procerosuchus*), Ischigualasto (i.e., *Saurosuchus*) y Los Colorados Superior (i.e., *Fasolasuchus*) (Benton, 1986). Lamentablemente, los restos de autópodos pélvicos en “rauisúquidos” sudamericanos son incompletos por lo que la correlación directa entre su anatomía y las icnitas es precaria. Uno de los pocos restos autopodales conocidos fue figurado por Huene (1942) y pertenece a *Prestosuchus chiniquensis*, un depredador de casi 5 metros de longitud, comparable en tamaño con

el arcosaurio autor de las huellas de la Cuenca Ene (Fig. 5J). Se observa que sus dígitos son robustos y relativamente cortos, empero como en *Ticinosuchus* (Fig. 5K), presenta un dígito V de considerable longitud relativa. Por su parte, nuevo material de *Postosuchus* del Neotriásico de Carolina del Norte (i.e., *P. alisonae*) muestra la existencia de metatarsos I-IV largos en relación a la longitud de sus falanges combinadas y el dígito V reducido (Fig. 5I; Peyer et al., 2008).

La tendencia evolutiva en la locomoción durante el Meso-Neotriásico de ciertos grupos de “tecodontes” (i.e., “Rauisuchidae”, Ornithosuchia), e incluso cocodrilomorfos, se refleja en las huellas del tipo “Chirotherium” (Parrish, 1989). Mientras que en el Eotriásico las características de estas huellas (e.g., dígito V fuertemente recurvado posterolateralmente, huellas con rotación lateral en relación al eje de la marcha) se correlacionan con la ubicación de los miembros locomotores extendidos al lado del cuerpo, en el Mesotriásico y específicamente en el Neotriásico, las huellas sugieren que los miembros se disponían erguidos. Las huellas del tipo “Chirotherium” generalmente presentan rastros delanteros y traseros, indicando que fueron producidas por formas cuadrúpedas. La ausencia de huellas delanteras entre las icnitas de la Cuenca Ene podría apoyar la hipótesis de la capacidad de desplazamiento bípedo ocasional entre los arcosaurios basales. En los arcosaurios crurotarsales y especialmente en los “rauisúquidos”, la anatomía pélvico-apendicular (i.e., acetábulo poco profundo, pubis e isquiones largos, proporciones relativas de miembros delanteros y traseros, tipo de tobillo, autópodos simétricos, reducción o ausencia del dígito V, etc.) son indicadores de una postura semierguida o erguida en relación al modelo arcosaurio primitivo (e.g., Bonaparte, 1981; Parrish, 1983, 1989; Sereno, 1991). En las formas avanzadas (e.g., *Saurosuchus*) la existencia de una expansión a manera de “pie” en el extremo distal del pubis estaría relacionada con poseer un fémur en posición más vertical con capacidad de movimientos parasagiales durante la marcha y la posibilidad de adoptar ocasionalmente la posición bípeda (ver Bonaparte, 1981). La posición bípeda facultativa también ha sido propuesta para *Postosuchus* (Chatterjee, 1985). Si asumimos que el Evento 1 representa una progresión bípeda, la considerable distancia relativa entre ambas improntas (~77 cm)

podría ser el resultado de un desplazamiento a velocidad de trote (ver Thulborn, 1989).

### **Icnitas mesozoicas en el Perú.**

Además de las huellas Triásicas de la Cuenca Ene, el registro de icnitas de tetrápodos en el Mesozoico se restringe a unas pocas localidades referidas al Cretácico ubicadas en la Cordillera de los Andes. En general, los afloramientos presentan restringidas zonas de superficies estratales expuestas debido a los efectos de la tectonogénesis andina, lo que limita las posibilidades de encontrar pistas de grandes extensiones. Sin embargo, la importancia de estos icnoyacimientos radica en la información biogeográfica que proveen. Con excepción de los restos óseos de dinosaurios descubiertos en Bagua (Mourier et al., 1986), las localidades con icnitas son la única evidencia de la existencia y distribución de diversos tipos de dinosaurios en el territorio peruano. El registro indica la existencia de dinosaurios terópodos de diversos tamaños y características, y sólo un ornitópedo. A pesar del evidente valor científico de estas localidades, todos los conocimientos disponibles son el resultado de estudios preliminares.

*Huanzalá-Antamina, Ancash.* El icnoyacimiento fue descubierto en el 2001 a raíz de la construcción de la carretera que se dirige desde Conococha a la mina Antamina, en el departamento de Ancash a más de 4000 metros de altitud. Las pistas reportadas por Moreno et al. (2004) y descritas por Obata et al. (2006) se ubican en niveles medios de la Formación Carhuaz pertenecientes al Cretácico inferior e incluyen varios rastros. Esta formación está compuesta por intercalaciones de areniscas, cuarcitas y lutitas grises (Cobbing et al., 1996). En la región, el plano de buzamiento de las capas portadoras de los icnofósiles alcanza entre 80 y 90°. Los niveles están formados por areniscas friables rojizas y grises de grano medio a fino y correspondientes a ambientes continentales.

El primer rastro (Pista 1) está compuesto de cuatro contramoldes naturales de huellas tridáctilas referidas a un terópodo de talla enorme que andaba a velocidad de paseo (Fig. 6A). Se ubica en el Km. 97 de la carretera Conococha-Antamina. En el 2003, durante la Expedición del MUSM denominada “Huanzalá 2003” —gracias al apoyo de la Mina Mitsui Mining and Smelting Co., Ltda.— la mayor parte del rastro estaba cubierto por

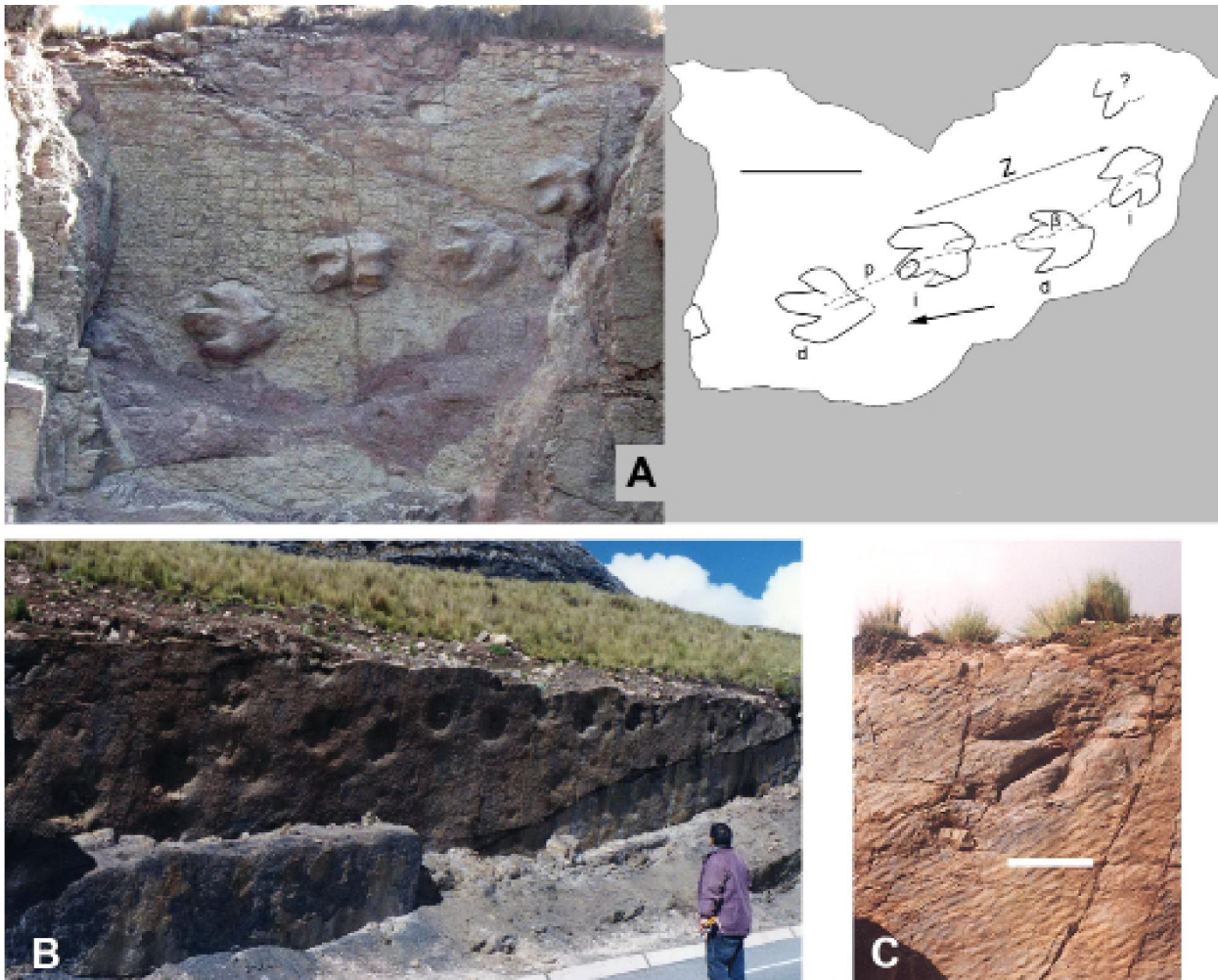


Figura 6. Icnitas de Huanzalá-Antamina, Ancash. A. Pista 1, terópodo de talla enorme (fotografía e ilustración esquemática), Km. 79 de la carretera Conococha-Antamina. La flecha indica la dirección del desplazamiento. B. Vista panorámica del afloramiento ubicado en Km. 80 de la carretera Conococha-Antamina. Se aprecia la Pista 2 con grandes huellas de identificación incierta. C. Huella aislada de posible terópodo, Km. 80 de la carretera Conococha-Antamina. La escala en el esquema A representa 100 cm; la escala en C representa 30 cm. Abreviaturas: d, huella derecha; i, huella izquierda; p, paso; z, zancada; β,

roca, lo que dificultaba su observación y estudio. Nuevas fotografías tomadas en el 2007, revelan las verdaderas dimensiones y características de la Pista 1. Las huellas miden 81 cm de largo y 62 cm de ancho. Los dígitos relativamente largos y gruesos, culminan en puntas agudas correspondientes a las garras. El ángulo de divergencia es pequeño, sin llegar a alcanzar los 30°, esencialmente debido a que los dígitos II y IV orientan su región apical hacia adelante. La porción posterior de la huella es característica de dinosaurios terópodos puesto que posee una marcada escotadura medial y una impresión de la almohadilla metatarso-falangeal de los dígitos III y IV (“talón”), especialmente profunda en el eje del dígito III. Sin duda se trata de las

huellas de terópodos más grandes reportadas para el territorio sudamericano y ligeramente menores que los 86 cm de longitud señalados para el icnotaxón *Tyrannosauripus pillmorei* —*Tyrannosaurus rex* el posible autor— del Neocretácico de Nuevo México (Lockley & Hunt, 1994). En el Eocretácico de Sudamérica no existe ningún biotaxón conocido de semejante talla que pueda ser correlacionado con las huellas de la Pista 1. Otras huellas de tamaño considerable (~65 cm de longitud), descritas por Rubilar-Rogers et al. (2008, Morfotipo B, Fig. 11) para el Cretácico inferior de la Formación La Chacarilla (Chile), presentan gran similitud con las aquí descritas y podrían pertenecer al mismo taxón. La altura a la cadera del terópodo de Huanzalá

ha sido calculada en 3.56-3.92 m. Las longitudes promedio del paso y la zancada son pequeñas si consideramos el tamaño de las huellas, lo que indica que el dinosaurio se desplazaba a velocidad de paseo. El ángulo de paso promedio es  $161^\circ$  (ver Tabla 2).

En el Km. 80 de la mencionada carretera, se sitúa un segundo afloramiento con al menos dos rastros y algunas huellas aisladas. Los estratos presentan una superficie de  $80^\circ$  de buzamiento cubierta por ondulitas. El rastro principal (Pista 2) está compuesto por huellas aparentemente tridáctilas de unos 50-60 cm que recorren el afloramiento en dirección NO-SE. Otras huellas de pequeño tamaño se aprecian en diversas posiciones. La precaria definición de las huellas descritas no ha permitido su identificación. Pensamos que podrían tratarse de subhuellas de un dinosaurio bípedo de gran talla (Fig. 6B). Al respecto, K. Moreno (com. pers., 2009) considera que son huellas verdaderas modificadas por acción de la corriente. En el sector noroeste de la misma superficie estratal, una huella aislada se aprecia con cierta claridad (Fig. 6C). En la copia realizada por K. Moreno (MUSM 1675), se destacan las marcas de tres dígitos y una porción posterior menos profunda y no bien definida. La huella podría haber sido producida por el pie de un terópodo de talla grande (ver Tabla 2). Los dígitos III y IV son largos, equivalentes en tamaño y poseen las porciones terminales en punta. El dígito II es 20-25% más pequeño. Expansiones y constricciones en los dígitos evidencian la existencia de almohadillas pedales: dos en el dígito II, dos o tres en el III y tres en el IV. Como se observa generalmente en los terópodos, el ángulo de divergencia de los dígitos es pequeño ( $\sim 50^\circ$ ).

En el 2003, durante el reconocimiento del área fosilífera, E. Díaz del MUSM descubrió una tercera pista ubicada entre los Km. 79 y 80 de la misma carretera (Fig. 7A). La Pista 3 incluye contramoldes naturales de cuatro huellas tridáctilas de tamaño grande —pero de menor tamaño que el primer rastro— correspondientes a un dinosaurio bípedo, cada una con la marca parcial de los metatarsos (Fig. 7B). Sólo las huellas 1 y 2 se encuentran bien conservadas, mientras que las 3 y 4 únicamente preservan la marca de la porción metatarsal. La longitud total de cada huella varía entre 47 y 55 cm y la longitud sin incluir la región metatarsal entre 33-37 cm. El ancho máximo alcanza los 33 cm. Las

huellas son de profundidad uniforme a lo largo de la región digital. La profundidad decrece en forma constante posteriormente, desde el límite metatarso-falangeal hacia la porción terminal que se confunde con el nivel del sustrato. Los dígitos se encuentran bien definidos, son gruesos y no ostentan garras; éstos presentan un ángulo de divergencia menor a  $60^\circ$ . El dígito III es el de mayor tamaño y se encuentra ligeramente doblado hacia el lado medial. El dígito II es levemente más largo que el IV. Basado en la longitud del pie, reflejado en la huella sin considerar la región metatarsal, calculamos que la altura del dinosaurio a la cadera sería entre 1.61 y 1.85 m. Asimismo, la zancada promedio relativamente corta (210 cm) revela que el animal se desplazaba a velocidad de paseo. Se asignan estas huellas a un dinosaurio terópodo de talla grande.

El registro de huellas con marcas metatarsales pertenecientes a dinosaurios bípedos ha sido documentado ampliamente en diferentes lugares del mundo, incluyendo Sudamérica (ver Kuban, 1989). Múltiples interpretaciones han sido propuestas para explicar su particular morfología, incluyendo locomoción plantígrada (e.g., Leonardi, 1979), presencia de almohadillas metatarsales (e.g., Langston, 1960), patrones conductuales diversos y escasa consistencia del sustrato (e.g., Kuban, 1989). Las huellas de Huanzalá se habrían producido sobre sedimento muy suave en virtud de su considerable profundidad. Las marcas parciales de los metatarsos son consistentes con esta hipótesis. Sin embargo, es probable que adicionalmente, el dinosaurio se desplazara con los metatarsos formando un ángulo pequeño con el sustrato según lo evidencia la ligera inclinación de cada marca metatarsal. Se ha propuesto que las huellas con marcas metatarsales—también llamadas icnitas “plantígradas”—habrían sido producidas por dinosaurios bípedos (terópodos y posiblemente ornitópodos) durante ocasionales recorridos con el cuerpo bajo mientras se alimentaban de pequeños organismos en marismas o cuando acechaban presas grandes (Kuban, 1989).

*Querulpa, Arequipa.* La localidad de Querulpa fue descubierta por pobladores locales en el 2002. Las huellas se encuentran en rocas del Grupo Yura del Cretácico inferior e incluyen quince pistas ubicadas en cuatro afloramientos diferentes. Las huellas corresponden mayormente a dinosaurios terópodos de tamaño grande (Moreno et al., 2004). La copia en yeso de una huella (MUSM 1679) realizada

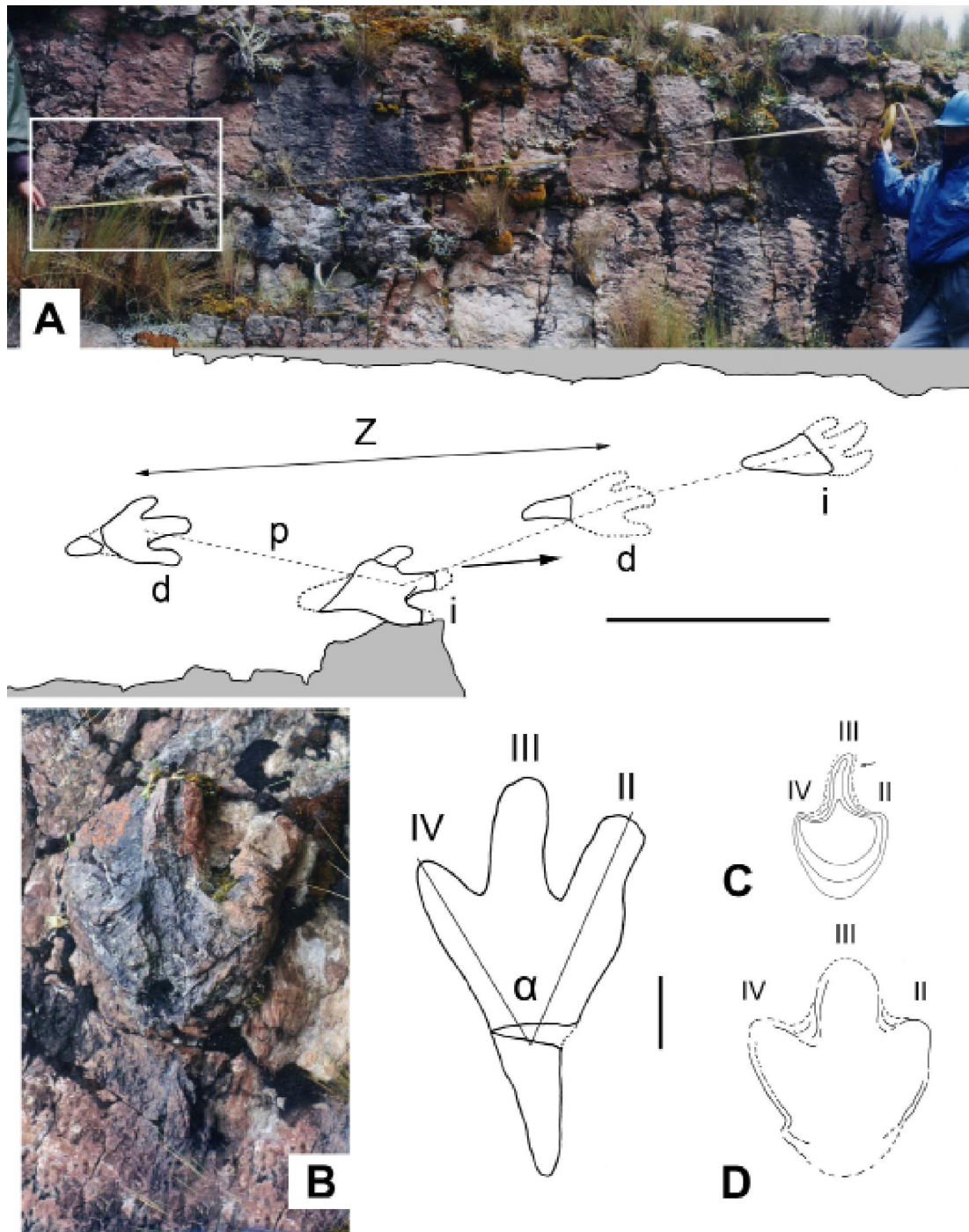


Figura 7. Icnitas de Huanzala-Antamina, Ancash (A-B) y Vilquechico, Puno (C-D). A. Pista 3, vista general (fotografía e ilustración esquemática) de icnita "plantigrada" de terópodo, entre los Km. 79 y 80 de la carretera Conococho-Antamina. La escala representa 100 cm. B. Primera huella de la Pista 3 (fotografía e ilustración esquemática). C. *Ornithomimipus jaillardii*; la flecha indica la orientación medial del dígito III. D. *Hadrosaurichnus titicacaensis*. Para A la escala representa 100 cm; para B-D la escala representa 10 cm. Abreviaturas: d, huella derecha; i, huella izquierda; p, paso; z, zancada;  $\alpha$ , ángulo de divergencia. C-D modificado de Jaillard et al. (1993).

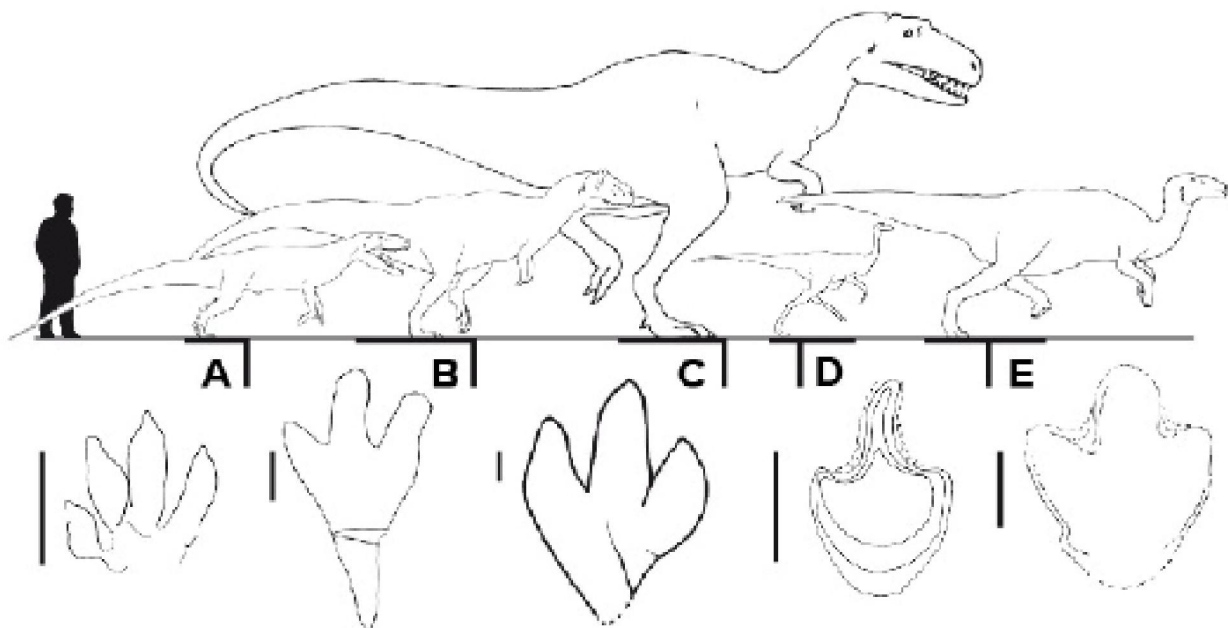


Figura 8. Icnitas y posibles biotaxones representados en rocas mesozoicas del territorio peruano. A. *Brachychirotherium* isp. (Cuenca Ene) y arcosaurio "Rauisuchidae". B. Huella 1 de la Pista 3 (Huanzalá-Antamina) y terópodo de talla grande. C. Icnita 4 de la Pista 1 (Huanzalá-Antamina) y terópodo de talla enorme. D. *Ornithomimipus jaillardi* (Vilquechico) y terópodo *Ornithomimidae*. E. *Hadrosaurichnus titicacaensis* (Vilquechico) y ornitiscuio *Hadrosauridae*. La escala próxima a las icnitas representa 10 cm. D-E modificado de Jaillard et al. (1993).

por K. Moreno en el 2003 muestra una impronta, aparentemente tetradáctila, con una larga marca de los metatarsos. Mide unos 87 cm de longitud y 49 cm de ancho. Una investigación completa sobre esta localidad se lleva a cabo actualmente por K. Moreno y colaboradores.

*Vilquechico, Puno.* Las icnitas se ubican en los niveles basales de la Formación Vilquechico Superior a dos kilómetros al noreste del pueblo del mismo nombre. Los niveles portadores de las huellas son areniscas de color amarillo a rosado. En base a su contenido paleontológico, así como a correlaciones con otras unidades a nivel regional, se considera que pertenecen al Cretácico superior (Campaniano terminal-Mastrichtiano superior; Jaillard et al., 1993). Se han reportado dos lajas con contenido icnológico. En la primera se observan dos rastros superpuestos correspondientes a icnotaxones diferentes. El primer rastro ha sido denominado *Ornithomimipus jaillardi* y correspondería a un dinosaurio ornitómimido. El rastro incluye cuatro huellas consecutivas de autópodos pélvicos con el dígito medio muy largo y membrana interdigital (Fig. 7C). Al compararlo con la Pista 3 de Huanzalá,

se observa que en ambos el dígito III tiende a curvarse medialmente; sin embargo, se diferencian claramente en el tamaño, las longitudes relativas de los dígitos y la presencia de membrana interdigital en *O. jaillardi*. El segundo rastro denominado *Hadrosaurichnus titicacaensis*, corresponde posiblemente a un hadrosaurio. Se caracteriza por poseer el dígito medio relativamente corto y los dígitos externos divergentes (Fig. 7D). La segunda laja conserva un rastro compuesto por cuatro huellas consecutivas en mal estado de conservación debido a que fue realizado sobre terreno fangoso. Su identidad es incierta (Jaillard et al., 1993).

## CONCLUSIONES

Las huellas de la Cuenca Ene se caracterizan por lo siguiente: (1) ser de tamaño medio; (2) restringirse a la región digital; (3) poseer cuatro dígitos funcionales; (4) ausencia de marca del dígito V; (5) el dígito III es el de mayor tamaño; (6) los dígitos II y IV subiguales y menores; (7) los dígitos culminan en garras cortas; y (8) no muestran marcas de autópodos torácicos. La progresión cuadrúpeda o bípeda del biotaxón autor de los rastros no puede establecerse con certeza. Aunque esta característica

Tabla 1. Medidas de las icnitas de la Formación Sarayaquillo en la Cuenca Ene. Abreviaturas: A, ancho de la huella; L, longitud de la huella; N, número de huellas; p, paso;  $\alpha$ , ángulo de divergencia; I-IV, dígitos I-IV. Medidas en centímetros.

Evento	N	L	A	Longitud				$\alpha$	p
				I	II	III	IV		
1	2	13.3	13.1	5.4	8.2	11.0	8.6	33°	77
2	1	12.0	-	4.7	7.6	8.3	-	-	-

Tabla 2. Medidas de icnitas de la Formación Carhuaz en Huanzalá-Antamina, Ancash. Abreviaturas: A, ancho de la huella; H, altura estimada a la cadera; L, longitud de la huella; N, número de huellas; p, paso; z, zancada;  $\alpha$ , ángulo de divergencia;  $\beta$ , ángulo de paso; I-IV, dígitos I-IV. Medidas en centímetros.

Evento	N	L	A	Longitud			$\alpha$	p	$\beta$	z	H
				II	III	IV					
Pista 1	4	81	62	28	44	28	25°-28°	94	156°-166°	190	356-392
MUSM 1675	1	~35	31	17	22	22	50°	-	-	-	-
Pista 3	4	~40	33	17	21	12	38°	116	~148°	~214	196-198

es importante en la determinación taxonómica, el análisis morfológico comparativo indica que las huellas son atribuibles a *Brachychirotherium*, icnogénero identificado durante todo el Triásico en Argentina, pero principalmente en el Meso-Neotriásico de Norte América y Europa. Las icnitas del Triásico superior de la Formación Los Colorados, identificadas como cf. *Brachychirotherium* (Melchor & De Valais, 2006), son prácticamente indistinguibles de las presentes en la Cuenca Ene, a excepción de su pequeño tamaño y condición cuadrúpeda. La reducción de dígito V observada en las icnoespecies de *Brachychirotherium* (e.g., Baird, 1957), ha sido asociada con el desarrollo de una postura semierguida o erguida entre los arcosaurios del Meso-Neotriásico. La morfología de estas huellas se correlaciona con la anatomía autopodal de arcosaurios crurotarsales, posiblemente del tipo “rauisúquido” (e.g., *Postosuchus*) y con la capacidad de locomoción de sus formas avanzadas (Bonaparte, 1981, Chatterjee, 1985). Sin embargo, no se puede descartar totalmente entre otros posibles autores de las icnitas de la Cuenca Ene, a los cocodrilomorfos y a los dinosaurios prosaurópodos.

Los fósiles de la Cuenca Ene constituyen el primer registro de icnitas triásicas y la evidencia más antigua de un tetrápodo en el territorio peruano. El icnotaxón *Brachychirotherium* aporta evidencias que sustentan la edad triásica, probablemente medio-superior, de las rocas de la Formación Sarayaquillo. Como bioindicadores, los icnofósiles

de la Cuenca Ene han permitido la identificación y reinterpretación de algunas unidades estratigráficas a nivel regional (Rodríguez et al., 2010). Este caso ilustra la importante contribución bioestratigráfica y biocronológica de los icnofósiles, en ausencia de fósiles corporales y/o dataciones absolutas. Sin embargo, la baja tasa de cambio morfológico que se documenta en las icnitas, se manifiesta en el enorme rango temporal que puede alcanzar un icnotaxón, y por consiguiente, su restringido uso como bioindicadores.

El registro de icnitas es actualmente la contribución más importante al conocimiento de los vertebrados terrestres del Mesozoico en el territorio peruano. A nivel biogeográfico, constituye la única evidencia de la amplia distribución que tenían diferentes grupos de tetrápodos como “tecodontes” y dinosaurios, no representados por restos corporales. En base al icnregistro descrito —sin considerar las quince pistas del yacimiento de Querulpa— podemos identificar prudentemente cinco potenciales biotaxones (Fig. 8): un arcosaurio crurotarsal, posiblemente Rauisuchidae, en el Triásico medio-superior (Formación Sarayaquillo); dos terópodos, uno de talla grande (Pista 3) y otro gigantesco (Pista 1), en el Cretácico inferior (Formación Carhuaz); y un pequeño terópodo ornitomímido (*Ornithomimipus jaillardii*) y un hadrosáurido (*Hadrosaurichnus titicaensis*) del Cretácico superior (Formación Vilquechico). Definitivamente, las huellas de dinosaurios terópodos

demuestran ser las más abundantes en número y en biotaxones. Son destacables por su dimensión las icnitas de la Pista 1 descubiertas en Huanzalá, que denotan la existencia de un dinosaurio terópodo —actualmente desconocido— de la talla del *Tyrannosaurus rex* en el Eocretácico de Sudamérica. Al respecto, la familia Carcharodontosauridae del Meso-Neocretácico agrupa terópodos de talla enorme en Norte América (e.g., *Acrocantosaurus*), África (e.g., *Eocarcharia*, *Carcharodontosaurus*) y Sudamérica (e.g., *Giganotosaurus*) (Serenó & Brusate, 2008). Datos paleogeográficos sugieren que los Carcharodontosauridae ya habrían adquirido amplia distribución en estas áreas continentales antes del fin del Eocretácico (Serenó et al., 1996).

#### AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado como parte de

#### REFERENCIAS

- Alexander, R. (1976).- Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261, 129-130.
- Arce, S. (2006).- Sobre unas icnitas de dinosaurios en la sierra norte del Perú. *Boletín de Lima*, 130, 7-10.
- Baird, D. (1957).- Triassic Reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 117, 447-520.
- Benton, M. (1986).- The Late Triassic reptile *Teratosaurus*—a rauisuchian, not a dinosaur. *Palaeontology*, 29, 293-301.
- Bonaparte, J. (1966).- Cronología de algunas formaciones triásicas argentinas basada en restos de tetrápodos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, XXI, 1, 20-38.
- Bonaparte, J. (1978).- El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. *Opera Lilloana* 26, 596p.
- Bonaparte, J. (1981).- Descripción de “*Fasolasuchus tenax*” y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, Paleontología, 3, 55-101.
- Casamiquela, R., G. Demathieu, H. Haubold, G. Leonardi, W. Sarjeant (1987).- Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology; Leonardi G. (eds.), Departamento Nacional da Produção Mineral, Ministério de Minas e Energia, Brasília, 117p.
- Cobbing, E., A. Sánchez, W. Martínez y H. Zárate (1996).- Geología de los Cuadrángulos de Huaraz, Recuay, La Unión, Chiquian y Yanahuanca. INGEMMET las actividades del “Estudio geológico de la cuenca Ene” en el marco del Proyecto GR-7 de la Dirección de Geología Regional del INGEMMET, por lo que los autores agradecen a sus Directivos el haber dado las facilidades para su presentación. Asimismo, agradecemos a K. Moreno (Universidad Austral de Chile), E. Rainforth (Columbia University), J. Tejada (MUSM) y B. MacFadden (Florida Museum of Natural History) por sus importantes aportes y comentarios al desarrollo de este trabajo. Nuestro reconocimiento a la Mina Mitsui Mining and Smelting Co., Ltd., especialmente a J. Omura y A. Gomi por el apoyo que hizo posible la expedición Huanzalá 2003. Asimismo, a D. Omura y E. Díaz del MUSM por valiosa participación en la expedición a Huanzalá 2003.
- Carta Geológica Nacional, 76, A, 298p.
- Chacaltana, C. H. Acosta, F. Jaimes, W. Valdivia, A. Alván & D. Peña (2008).- Presencia de reptiles en el Jurásico? de la Cuenca Ene: evidencia de icnitas. XIV Congreso Peruano de Geología y XIII Congreso Latinoamericano de Geología, 4p.
- Chatterjee, S. (1978).- A primitive parasuchid from the upper Triassic Maleri Formation of India. *Palaeontology*, 21, 83-127.
- Chatterjee, S. (1985).- *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of *tyrannosaurus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 309, 395-460.
- Demathieu, G. (1984).- Une ichnofaune du Trias moyen du basin de Lodève (Hérault, France) *Annales de Paléontologie*, 70, 247-273.
- Demathieu, G. (1994).- Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Données biostratigraphiques. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 125, 63-64.
- Demathieu, G. & P. Demathieu (2004).- Chirotheria and other ichnotaxa of the European Triassic. *Ichnos*, 11, 79-88.
- Demathieu, G. & H. Haubold (1972).- Stratigraphique Aussagen der Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas. *Geologie*, 21, 802-836.
- Demathieu, G. & H. Haubold (1974).- Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias. *Freiberger*



- ForschungsHefte C, 298, 51-72.
- D’Orazi Porchetti, S. & U. Nicosia (2007).- Re-Examination of Some Large Mesozoic Tetrapod Footprints from the African Collection of Paul Ellenberger. *Ichnos*, 14, 219-245.
- Ellenberger, P. (1972).- Contribution à la classification des Pistes des Vertébrés du Trias : les types du Stromberg d’Afrique du Sud (II). *Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, Montpellier, 141p.
- Galton, P. (1990).- Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. In: *The Dinosauria*; Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.), University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 320-344.
- Huene, F. von (1931).- Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Beilage Band*, 66, 181-198.
- Huene, F. von (1942).- Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/1929*. C. H. Beck’sche Verlagsbuchhandlung, Munich, 332p.
- Hunt, A. & S. Lucas (2007).- The Triassic tetrapod track record: ichnofaunas, ichnofacies and biochronology. In: *The Global Triassic*; Lucas, S. G. and Spielmann, J. A. (eds.), New Mexico Museum of Natural History and Science, 41, 78-87.
- Jaillard, E., H. Cappetta, P. Ellenberger, M. Feist, N. Grambast-Fessard, J. P. Lefranc & B. Sigé (1993).- Sedimentology, paleontology, biostratigraphy, and correlation of the Late Cretaceous Vilquechico Group of Southern Peru. *Cretaceous Research*, 14, 623-661.
- Kaup, J. (1835).- Über Thierfährten bei Hildburghausen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 1835, 227-228.
- Kuban, G. (1989).- Elongate dinosaur tracks. In: *Dinosaur Tracks and Traces*; Gillette, D. D. & Lockley, M. G. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 57-72.
- Kummel, B. (1946).- Estratigrafía de la región de Santa Clara. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 14, 133-152.
- Kummel, B. (1948).- Geological Reconnaissance of the Contamana Region Peru. *Bulletin of the Geological Society of America*, 59, 1217-1266.
- Langston, W. Jr. (1960).- A hadrosaurian ichnite. *Canada National Museum of Natural History Paper*, 4, 1-9.
- Leonardi, G. (1979).- Nota preliminar sobre seis pistas de dinossauros Ornithischia da bacia do Rio do Peixe, en Sousa, Paraíba, Brasil. *Academia Brasileira de Ciencias*, 51, 501-516.
- Leonardi, G. (1994).- Annotated atlas of South American tetrapod footprints (Devonian to Holocene). *Ministério de Minas e Energia, Brasília*, 246p.
- Lockley, M. & A. Hunt (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., B. Ritts & G. Leonardi (1999). Mammal track assemblages from the early Tertiary of China, Peru, Europe and North America. *Palaios*, 14, 398-404.
- Lucas, S. (2007).- Tetrapod footprint biostratigraphy and biochronology. *Ichnos*, 14, 5-38.
- Marsicano, C., A. Arcucci, A. Mancuso & A. Caselli (2004).- Middle Triassic tetrapod footprints of southern South America. *Ameghiniana*, 41, 171-184.
- Mégard, F. (1979).- Estudio Geológico de los Andes del Perú Central. *INGEMMET Estudios Especiales*, 8, D, 227p.
- Melchor, R. & S. De Valais, (2006).- A review of the Triassic tetrapod track assemblages from Argentina. *Palaeontology*, 48, 355-379.
- Moreno, K., J. Jacay, L. Chillitupa, P. De la Vera, D. Hone & M. Benton (2004).- New dinosaur tracksites from Peru: evidence for a wide distribution of large theropods during the Late Jurassic-Early Cretaceous in South America. *ICHNIA, First International Congress on Ichnology, Acta 59*: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Patagonia, Argentina.
- Mourier, T., E. Jaillard, G. Laubacher, C. Noblet, A. Pardo, B. Sigé & P. Taquet (1986).- Découverte de restes dinosauriens et mammaliens d’âge crétacé supérieur à la base des couches rouges du synclinal de Bagua (Andes nord-peruviennes): aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques concernant la régression finicrétacée. *Bulletin Société géologique France*, II, 1, 171-175.
- Nesbitt, S., R. Irmis, S. Lucas & A. Hunt (2005).- A giant crocodylomorph from the Upper Triassic of New Mexico. *Paläontologische Zeitschrift*, 79, 471-478.
- Noblet C., R. Marocco, & J. Delfaud (1987).- Analyse sédimentologique des “Couches Rouges” du bassin intramontagneux de Sicuani (Sud du Pérou). *Bulletin de l’IFEA*, 16, 55-78.
- Obata, I., A. Gomi, J. Collantes, R. Salas Gismondi, N. Fujii, S. Kato & M. Matsukawa (2006).- Early Cretaceous dinosaur tracksites newly found in Peru.

- Annual Report of the Fukuda Geological Institute, 7, 29-43.
- Olsen, P. & P. Galton (1984).- A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and age of the Stormberg. *Paleontologia Africana*, 25, 87-110.
- Olsen P. & K. Padian (1986).- Earliest records of *Batrachopus* from the southwestern United States, and a revision of Early Mesozoic crocodylomorph ichnogenera. In: *The Beginning of the Age of Dinosaurs, Faunal Change Across the Triassic-Jurassic Boundary*; Padian, K. (eds.), Cambridge University Press, New York, 259-273.
- Parrish, J. (1983).- Locomotion adaptations in the pelvis and hindlimb of the Thecodontia (Reptilia: Archosauria). Ph.D. dissertation, University of Chicago, 793p.
- Parrish, M. (1989).- Phylogenetic patterns in the manus and pes of early mesozoic Archosauromorpha. In: *Dinosaur Tracks and Traces*; Gillette, D. D. & Lockley, M. G. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 249-258.
- Peabody, F. (1948).- Reptile and amphibian trackways from the Moenkopi Formation of Arizona and Utah. University of California Publication, Bulletin Department of Geological Science, 27, 295-468.
- Peyer, K., J. Carter, H.-D. Sues, S. Novak, P. Olsen (2008).- A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 363-381.
- Rainforth, E. (2003).- Revision and re-evaluation of the early Jurassic Dinosaurian ichnogenus *Otozoum*. *Palaeontology*, 46, 803-838.
- Rodríguez, R., Chacaltana, C., Acosta, H., Cueva, E., Jaimes, F., Alván, A. (2010).- Límites estratigráficos para las series Triásico-Jurásicas del Perú Central: Borde Este de la Cordillera Oriental y Zona Subandina. XV Congreso Peruano de Geología, resúmenes extendidos; publicación especial N° 9; Editores: José Macharé y César Chacaltana.
- Rubilar-Rogers, D., K. Moreno, N. Blanco & J. Calvo (2008).- Theropod dinosaur trackways from the Lower Cretaceous of the Chacarilla Formation, Chile. *Revista Geológica de Chile*, 35, 175-184.
- Rusconi, C. (1951).- Rastros de patas de reptiles pérmicos de Mendoza. *Revista de Historia y Geografía de Cuyo, Mendoza*, 3, 1-14.
- Rusconi, C. (1967).- Animales extinguidos de Mendoza y de la Argentina. La Imprensa Oficial, Mendoza, 429p.
- Sempere, T., J. Jacay, A. Pino, H. Bertrand, V. Carlotto, M. Fornari, R. García, N. Jiménez, A. Marzoli, C. Meyer, S. Rosas & P. Soler (2004).- Estiramiento litosférico del Paleozoico superior al Cretácico medio en el Perú y Bolivia. En: *Nuevas contribuciones del IRD y sus contrapartes al conocimiento geológico del Sur del Perú*; Jacay, J. & Sempere, T. (eds), *Publicación Especial 5, Sociedad Geológica del Perú*, 45-79.
- Sereno, P. (1991).- Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(4, Supplement), 1-53.
- Sereno, P. & S. Brusatte (2008).- Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. *Acta Paleontologica Polonica*, 53, 15-46.
- Sereno, P., D. Duthiel, M. Iarochene, H. Larsson, G. Lyon, P. Magwene, C. Sidor, D. Virricchio, J. Wilson (1996).- Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science*, 272, 986-991.
- Thulborn, R. (1984).- Preferred gaits of bipedal dinosaurs. *Alcheringa*, 8, 243-252.
- Thulborn, R. (1989).- The gaits of dinosaurs. In: *Dinosaur Tracks and Traces*; Gillette, D. D. & Lockley, M. G. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 39-50.
- Thulborn, R. & M. Wade (1979).- Dinosaur stampede in the Cretaceous of Queensland. *Lethaia*, 12, 275-279.
- Wing, S. & H.-D. Sues (1992).- Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. In: *Terrestrial Ecosystems Through Time*; Behrensmeyer, A., Damuth, J., DiMichele, W., Potts, R., Sues, H.-D., & Wing, S. (eds.), University of Chicago Press, Chicago, 327-416.