



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS
GEOLOGÍA**

**CARACTERIZACIÓN ICNOLÓGICA,
ESTRATIGRÁFICA Y SEDIMENTOLÓGICA DEL
YACIMIENTO DE HUELLAS DE AVES “CAMINO EL
VERGEL”, FORMACIÓN EL MOLINO
(MAASTRICHTIANO), PARQUE NACIONAL
TOROTORO, BOLIVIA**

Memoria para optar al Título de Geólogo

Nelson Alem Llempen Salinas

Profesor Guía: Dr. Alfonso Encinas Martín

Profesores Comisión: MSc. Sylvia Cecilia Palma Heldt

MSc. Abraham Elías González Martínez

Concepción, 2024

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco al profesor Dr. Raúl Esperante y a Geoscience Research Institute, CA, EE.UU por la consideración de mi persona y el financiamiento otorgado para participar en los proyectos multidisciplinarios de investigación paleontológica GRI-TT-22-2 y GRI-TT-23-1, así como la oportunidad de realizar una pasantía en las dependencias de dicho instituto y en Loma Linda University, brindándome todas las comodidades y facilidades de trabajo en laboratorio. Su continua orientación y vocación por el área ha sido ejemplar y providencial para mí. De igual forma agradezco a todo el equipo científico involucrado por su valiosa experiencia en terreno, gentileza y alegres momentos.

En segundo lugar, agradezco al profesor Alfonso Encinas por acceder a ser el profesor guía de este estudio y por su apoyo a lo largo de este último año de la carrera. Así también a la comisión evaluadora por su disposición durante el proceso de revisión y corrección de esta memoria. De igual forma a los funcionarios del departamento cuya buena disposición y estima genuina siempre recordaré.

Agradecimientos especiales a los lazos de amistad cercana que formé a lo largo de estos años en la universidad y en mi iglesia, así como en los distintos grupos de trabajo en los que me involucré. Sus distintas perspectivas me hicieron crecer mucho como estudiante y como persona. Finalmente, agradezco a mi familia íntima por su amor y esfuerzos incansables en estos años a la distancia, en especial a mi madre, que es lo más parecido al amor divino que conozco.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Planteamiento del problema.....	1
1.2 Objetivos.....	3
1.2.1 Objetivo general	3
1.2.2 Objetivos específicos.....	3
1.3 Ubicación y acceso	3
2. MARCO GEOLÓGICO	7
2.1 Geología regional	8
2.2 Geología local.....	9
2.2.1 Formación El Molino	10
3. METODOLOGÍA.....	12
3.1 Pre-terreno	12
3.2 Trabajo en terreno.....	12
3.3 Gabinete.....	14
4. RESULTADOS	19
4.1 Estratigrafía del yacimiento Camino El Vergel.....	19
4.2 Icnología sistemática y comparativa	22
4.2.1 Huellas de ave.....	22
4.2.2 Huellas de dinosaurio	42
4.3 Análisis petrológico	44
5. DISCUSIÓN.....	48
6. CONCLUSIONES.....	54
7. RECOMENDACIONES	56
REFERENCIAS	57
ANEXOS	62

ÍNDICE DE FIGURAS, TABLAS Y ANEXOS

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Mapa de ubicación al área de estudio a escala regional.....	4
Figura 1.2. Mapa satelital de ubicación y acceso al área de estudio a escala local	5
Figura 1.3. Parque Nacional Torotoro, Departamento de Potosí, Bolivia. Localidad de Torotoro delimitada en negro. Yacimiento Camino El Vergel en punto rojo.....	6
Figura 1.4. Vista desde el norte hacia el yacimiento Camino El Vergel ubicándose en el camino homónimo. Capa portadora de huellas situada a la derecha del camino delimitada en rojo. Escala humana 1,7 m	6
Figura 1.5. A) Vista desde el Camino El Vergel directamente al yacimiento en estudio (delimitado en rojo). Escala humana 1,6 m. B) Yacimiento Camino El Vergel (delimitado en rojo). Escala humana 1,2 m... ..	7
Figura 2.1. Mapa geológico local. Sinclinal de Torotoro. Escala 1:60000. Información recopilada y modificada de Hoja San Pedro de Buena Vista, SERGEOMIN (2018).....	10
Figura 3.1. Esquema idealizado de la impresión del autópodo de un ave y sus parámetros morfológicos de medición. Autópodo se define en los vertebrados como la zona distal articulada de una de sus extremidades. A) Parámetros de cada huella individual. B) Parámetros medibles para rastros identificados. P = paso, S = zancada, PANG = ángulo del paso, FR = rotación de la huella. Modificado de Leonardi (1987) y de Valais (2017), respectivamente	14
Figura 3.2. Identificación en mapa de profundidad en falso color de cada huella enumerada y calcada en su respectiva lámina de acetato según su sector de ubicación en el yacimiento.....	16
Figura 3.3. Interfaz del software Image J (v. 1.54).....	16
Figura 3.4. Fotografía compuesta del yacimiento. Escala de 1m	17
Figura 3.5. Mapa principal de profundidad en falso color obtenido a partir de modelo fotogramétrico. Escala de 1m... ..	18
Figura 4.1. Sección estratigráfica local yacimiento Camino Vergel.....	20
Figura 4.2. Yacimiento Camino El Vergel. Se divide en cuatro niveles in situ: TB23.1 no preserva huellas observables. TB23.2 y TB23.3 portadores de huellas de ave y TB23.4 es portador de huellas de dinosaurio. Escala 10 cm	21

- Figura 4.3.** Huellas tetradáctilas del Morfotipo I. *Huella tipo* CV23.B4. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) y E) Huellas representativas con respectiva imagen de fotogrametría y escala. De izquierda a derecha: CV.B47 y CV.B4124
- Figura 4.4.** Icnotaxones del Cretácico con membrana proximal similares al Morfotipo 1. A) Morfotipo 1. B) *Goseongornipes markonesi*. C) *Hwangsanipes choughi*. D) *Ignotornis mcconnelli*. E) *Ignotornis yangi* F) *Sarjeantopodus semipalmatus* G) y H) Holotipo y rastros de *Gyeongsangornipes*. (Modificado de Kim *et al.*, 2013).....26
- Figura 4.5.** Huellas tetradáctilas del Morfotipo II. *Huella tipo* CV.B50. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) Huellas representativas CV.B10 y CV.B11 que exhiben una posición de detención. E) Huella representativa CV.B43. F) Huella representativa CV.B28 en imagen fotogramétrica27
- Figura 4.6.** Huellas tetradáctilas del Morfotipo III. *Huella tipo* CV.B71. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) Huella representativa CV.A9 con dibujo interpretativo en línea segmentada D). Huellas representativas CV.A25 y CV.A26 en posición de detención. E) Imagen fotogramétrica de CV.A25 y CV.A26.....30
- Figura 4.7.** Huellas tetradáctilas del Morfotipo IV. A) CV.B40. A) Foto original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo.....32
- Figura 4.8.** Huellas tridáctilas y tetradáctilas del Morfotipo V. *Huella tipo* CV23.B38. A) Foto original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. Huellas representativas CV.B31 y CV.B72 con respectiva imagen de fotogrametría y escala34
- Figura 4.9.** Distribución de los rastros de aves en los niveles TB23.2 y TB23.3 del yacimiento en estudio (TB1-TB8). Flechas negras indican orientación del rastro. Cada huella está identificada con el morfotipo correspondiente según el color asignado. A) área A. B) áreas B y C. Escala total: 1m..... 39
- Figura 4.10.** Gráfico de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas (CVA) para los cinco morfotipos establecidos (I-V)41
- Figura 4.11.** Rastro único de dinosaurio terópodo en el yacimiento; Área A. A la izquierda: Fotografía original ortorectificada. A la derecha: Modelo fotogramétrico.....43
- Figura 4.12.** Huella profunda de dinosaurio terópodo en área C del yacimiento (CV23T.C1). A) Fotografía original ortorectificada. B) Modelo fotogramétrico.....44
- Figura 4.13.** Sección delgada en nicoles cruzados del nivel TB23.3 del tramo 3. A) Vista general.

Resolución 2x. B) Vista en detalle. Resolución 10x.....	44
Figura 4.14. Sección delgada del nivel TB23.3 en resolución 10x. A) Vista en luz polarizada paralela. B) Vista en nicoles cruzados. C) Oolitos y restos de valvas de ostrácodos en vista general del corte en luz polarizada paralela (LPP). Resolución 2x.....	45
Figura 5.1. Comparativa entre icnogéneros de aves del Mesozoico hasta el Reciente. Modificado de Lockley <i>et al.</i> , 2021	51
Figura 5.2. Grietas de desecación con morfología ortogonal	52

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros morfológicos de las huellas de ave	15
Tabla 2. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo I: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación	24
Tabla 3. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo II: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación	28
Tabla 4. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo III: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación	30
Tabla 5. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo IV: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación... ..	32
Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo V: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación	34
Tabla 7. Medidas de los parámetros de huellas de dinosaurios	42

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Base de datos de las medidas de los parámetros físicos de las huellas de aves enumerados por sector de estudio.....	62
Anexo 2. Medidas de rastros identificados y el promedio de cada parámetro medido. Se incluyen las medidas del paso (P), zancada (S) y ángulo del paso (PANG). Huellas incompletas destacadas en rojo.....	66
Anexo 3. Mapas de profundidad en falso color creados a partir del modelo fotogramétrico diferenciados en el grado de variación del color respecto de la topografía. A) Escala de 1 m. B) a E) Escala de 4 m....	67
Anexo 4. Áreas de división del yacimiento. 1) área A. 2) área B. 3) área C. Línea roja demarca los límites entre los niveles presentes en cada área. Línea segmentada indica límite difuso. Escala de 1 m (amarillo) y 25 cm (negro)	70
Anexo 5. Matriz de confusión creada para brindar una estimación de la precisión en la designación de los morfotipos establecidos.....	72
Anexo 6. Loadings de ejes discriminantes que comparan los cinco morfotipos designados.....	72
Anexo 7. Análisis MANOVA para los morfotipos designados.....	72
Anexo 8. Secciones delgadas de la columna estratigráfica del yacimiento.....	73
Anexo 9. Tabla de resultados de porosidad según Beard y Weyl (1973)....	75

RESUMEN

En el área protegida del Parque Nacional Torotoro (PNTT; Departamento de Potosí, Bolivia) afloran rocas del Cretácico Superior de la Formación El Molino (Maastrichtiano) sobre las cuales se halla un planchón *in situ* de 8m² con abundantes huellas de aves y huellas de dinosaurios. Dicha capa se ubica a tres metros del camino al sitio turístico El Vergel (18°06'S; 65°46'W). El objetivo del presente estudio consiste en el análisis del yacimiento en cuanto a sus características paleoicnológicas y su contexto estratigráfico y sedimentológico. Cada huella preservada se caracterizó en detalle a partir de observaciones en terreno, imágenes ortorrectificadas y modelos fotogramétricos del yacimiento. Se analizaron los parámetros sobre la base de análisis estadísticos multivariantes (CVA; MANOVA).

La sección estratigráfica consiste en un ciclo granodecreciente formado por facies de calizas *grainstone* bioclásticas y facies de areniscas limosas calcáreas alternadas con margas/lutitas fisibles que están ubicadas en el miembro inferior de la formación. El yacimiento consiste en cuatro niveles centimétricos de arenisca calcárea de grano medio a muy fino, la cual se formó a partir de la cementación temprana de un sedimento lodoso y saturado en agua, como resultado de una mezcla de distintas fuentes de proveniencia. El ambiente de sedimentación sugerido es de borde de lago somero, sin descartar una comunicación con mar abierto.

Se describió un total de 225 huellas de ave, de las cuales 159 se clasificaron en cinco morfologías distintivas que se asignaron a la icnofamilia cf. *Ignotornidae* indet y a los icnogéneros cf. *Ardeipeda* indet, cf. *Avipeda* y cf. *Charadriipeda* indet. Algunas huellas del morfotipo asignado a *Ignotornidae* indet. estarían relacionadas al icnogénero *Gruipeda* isp. Se identificaron nueve rastros de huellas de aves y cuatro huellas de dinosaurio terópodo. Tres de estas huellas de terópodo forman un rastro.

Este descubrimiento representa el primer reporte de huellas de aves en el Cretácico Superior de Bolivia. Su estudio aporta una mejor comprensión de las icnoasociaciones de vertebrados presentes en contextos continentales y transicionales, lo que permite establecer relaciones paleoecológicas y paleobiogeográficas precisas.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Planteamiento del problema

El registro icnológico de vertebrados conocido en Sudamérica consiste fundamentalmente de dinosaurios, con un menor número de hallazgos sobre otros grupos taxonómicos. En las últimas tres décadas el descubrimiento de huellas de aves ha experimentado un crecimiento en muchos lugares, incluyendo Corea del Sur, China, EE. UU, Túnez, España y Argentina, entre otros países (Kim *et al.*, 2012; Xing *et al.*, 2016; Coria *et al.*, 2002; Azuma *et al.*, 2013; Lockley y Rainforth, 2010; Díaz Martínez *et al.*, 2016; Contessi y Fanti, 2012). En su mayoría, estos yacimientos se ubican en rocas pertenecientes al período Cretácico, con notables hallazgos que muestran un aumento de la icnodiversidad en este grupo de vertebrados (Yang *et al.*, 1995; Kim *et al.*, 2012; Lockley *et al.*, 2012; Xing *et al.*, 2018). Esto se refleja en la variedad de icnotaxones descritos hasta la fecha, los cuales se definen en función de morfotipos diagnósticos, calidad y cantidad de huellas preservadas (Marchetti *et al.*, 2019), rastros identificados, tamaño de las huellas y ubicación geográfica (Anfinson *et al.*, 2009; Kang *et al.*, 2021). Debido a la notable diversidad morfológica, se han establecido seis icnofamilias principales en el Mesozoico y cinco en el Cenozoico, además de otros icnogéneros no asignados a una icnofamilia determinada (Buckley *et al.*, 2016; Xing *et al.*, 2016; Lockley *et al.*, 2012; Lockley *et al.*, 2021).

Para la mayoría de los recientes hallazgos de huellas de aves, tanto del Mesozoico como del Cenozoico, los organismos productores de estas impresiones han sido atribuidos al grupo de las Charadriiformes (Lockley *et al.*, 2002). Ecológicamente hablando, estas aves habitan en zonas de línea costera de aguas someras tanto continentales como marinas (de Valais y Cónsole-Gonella, 2019). Su comportamiento se caracteriza por ser gregario, con una alta densidad de huellas y por formar rastros con una fuerte rotación positiva de sus huellas (FR), es decir, con las huellas del rastro apuntando hacia el interior del mismo, formando una trayectoria en zig-zag. Estas características se exhiben claramente en el registro fósil de las huellas del Cretácico y del Cenozoico, las cuales resultan casi indistinguibles de las formadas por aves modernas en cuanto a morfología, tamaño y forma del rastro (Lockley y Harris, 2010).

El registro de huellas de aves en el Cretácico Superior destaca por su variedad en morfotipos y su asociación con huellas de otros vertebrados, particularmente dinosaurios. Estos yacimientos se

hallan en su mayoría en el Maastrichtiano. Lockley *et al.* (2004) describen en la Formación Lance, Wyoming, EE.UU, huellas aisladas de aves junto a rastros de dinosaurio terópodo y huellas aisladas de hadrosáuridos. Coria *et al.* (2002) describen en la Formación Anacleto, Argentina, más de 150 huellas de aves atribuidas a los icnogéneros *Aquatilavipes*, *Ignotornis*, *Jindongornipes* y *Barrosopus slobodai*. Stinnesbeck *et al.* (2017) reportan un registro aún más diverso en un nivel ubicado a 8,5 m bajo el límite K/Pg correspondiente a la Formación Las Encinas, México, en donde, juntamente con huellas de dinosaurios terópodos y pterosaurios, se hallan cuatro morfotipos de huellas de aves y trazas aisladas de invertebrados. Alonso y Marquillas (1986) describen huellas de aves en la Formación Yacoraite, Argentina, que clasifican como *Yacoraitichnus avis* y se asocian con huellas de dinosaurios terópodos y ornitópodos. Estas se ubican en una capa de arenisca a 3 m por debajo del nivel portador de huellas de aves. Cónsole-Gonella *et al.* (2017) y de Valais y Cónsole-Gonella (2019) amplían el registro de huellas de aves de la Formación Yacoraite (Maastrichtiano) en las secciones estratigráficas de la localidad de Maimará, Valle del Tonco y Quebrada del Tapón, ubicadas al noroeste de Argentina. A pesar de hallarse en capas del Cretácico Superior, se les atribuyen icnogéneros correspondientes al Cenozoico: cf. *Avipeda*, cf. *Ardeipeda*, cf. *Alaripeda* y cf. *Gruipeda*, salvo cf. *Uhangrichnus* que pertenece al Cretácico. Todas están asociadas juntamente con huellas de dinosaurios ornitópodos y saurópodos. La existencia de asociaciones de huellas de distintos grupos de vertebrados en el Cretácico Superior tardío son de gran importancia para comprender las relaciones paleoecológicas del hábitat de estos organismos en sus respectivos ambientes sedimentarios y son útiles en ciertos casos para establecer correlaciones estratigráficas locales (Lockley *et al.*, 1992, 2004). Este último hallazgo representa el único registro perteneciente a huellas de aves en el Cretácico Superior de los Andes Centrales. El ambiente sedimentario de estas secciones se atribuyó a contextos perimareales de moderada a baja energía. Para este tipo de icnoasociación, Lockley *et al.* (1994) establecen la icnofacies *shorebird*. Este hallazgo se considera un antecedente relevante para el registro paleoicnológico aviano en el Cretácico Superior de Sudamérica, debido a su potencial interpretación paleoecológica y paleoambiental para las unidades correlacionables a esta formación en la paleocuenca Andina.

En este estudio se describe el primer registro de huellas de aves en la Formación El Molino, Bolivia, unidad correlacionable a la Formación Yacoraite por tratarse de las mismas facies depositadas en el mismo rango de edades (Maastrichtiano-Daniano). La descripción icnotaxonómica de huellas de aves en esta época (Cretácico Superior) es compleja dada la gran similitud entre huellas del

Cenozoico –ya descritas para la Formación Yacoraita (de Valais y Cónsole-Gonella, 2019)– y las icnofamilias del Cretácico. Una posible solución para este problema es el uso de análisis estadístico multivariable, un método que proporciona una alta confiabilidad para establecer la asignación icnotaxonómica de las huellas (Buckley *et al.*, 2015). Este método representa un sólido complemento a la descripción morfológica y cualitativa de las huellas, pero no un sustituto como herramienta diagnóstica (Xing *et al.*, 2016).

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

Caracterizar y describir el primer registro de huellas de aves descubiertas en rocas del Cretácico Superior de la Formación El Molino en el Parque Nacional Torotoro, Bolivia, según sus características paleoicnológicas y el contexto estratigráfico y sedimentológico del yacimiento.

1.2.2 Objetivos específicos

- Definir la sección estratigráfica local y el contexto sedimentológico del yacimiento.
- Determinar la abundancia, distribución, comportamiento y características morfológicas de las huellas de aves del yacimiento.
- Evaluar la potencial atribución icnotaxonómica de las huellas de aves sobre la base de sus características morfológicas.

1.3 Ubicación y acceso

El área de estudio se halla dentro del sinclinal de Torotoro, ubicado dentro del área protegida perteneciente al Parque Nacional Torotoro (18°08'S; 65°45'W), Provincia de Charcas, Departamento de Potosí, Bolivia (Figura 1.1; 1.2). El yacimiento se ubica a 2 km en línea recta desde la localidad de Torotoro hacia el NNW, específicamente a un costado del camino al sector

turístico El Vergel, el cual es paralelo al río Rodeo, tributario del río Torotoro, en donde se ubica dicho atractivo turístico (Figura 1.3).

La localidad de Torotoro se ubica al final de la Ruta F-7 desde Cochabamba, la cual continúa en una nueva carretera en el tramo Tarata-Anzaldo-Río Caine. Por esta carretera (en actual proceso de pavimentación), se recorren 108 km hasta llegar al desvío empedrado que lleva al sector turístico El Vergel. Desde este desvío, se recorren 1,3 km en vehículo y luego 200 m a pie por el sendero delimitado hasta llegar al yacimiento situado tres metros al costado izquierdo del camino (Figura 1.4; 1.5). El yacimiento se denomina “Camino El Vergel” por sus mismas características de acceso (Figura 1.2).

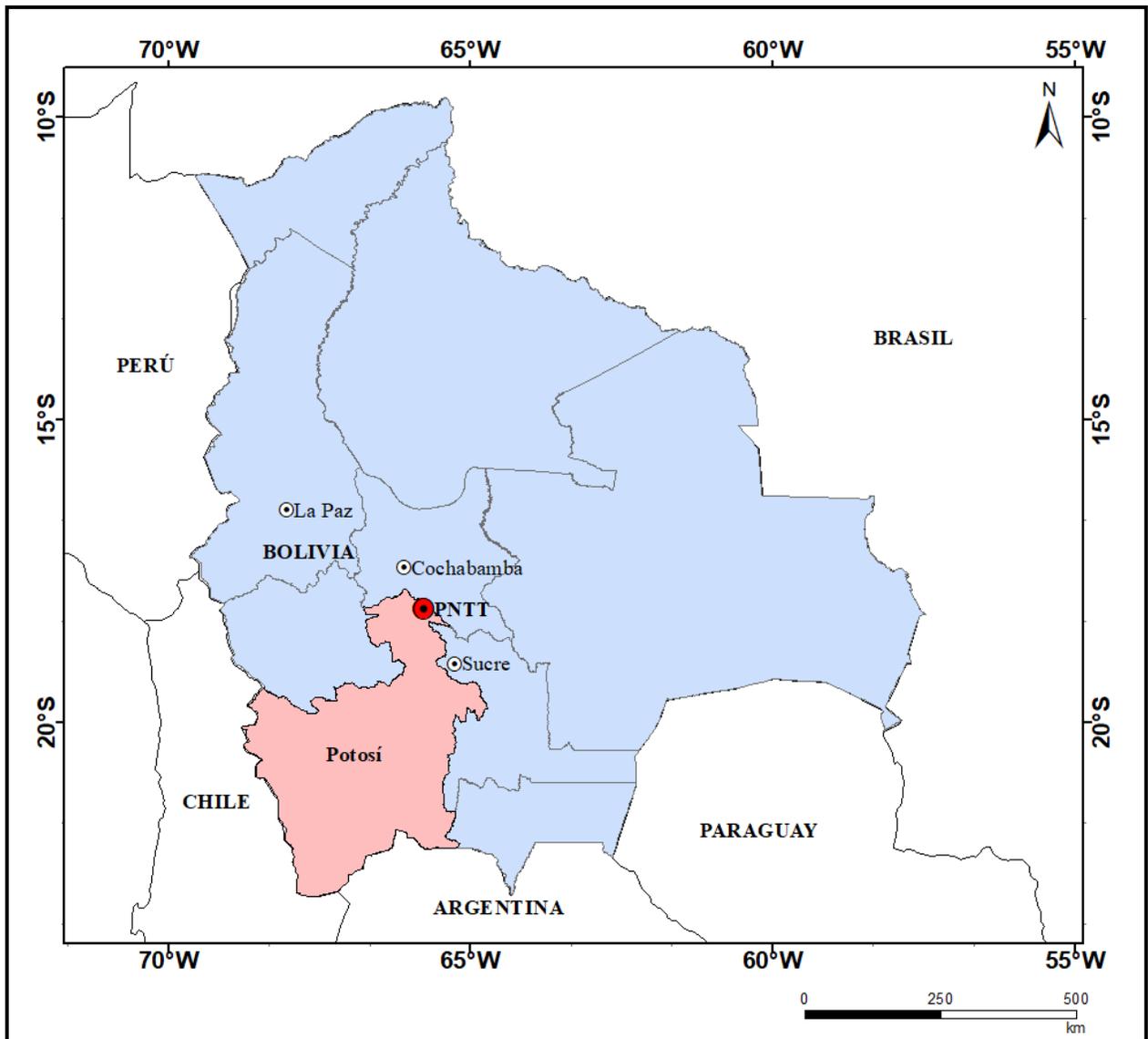


Figura 1.1 Mapa de ubicación al área de estudio a escala regional.

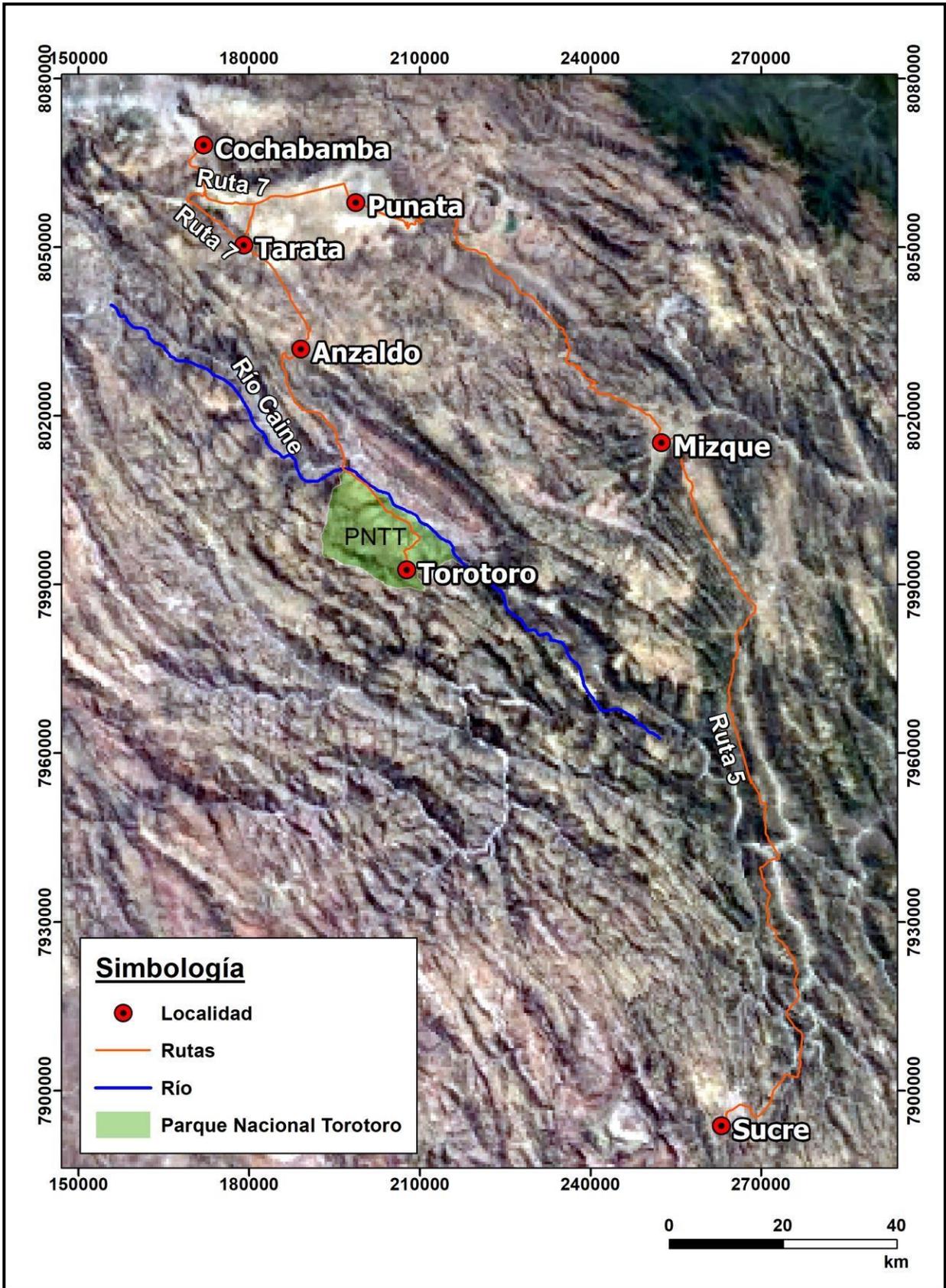


Figura 1.2 Mapa satelital de ubicación y acceso al área de estudio a escala local.



Figura 1.3 Parque Nacional Torotoro, Departamento de Potosí, Bolivia. Localidad de Torotoro delimitada en negro. Yacimiento Camino El Vergel en punto rojo.



Figura 1.4. Vista desde el norte hacia el yacimiento Camino El Vergel ubicándose en el camino homónimo. Capa portadora de huellas situada a la derecha del camino demarcada en rojo. Escala humana 1,7 m.

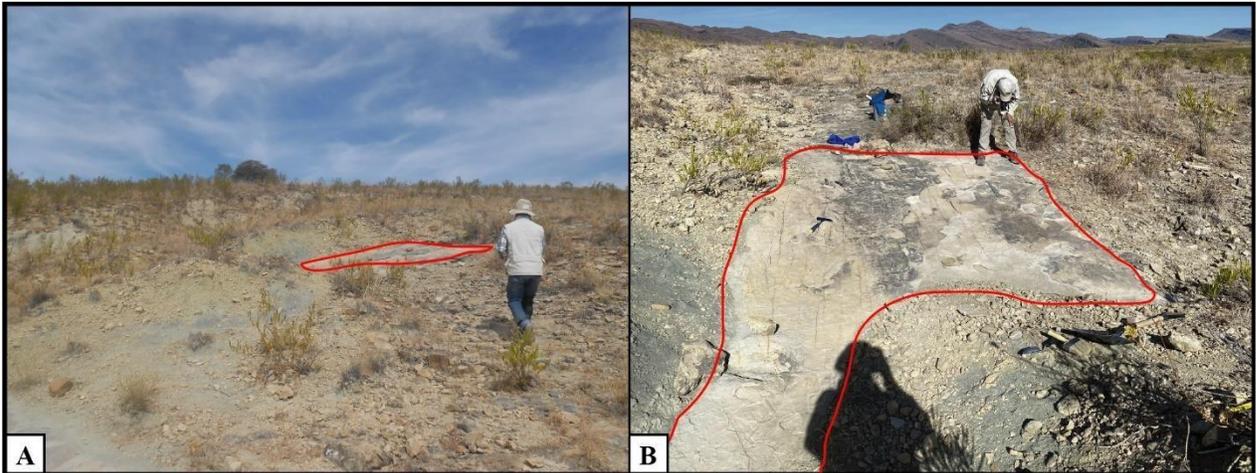


Figura. 1.5. Yacimiento delimitado en rojo. A) Vista desde el Camino El Vergel directamente al yacimiento en estudio. Escala humana 1,6 m. B) Yacimiento Camino Vergel. Escala humana 1,2 m.

2. MARCO GEOLÓGICO

2.1 Geología regional

El área de estudio se sitúa hacia el este del dominio de la Cordillera Oriental de los Andes Centrales Bolivianos (18°S). Dicho dominio está cubierto por unidades estratigráficas pertenecientes a la zona central de la paleocuenca Andina, la cual se extiende desde los 10° a los 30° latitud sur, abarcando el sur de Perú, Bolivia y el noroeste de Argentina (Camoin *et al.*, 1997; Dias, 2021). En un contexto tectónico-estructural, esta zona está actualmente caracterizada por una faja corrida y plegada de orientación NW-SE paralela al margen andino principal, dominada por sistemas de fallas inversas de extensión regional vergentes al este. Este estilo de deformación tectónica responde a sucesivas etapas compresivas de la corteza continental en contra de la placa de Nazca a partir del Cretácico Superior hasta el Pleistoceno, las cuales desencadenaron el alzamiento tanto del orógeno andino actual como la deformación de la extensa cuenca de antepaís (paleocuenca Andina), en la que se depositaron las unidades de este estudio (Horton, 2018; McQuarrie *et al.*, 2005; Sempere, 1995; Sempere *et al.*, 1997).

Estratigráficamente, la cuenca de Potosí exhibe un registro significativo de las unidades del Fanerozoico, las cuales están separadas por dos megasecuencias deposicionales. La primera, consiste en potentes unidades marinas transgresivas paleozoicas entre 100 y 2000 m pertenecientes al Devónico-Pérmico, compuestas de alternancias de areniscas y lutitas fosilíferas. Esta megasecuencia se delimita por una discontinuidad en el techo y está cubierta por depósitos continentales del Cretácico Superior-Paleoceno de >1000 m de espesor, consistentes en las formaciones del Grupo Puca Superior, las cuales se depositaron dentro de un contexto de cuenca de antepaís respecto del margen Pacífico (Sempere *et al.*, 1988; Camoin *et al.*, 1997). En orden estratigráfico estas formaciones son: Aroifilla (Turoniano-Coniaciano), Chaunaca (Santoniano-Campaniano), El Molino (Maastrichtiano-Daniano) y Santa Lucía (Daniano-Selandiano) (Lohmann y Branisa, 1962; Sempere *et al.*, 1995, 1997).

Los sedimentos de las formaciones Aroifilla y Chaunaca están representados como depósitos evaporíticos con intercalaciones carbonatadas, mientras que su unidad equivalente hacia el este, la Formación Torotoro, se caracteriza por depósitos siliciclásticos propios de sistemas fluviales y de llanuras aluviales con desarrollo de paleosuelos (Sempere *et al.*, 1997; Deconinck *et al.*, 2000). La

Formación El Molino está representada por una sucesión principalmente carbonatada en su miembro inferior, sucedida por intercalaciones de limolitas y margas en el miembro medio y por una sucesión de rocas carbonatadas con intercalaciones siliciclásticas y evaporíticas en el miembro superior (Camoin *et al.*, 1991; Sempere *et al.*, 1997; Deconinck *et al.*, 2000). El ambiente sedimentario de esta formación se atribuye a entornos marginales lacustres con incursiones marinas someras, además de la presencia de lagunas salinas efímeras hacia el continente junto a llanuras aluviales desarrolladas en climas húmedos. Por último, la Formación Santa Lucía se caracteriza principalmente por intercalaciones de limolitas portadoras de algas carófitas con niveles evaporíticos de yeso y escasas rocas carbonatadas. Se le atribuye un ambiente de sedimentación continental lacustre a aluvial en condiciones paleoclimáticas áridas e hipersalinas (Camoin *et al.*, 1997; Sempere *et al.*, 1997).

2.2 Geología local

El área de estudio se sitúa en estratos subhorizontales concordantes y continuos a lo ancho del sinclinal de Torotoro y que representan parte de su núcleo. El sinclinal posee una forma elongada y de orientación NW-SE, y se identifica fácilmente por elevaciones topográficas de capas que mantean desde $\sim 80^\circ$ en sus flancos (subvertical) hasta niveles subhorizontales ($\sim 10^\circ$ de manteo) en el valle (Figura 1.3; 2.1). Este valle posee 16,5 km de largo siguiendo el eje axial del pliegue por 2,5 km de ancho. Por otro lado, sus rasgos geomorfológicos evidencian el desarrollo de procesos fluviales y aluviales, caracterizados por varias quebradas perpendiculares a la orientación del valle que tributan a los ríos principales y que además generan abanicos y llanuras aluviales que constituyen gran parte del área del mismo. Los ríos principales son el Rodeo, Cóndor Mayu y Torotoro, los cuales desarrollan cañones de varias decenas de metros de altura. En el valle aflora principalmente la Formación El Molino y la Formación Santa Lucía (Figura 2.1).

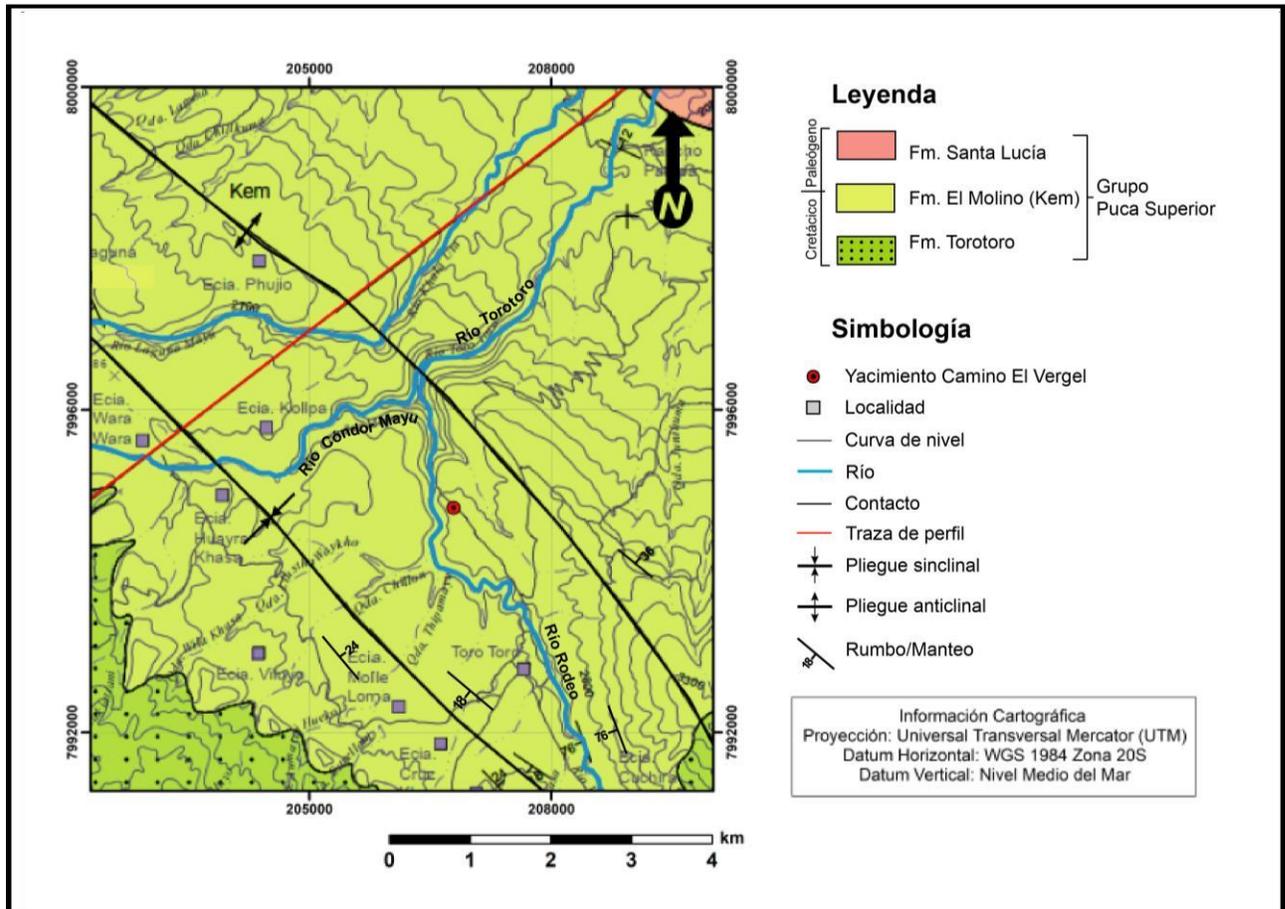


Figura 2.1 Mapa geológico local. Sinclinal de Torotoro. Escala 1:60000. Información recopilada y modificada de Hoja San Pedro de Buena Vista, SERGEOMIN (2018).

2.2.1 Formación El Molino

Esta unidad es la que contiene al yacimiento descrito en este estudio y se divide en 3 miembros (Sempere *et al.*, 1997) según sus características litológicas. El miembro inferior se compone principalmente de calizas *packstone* a *grainstone* oolíticas y bioclásticas, areniscas dolomíticas en la base y margas/lutitas. Además, presenta capas intercaladas continuas de estromatolitos, grietas de desecación y niveles con huellas de dinosaurio (Leonardi, 1984, 1989; Meyer *et al.*, 2021; Esperante *et al.*, 2023; Sempere *et al.*, 1997; Deconinck *et al.*, 2000). Estas facies pudieron formarse bajo un contexto transgresivo somero de aguas marinas salobres, lo cual se sustenta por contenido fósil estrictamente marino como restos de dientes de peces seláceos (*Sclerorhynchidae*; *Dasyatidae*), dinoflagelados (*Thoracosphaera*) y foraminíferos bentónicos (*Miliolidae*), así como microfósiles indicativos de ambientes acuáticos continentales como algas carófitas y ostrácodos

Gayet *et al.*, 1993; Dias, 2021; Sempere *et al.*, 1997). No obstante, existen sólidas evidencias palinológicas, isotópicas y faunísticas que indican una asociación de facies relacionada a grandes episodios exclusivamente lacustres en una cuenca hidrológicamente cerrada y controlada por el clima (Rouchy *et al.*, 1993; Camoin *et al.*, 1997). En consideración del debate persistente entre dichas interpretaciones ambientales, se obtiene un consenso que apunta a un ambiente acuático somero con variaciones del nivel del agua para el miembro inferior de la Formación El Molino. El yacimiento a describir se ubica estratigráficamente en la parte superior de dicho miembro.

3. METODOLOGÍA

3.1 Pre-terreno

El estudio inicial de este yacimiento de huellas de ave en el Parque Nacional Torotoro fue realizado en los meses de julio y agosto del 2022 a partir de la información obtenida del Dr. Raúl Esperante del GRI (Geoscience Research Institute), quien previamente había recibido notificación de su existencia de parte del guía turístico del PNTT Don José Pérez Calahuma. A partir de este hallazgo se llevó a cabo una compilación bibliográfica sobre la preservación de huellas de aves en el registro geológico, con el propósito de refinar los métodos de descripción morfológica, anatómica, definir las condiciones de formación, preservación y clasificación icnotaxonómica.

3.2 Trabajo en terreno

Esta etapa se dividió en dos expediciones: julio y agosto de 2022 y abril y mayo de 2023, las cuales se llevaron a cabo en el marco de un estudio multidisciplinario de varios yacimientos con huellas de dinosaurios ubicados en el Parque Nacional Torotoro, Bolivia. Considerando ambas campañas, se dedicaron un total de seis días a la observación y caracterización del yacimiento de huellas de aves, siguiendo la metodología propuesta por Leonardi (1987) para huellas de vertebrados en general, junto con algunas modificaciones específicas para la medición de los parámetros morfológicos de las huellas de aves (Figura 3.1).

En una primera instancia, se midió el área de estudio y se constató la presencia de huellas de aves y de dinosaurios según los criterios establecidos por Lockley (1992). Posteriormente, se removió una parte de sedimento adyacente y se tomaron fotografías de alta calidad de todo el yacimiento utilizando una cámara Canon 7D Mark II con lentes Canon EF 24-70mm, superponiendo cada una de ellas en un 30%. Luego, se cuantificaron tanto la cantidad total de icnitas preservadas y su densidad. Para lograrlo, se realizaron impresiones en láminas de acetato transparente, dividiendo el yacimiento en 3 áreas: A, B y C. Los parámetros de medición se ilustran en la Figura 3.1 basados en sus dimensiones físicas y se obtuvieron de la siguiente forma:

-Longitud dígitos I-II-IV: Distancia entre el punto de intersección de los ejes de cada impresión de dígito en la zona proximal hasta el extremo distal de cada impresión del respectivo dígito.

-Ancho total de la huella (FW): Distancia entre el extremo distal de la impresión del dígito II hasta el extremo distal de la impresión del dígito IV.

-Longitud de la huella (FL): Distancia entre el extremo proximal de la huella (impresión del talón) hasta el extremo distal del dígito III. Esta distancia también aplica como la longitud de dicho dígito. En caso de ausencia de la impresión del talón, se consideró la proyección de la intersección de los ejes longitudinales de las impresiones de los dígitos anteriores (II, III y IV).

-Longitud total de la huella (F'L): Distancia medida paralelamente al eje de la impresión del dígito III entre el extremo proximal de la impresión del dígito I y el extremo distal del dígito III.

-Ángulos de divergencia interdigital (II-III), (III-IV), (II-IV), (I-III), (I-IV): Ángulo $<180^\circ$ formado por la intersección de los dos ejes longitudinales de la impresión de cada dígito correspondiente.

-Cociente FL/FW: Relación medida entre la longitud de la huella (sin considerar dígito I) y su ancho total.

-Cociente F'L/FW: Relación medida entre la longitud total de la huella (+ dígito I) y su ancho total.

Asimismo, se efectuó una detallada evaluación del grado de preservación, la identificación de estructuras post-deposicionales y la cuantificación de los rastros observables. Un 'rastro' se define en adelante como una serie de sucesivas huellas de un animal en movimiento (Leonardi, 1987). Este último análisis comprendió la medición de parámetros como el paso, la zancada, la orientación y el ángulo de paso (Figura 3.1). Para llevar a cabo estas mediciones, se empleó un calibrador digital para la toma de medidas de longitud y un medidor digital para registrar los ángulos interdigitales.

Adicionalmente, se obtuvieron fotografías aéreas del área circundante al yacimiento utilizando un dron. Además, se trazaron contactos litológicos entre las capas del área usando un dispositivo GPS móvil marca GARMIN. Por último, se elaboró una sección estratigráfica del área y se complementó con la extracción de cinco muestras de roca, siendo cada una de ellas correspondiente a un tramo de dicha sección.

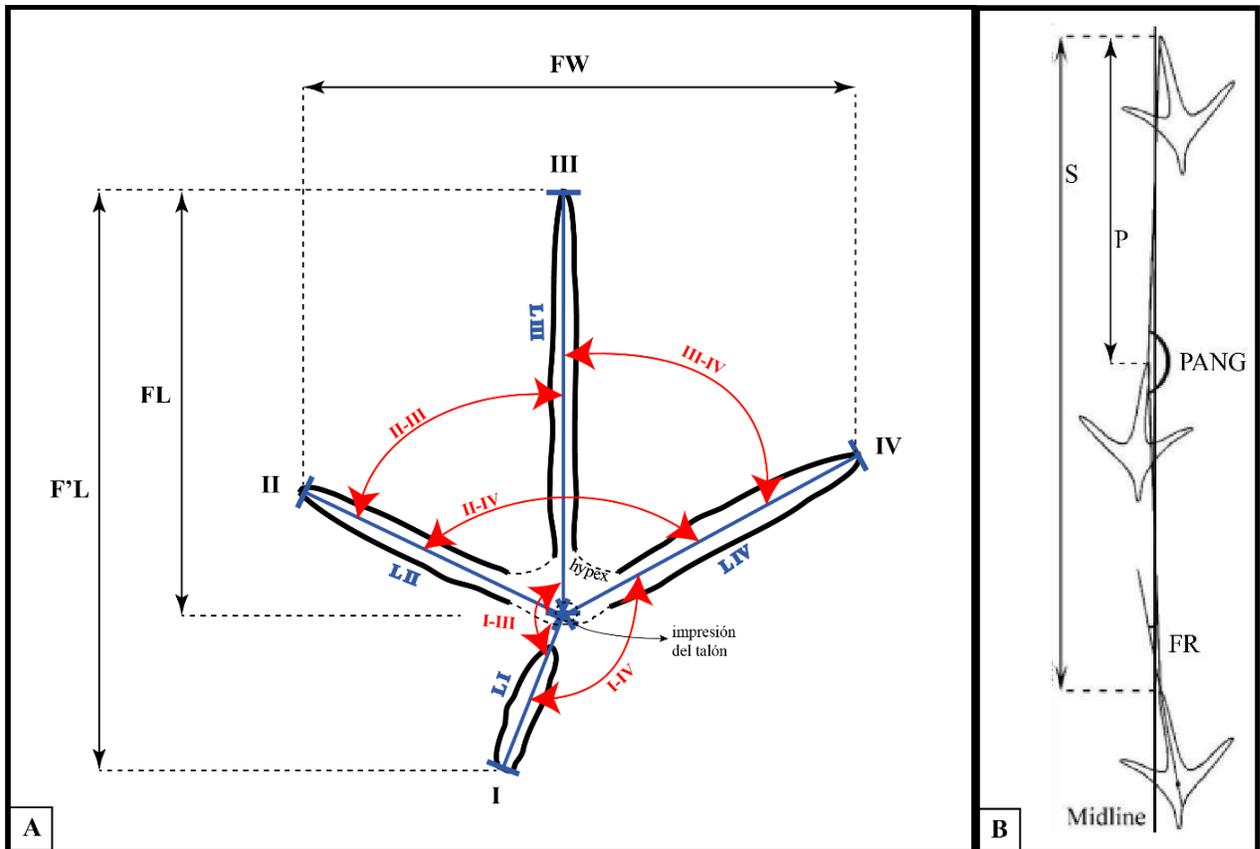


Figura 3.1. Esquema idealizado de la impresión del autópodo de un ave y sus parámetros morfológicos de medición. Autópodo se define en los vertebrados como la zona distal articulada de una de sus extremidades. A) Parámetros de cada huella individual B) Parámetros medibles para rastros identificados: P = paso, S = zancada, PANG = ángulo de paso, FR = rotación de la huella. Modificado y extraído de Leonardi (1987) y de Valais (2017), respectivamente.

3.3 Gabinete

El trabajo de gabinete se llevó a cabo entre los meses de julio y septiembre de 2023, incluyendo tres semanas de estadía en el Geoscience Research Institute, Loma Linda, California, EE. UU, en las que se llevó a cabo el análisis estadístico y corrección digital de los datos tomados en terreno, así como el análisis petrográfico de muestras de roca. Previamente se traspasaron los datos contenidos en libretas de terreno a hojas de cálculo en Excel con los siguientes encabezados por columna:

Tabla 1. Parámetros morfológicos de las huellas de aves.

Longitudes de c/dígito				Dimensiones totales			Cocientes		Ángulos				
I	II	III	IV	largo (FL)	largo total (F'L)	ancho (FW)	FL/FW	F'L/FW	α II-III	α III-IV	α II-IV	α I-III	α I-IV

Con las fotografías obtenidas se creó un mosaico del yacimiento completo usando el software PTGui Pro (v.12.21) (Figura 3.4). Sobre la base de esta fotografía compuesta se creó y se escaló un modelo de fotogrametría usando el software MetaShape (v 1.7.5) y que fue posteriormente importado en Meshlab (v. 2022.02) para rotar la imagen en un plano XY. A partir de este modelo se crearon 5 mapas de profundidad en falso color (Figura 3.5; Anexo 3) más sus correspondientes escalas gráficas mediante el software ParaView (v.5.10.0). Se identificó cada huella de ave en un mapa de profundidad de falso color a partir del calco de cada impresión enumerada en la lámina de acetato (Figura 3.2). Posteriormente, se proyectaron estos mapas de falso color en una pantalla grande y se reconocieron nuevas huellas y trazas no vistas en terreno. Además, se analizaron y corrigieron las dimensiones físicas de cada huella de manera digital mediante el software ImageJ (v. 1.54) (Figura 3.3). Cada huella fue enumerada según el sector en el que se encontró del yacimiento (ej: A30; B24). Estos datos ratificados (ver Anexo 1) fueron sometidos a un análisis morfométrico de estadística multivariable usando el software PAST (Palaeontological Statistics; v.4.13), a partir del cual se comprobó la clasificación y descripción morfológica cualitativa en base a los grupos generados entre los parámetros establecidos. Estos análisis son el discriminante lineal (LDA), análisis de variables canónicas (CVA) y el análisis multivariable de varianza (MANOVA). Las huellas consideradas para dicho análisis tienen un grado de preservación de su morfología entre 1,5 - 2,5, según la definición propuesta por Marchetti et al. (2019) respecto a la calidad de preservación de huellas en tetrápodos. No se analizaron huellas con un grado de preservación < 1,5 según esta definición. Por último, se realizaron secciones delgadas para cada una de las rocas de la sección estratigráfica, lo cual se llevó a cabo en el Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Concepción y se analizaron posteriormente en un microscopio óptico modelo Olympus BX53 perteneciente al Earth & Biological Sciences Department de la Universidad de Loma Linda, California. Se establecieron cinco categorías o morfotipos de huellas en función de

sus características morfológicas (forma del molde, dimensiones, número de dígitos y ángulos interdigitales). Se seleccionaron huellas representativas o *huellas tipo* correspondientes a aquellas que mejor representan las características de cada morfotipo.

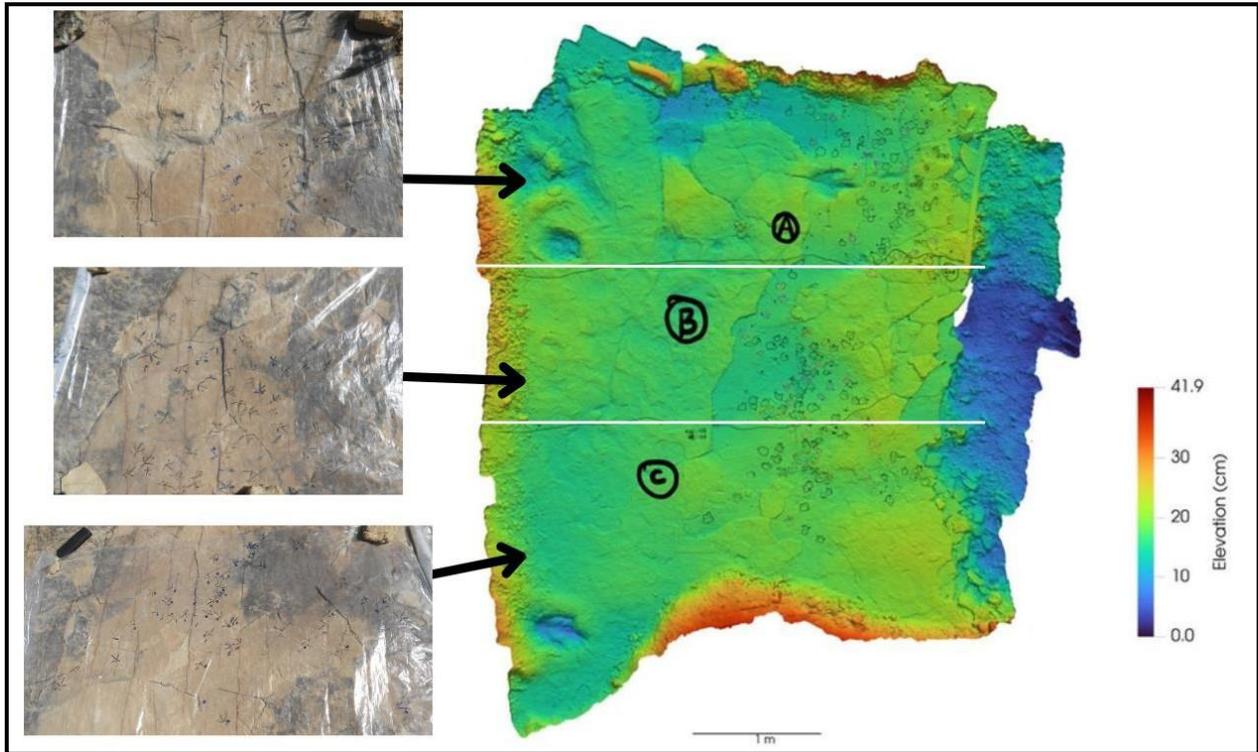


Figura 3.2 Identificación en mapa de profundidad en falso color de cada huella enumerada y calcada en su respectiva lámina de acetato según su sector de ubicación en el yacimiento.

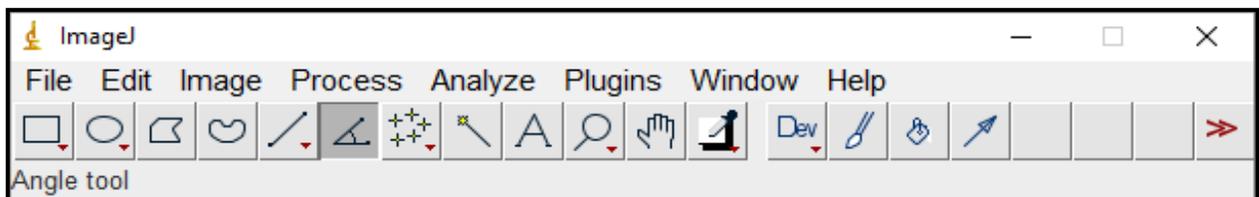


Figura 3.3. Interfaz del software Image J (v. 1.54).



Figura 3.4. Fotografía compuesta del yacimiento. Escala de 1 m.

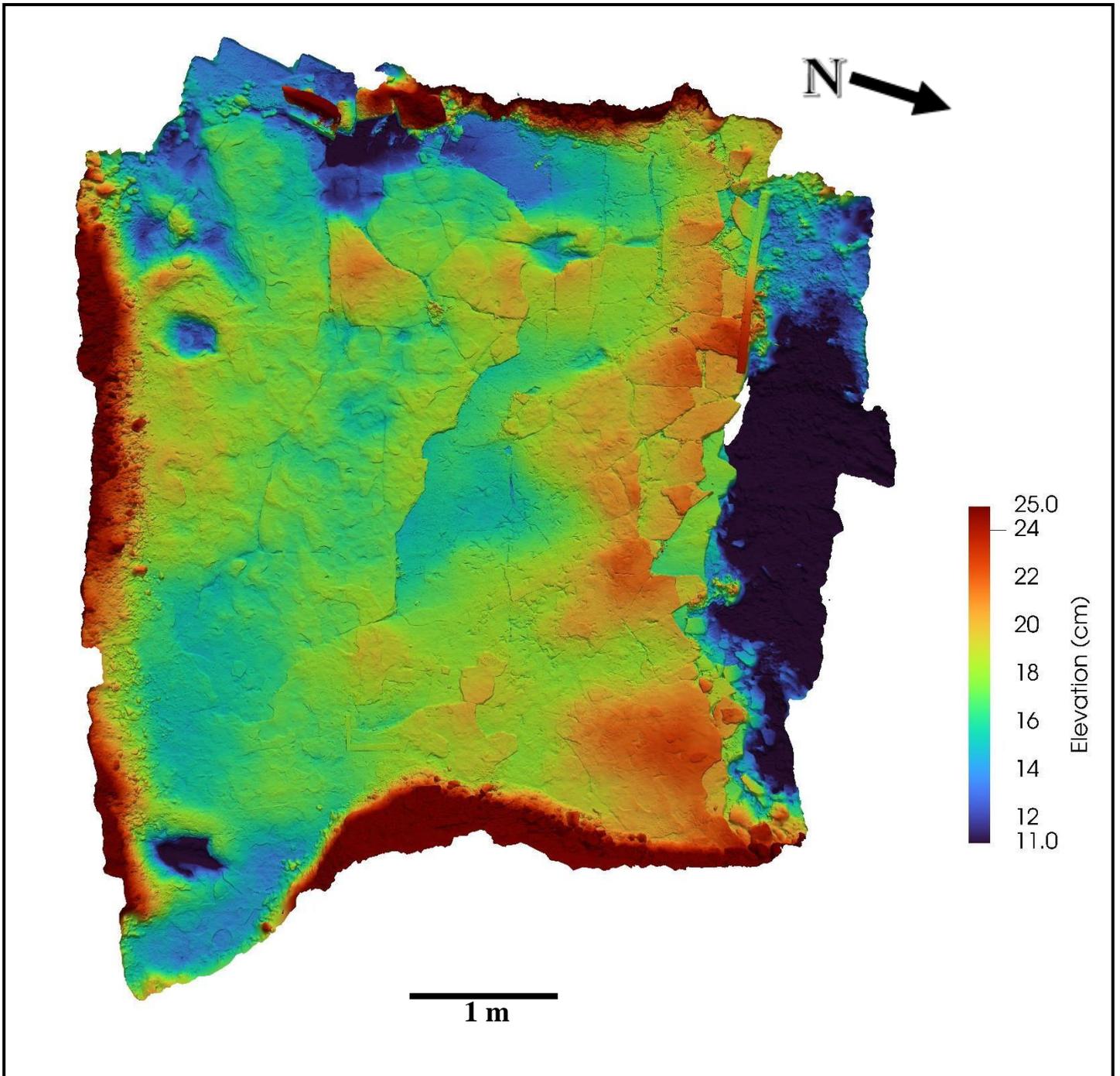


Figura 3.5. Mapa principal de profundidad en falso color obtenido a partir del modelo fotogramétrico. Escala de 1m.

4. RESULTADOS

4.1 Estratigrafía del yacimiento Camino El Vergel

La capa que contiene las huellas de aves estudiadas se ubica en la parte superior del miembro inferior de la Formación El Molino, caracterizado por estratos tabulares de calizas oolíticas y bioclásticas intercaladas con areniscas blanquecinas y arcillolitas/margas verdes a grises. La sección estratigráfica a nivel local del área de estudio se describe a continuación de base a techo (Figura 4.1):

Tramo 1 (0,0 m – 0,5 m): Calizas *grainstone* de ostrácodos y oolitos de color grisáceo claro, con laminación paralela hacia techo y gradación inversa.

Tramo 2 (0,5 m – 1,0 m): Areniscas limosas de color gris blanquecino con matriz calcárea. Presentan estratificación cruzada en artesa de bajo ángulo y nódulos diagenéticos. Son relativamente deleznales y posee concentraciones de ostrácodos y escasos oolitos.

Tramo 3 (1,0 m – 1,17 m): Areniscas calcáreas de grano medio a fino y de color blanquecino, masivas, con escasos oolitos. Contiene huellas de aves, huellas de dinosaurios y grietas de desecación. Bajo las areniscas hay un nivel de arcillas de pocos centímetros de espesor.

Tramo 4 (1,17 m – 1,75 m): Arcillolitas/margas masivas verdes deleznales.

Tramo 5 (1,75 m – 1,95 m): Arenisca cuarcífera masiva de grano medio a fino.

Tramo 6 (1,95 m – 2,70 m): Arcillolitas/margas masivas verdes deleznales.

Tramo 7 (2,70 m – 2,90 m): Calizas *grainstone* decimétricas de ostrácodos con estratificación cruzada en artesa en bajo ángulo y meteorizadas a un color anaranjado.

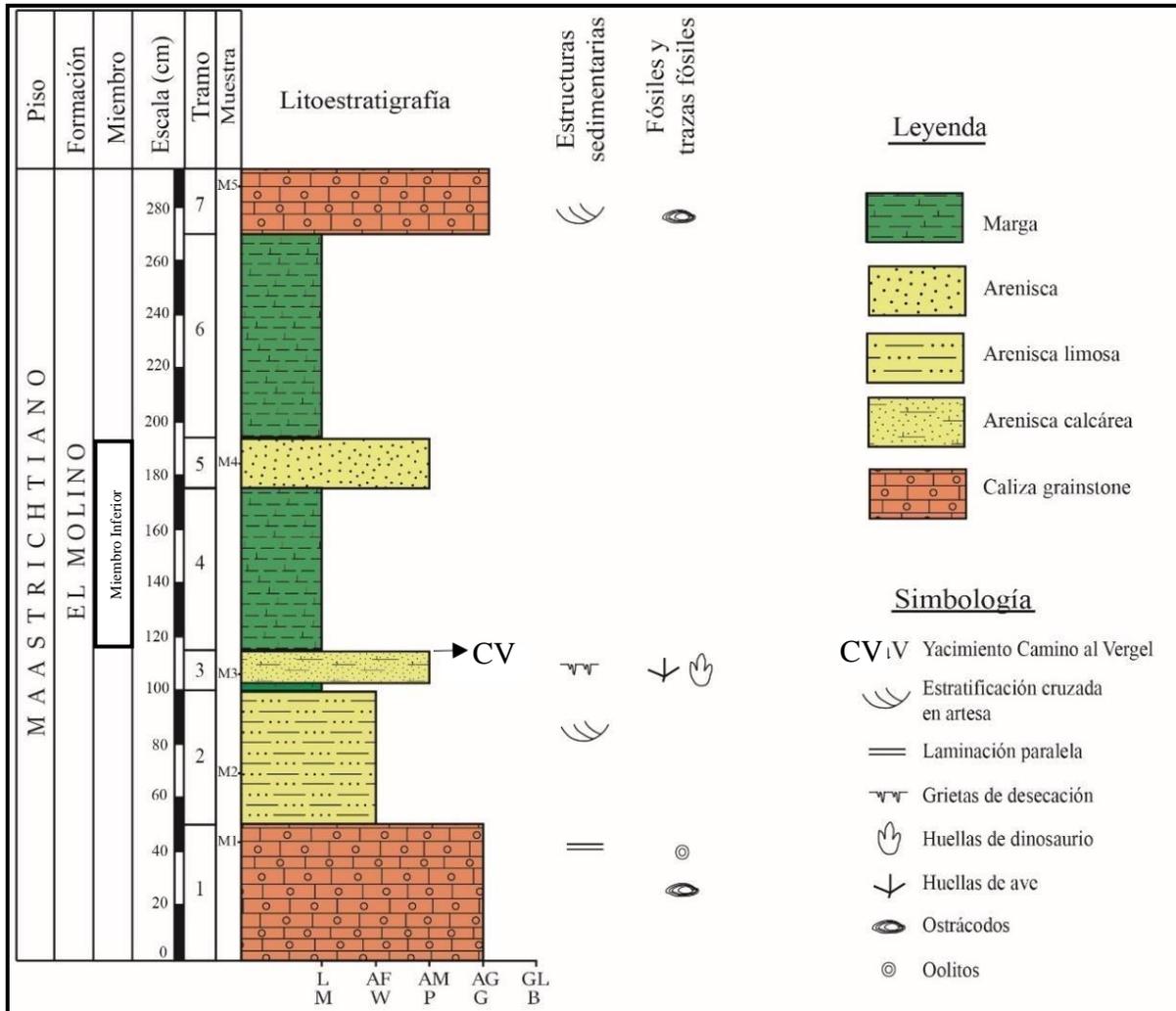


Figura 4.1. Sección estratigráfica local del yacimiento Camino El Vergel.

Las facies de esta sección (Figura 4.1) se caracterizan por presentar estratificación cruzada en artesa de bajo ángulo y laminación paralela en los estratos de mayor tamaño de grano (calizas y areniscas), mientras que hacia el techo de la columna se presentan potencias mayores de margas/arcillolitas masivas. Estos rasgos representan un ciclo de carácter granodecreciente con una potencia variable en sus capas, lo cual se repite en estratos superiores pero que están fuera del enfoque de este estudio. Este ciclo se conforma por un contacto neto en la base, a partir del cual se observan facies decimétricas de calizas bioclásticas de oolitos u ostrácodos (*packstone/grainstone*) seguidas de una alternancia centimétrica a decimétrica de areniscas finas y medias con arcillolitas/margas.

El yacimiento Camino El Vergel consiste en la capa expuesta de arenisca calcárea correspondiente al tramo 3 de la sección descrita anteriormente (Figura 4.1). Su área expuesta es de 8 m² y se encuentra basculada levemente en una orientación N64°W/15°NE. Dicha capa está dividida en

cuatro laminaciones continuas que conforman cuatro niveles: TB23.1; TB23.2; TB23.3 y TB23.4 (Figura 4.2). El yacimiento está expuesto a un alto grado de meteorización, el cual se refleja en la presencia de diaclasas paralelas entre sí y el cambio recurrente de coloración de la superficie expuesta (Anexo 4). En específico, el segundo nivel (TB23.2), de ~6 cm de espesor, se expone claramente hacia la parte superior del yacimiento (Anexo 1. A) y porta un total de 44 huellas de aves. El tercer nivel (TB23.3) es de ~5 cm de espesor, posee un color que varía entre beige-gris oscuro en su superficie y es el que porta la mayor cantidad de las huellas de aves descubiertas y descritas en este estudio ($n = 138$), además de contener grietas de desecación y posibles marcas de picoteo que serán discutidas posteriormente. El nivel superior (TB23.4) tiene un espesor aproximado de 2,5 cm, el cual tiende a variar debido a la alta meteorización a la que se expone, ya que es el nivel superior de la capa y el que cubre la mayor parte del área expuesta en el yacimiento. Este nivel es el único que porta huellas de dinosaurios, las cuales son tridáctilas, profundas, con bordes de expulsión y sin estar asociadas a huellas de aves o marcas de picoteo. No se observaron intercalaciones de otras litologías entre los niveles laminados del yacimiento (TB23.1 – 4). Para mayor claridad, la visualización en planta y a detalle de los niveles que conforman el yacimiento se ubica en el Anexo 4 presentado en tres áreas en las que se dividió y que son adyacentes entre sí.

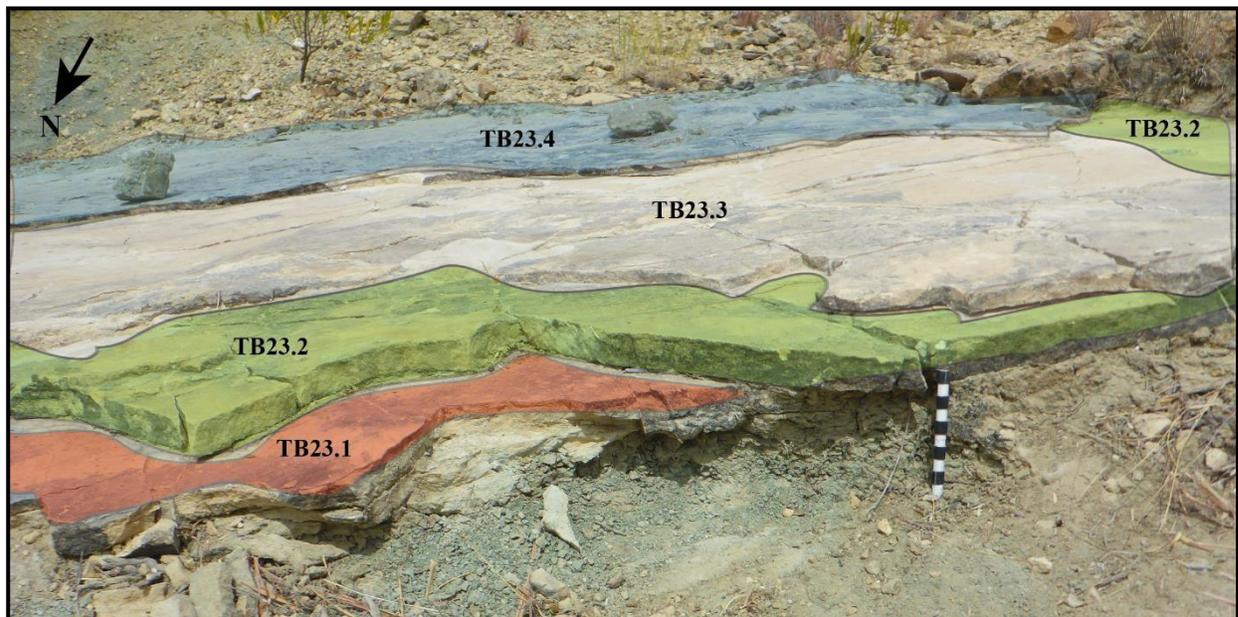


Figura 4.2 Yacimiento Camino El Vergel. Se divide en cuatro niveles *in situ*: TB23.1 no preserva huellas observables. TB23.2 y TB23.3 son portadores de huellas de ave y TB23.4 es portador de huellas de dinosaurio.

4.2 Icnología sistemática y comparativa

En primer lugar, las huellas fósiles de vertebrados se definen como impresiones de los autópodos de dichos organismos en las rocas. A su vez, el autópedo en los vertebrados se define como la zona distal de la extremidad del organismo que se conforma por la articulación de sus dedos (*i.e.*, manos, pies o patas). En el presente estudio se describen las huellas encontradas según los parámetros diagnósticos más significativos para huellas de aves mesozoicas y cenozoicas (Lockley et al., 1992; Melchor et al., 2002; Falk et al., 2011): tamaño pequeño (< 10 cm), huellas más anchas que largas ($FL/FW < 1$; sin considerar el hallux), amplia divergencia total ($> 90^\circ$), dígitos estrechos y generalmente rectos, además de su evidente similitud con las huellas de aves modernas (Lockley & Harris., 2010). En contraste, las huellas identificadas en el lugar de estudio como producidas por dinosaurios terópodos se caracterizan por impresiones profundas, ausencia absoluta del dígito I (hallux), huellas más largas que anchas ($FL/FW > 1$) y una divergencia total baja ($< 60^\circ$). Un factor a considerar en la clasificación y descripción morfológica de las huellas tanto de aves como de dinosaurios en el yacimiento estudiado es la falta de procesamiento de fotografías y modelos fotogramétricos a una menor escala, que son útiles para dilucidar los sectores con impresiones confusas y para caracterizar detalladamente los rastros identificados, con el fin de aproximarse a una asignación icnotaxonómica más precisa.

4.2.1 Huellas de ave

En los dos niveles portadores de icnitas de aves (Figura 4.2; TB23.2-TB23.3) se describen un total de 182 huellas, siendo la mayoría de ellas agrupadas en cinco morfotipos diferentes, los cuales reciben una tentativa asignación icnotaxonómica. Por otro lado, hay zonas con una alta densidad de impresiones de alguna parte del autópedo, pero que están incompletas (falta uno o más dígitos anteriores), erosionadas y/o sobreimpresas (Anexo 4.2; 4.3). Estas condiciones impidieron realizar mediciones precisas en estas zonas, así como también se limitó la obtención de una muestra más grande de rastros. Se contabilizaron 40 huellas de este tipo, las cuales están concentradas en su mayoría en el nivel TB23.3 del área C del yacimiento, el cual se encuentra con un mayor grado de meteorización. Considerando esta cantidad de huellas incompletas y/o mal preservadas, el número total de huellas encontradas asciende a ~225. En términos generales, las morfologías agrupadas

poseen una fuerte afinidad entre sus parámetros angulares, lo que no es así respecto de sus parámetros lineales, los cuales tienden a variar sobre un 20% en cuanto a su coeficiente de variación, lo cual se condice con la notable diferencia de la profundidad relativa entre algunas impresiones de huellas de ave, independientemente del morfotipo asignado. Un caso particular de esta alta variabilidad es el parámetro de los anchos de cada dígito. Estos fueron medidos en todas las huellas, pero no se incluyeron en el análisis morfológico y morfométrico posterior debido a la gran variación de sus valores, lo cual puede deberse a distintos factores que serán discutidos más adelante. Se describió cada huella por separado y se sintetizaron sus características en una descripción detallada de cada morfotipo. En adelante, se define la siguiente coloración para cada uno de ellos: Morfotipo I; AZUL: Morfotipo II; NARANJA: Morfotipo III; ROSA: Morfotipo IV y AMARILLO: Morfotipo V.

Morfotipo I

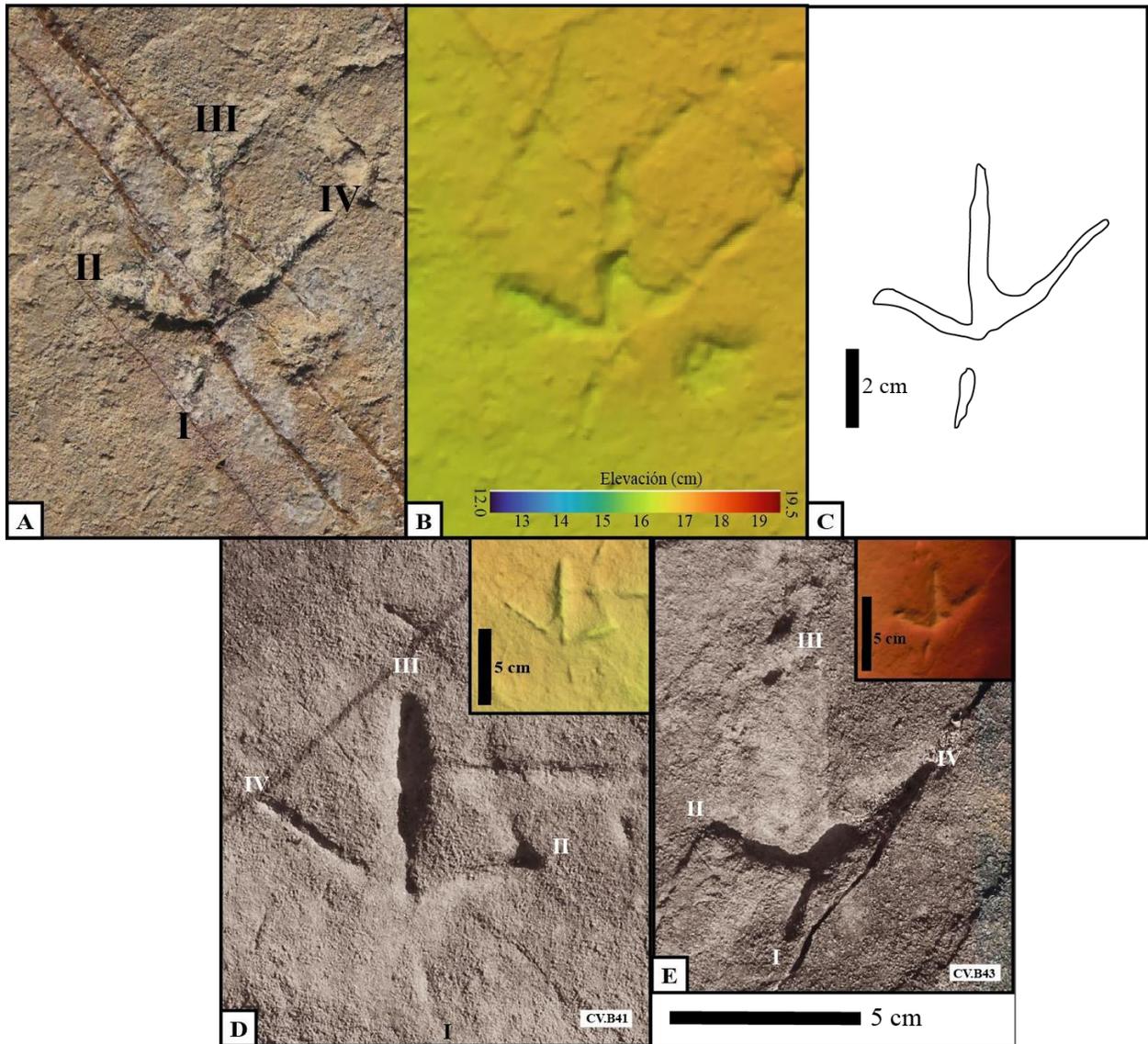


Figura. 4.3. Huellas tetradáctilas del Morfotipo I. *Huella tipo* CV23.B4. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) y E) Huellas representativas con respectiva imagen de fotogrametría y escala. De izquierda a derecha: CV23.B47 y CV23.B41.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo I: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación.

Parámetro (mm) N = 85	LI	LII	LIII (FL)	LIV	FW	F'L	II-III	III-IV	II-IV	I-III	I-IV	FL/FW	FL'T/FW
promedio	18,1	33,0	44,7	35,0	63,7	60,6	61,8	60,6	121,5	158,2	131,6	0,71	1,05
min	5,1	18,2	22,5	11,1	35,4	22,5	40,3	22,1	95	129,3	100	0,51	0,74
max	31	48,8	61,7	48,26	86,4	92,5	85,3	87,8	146,3	179,2	167,1	1,10	1,51
σ	6,9	6,8	7,4	7,1	10,6	14,1	9,4	12,2	12,6	11,7	13,4	0,1	0,2
C.V(%)	38	21	17	20	17	23	15	20	10	7	10	16	16

Material referido: 64 huellas tetradáctilas más 18 huellas tridáctilas preservadas como epi-relieve negativo (cóncavo) más una huella tetradáctila con relleno (CV.C40). Todas se distribuyen en los niveles TB23.2 y TB23.3.

Descripción: Huellas de tamaño mediano (promedio FL = 4,5 cm; FW = 6,4 cm) con una marcada morfología anisodáctila. Las impresiones de los dígitos laterales (II y IV) forman un ángulo de divergencia obtuso respecto del eje longitudinal del dígito III (109°- 135°; promedio 122°) y muestran una muy leve asimetría (promedio divergencia II-III = 62°; III-IV = 61°). El orden relativo de la longitud de los dígitos es I < II < IV < III; los dígitos anteriores (II, III y IV) son generalmente rectos y estrechos, carecen de impresiones de almohadillas de la falange y se encuentran generalmente conectados en la zona proximal de la huella. Entre los dígitos III y IV se distingue frecuentemente una membrana proximal respecto del hypex de los dígitos II y III. El hallux (dígito I) se preserva en la mayoría de las huellas con longitudes muy variables (C.V = 38%), siendo impresiones pequeñas en forma de coma, estrechas y más superficiales que las impresiones de los dígitos anteriores. El hallux se orienta posterior a posteriomedialmente (promedio divergencia I-IV = 131°) respecto del dígito III y se encuentra desconectado de la zona proximal de los dígitos anteriores (II, III y IV). Por otro lado, se observa ocasionalmente la impresión de la almohadilla metatarsal, la cual coincide con la intersección de los dígitos anteriores. Raramente se observan marcas de uña. Los rastros están compuestos por pasos cortos (12-15 cm), amplios ángulos de paso (160°- 170°) y ángulos de rotación de la huella levemente positivos.

Discusión: Las características distintivas de estas huellas son la presencia de dígitos rectos, amplio ángulo de divergencia total (promedio 121,5°), hallux pequeño orientado posteriomedialmente y una frecuente membrana proximal acotada al hypex de los dígitos III-IV (Figura 4.3). Estos rasgos son potencialmente correlacionables a icnotaxones con membranas proximales como: *Goseongornipes markjonesi* (Cretácico Inferior, Corea del Sur; Lockley *et al.*, 2006), *Ignotornis yangi* (Cretácico Inferior, Corea del Sur; Kim *et al.*, 2006), *Gyenongsangornipes lockleyi* (Cretácico Inferior, Corea del Sur; Kim *et al.*, 2013) (*Ignotornis mcconnelli* (Cretácico Superior, Canadá; Mehl., 1931), *Hwangsaniipes choughi* (Cretácico Superior, Corea del Sur; Yang *et al.*, 1995), *Sarjeantopodus semipalmatus* (Cretácico Superior, Wyoming; Lockley *et al.*, 2004), *Gruipedina dominguensis*. (Eoceno, Argentina; de Valais y Melchor., 2008) y *Aquatilavipes wallacei* (Oligoceno; Zonneveld *et al.*, 2011) (Figura 4.4). Las icnitas de este morfotipo poseen variaciones

menores en cuanto al tamaño del hallux, preservación de la membrana proximal y el ancho de cada dígito (Figura 4.3), lo cual también se refleja en los rastros asignados a este morfotipo (Figura 4.9), que preservan huellas tridáctilas muy estrechas y rectas, con una membrana escasamente desarrollada en la zona del hypex y con un bajo ángulo de divergencia total ($<100^\circ$). Por ende, es posible sugerir una clasificación icnotaxonómica únicamente al nivel de icnofamilia, en este caso a *Ignotornidae*, la cual se halla en todo el período Cretácico y agrupa los icnogéneros de *Goseongornipes-Ignotornis-Hwangsanipes* (Buckley *et al.*, 2015), los cuales se caracterizan en general por poseer amplios ángulos de divergencia, hallux bien desarrollado y casi en línea con la orientación del dígito IV (Kim *et al.*, 2006) y membranas proximales en distinto grado de desarrollo.

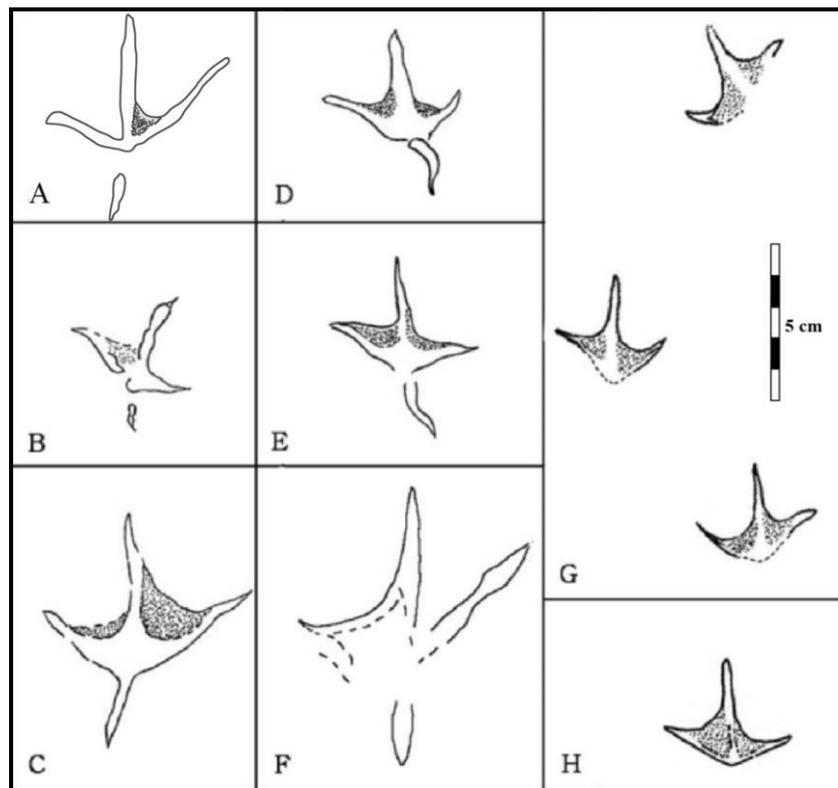


Figura. 4.4 Icnotaxones del Cretácico con membrana proximal similares al Morfotipo 1. A) Morfotipo 1. B) *Goseongornipes markonesi*. C) *Hwangsanipes choughi*. D) *Ignotornis mcconnelli*. E) *Ignotornis yangi* F) *Sarjeantopodus semipalmatus* G) y H) Holotipo y rastros de *Gyeongsangornipes*. (Modificado de Kim *et al.*, 2013).

Morfotipo II

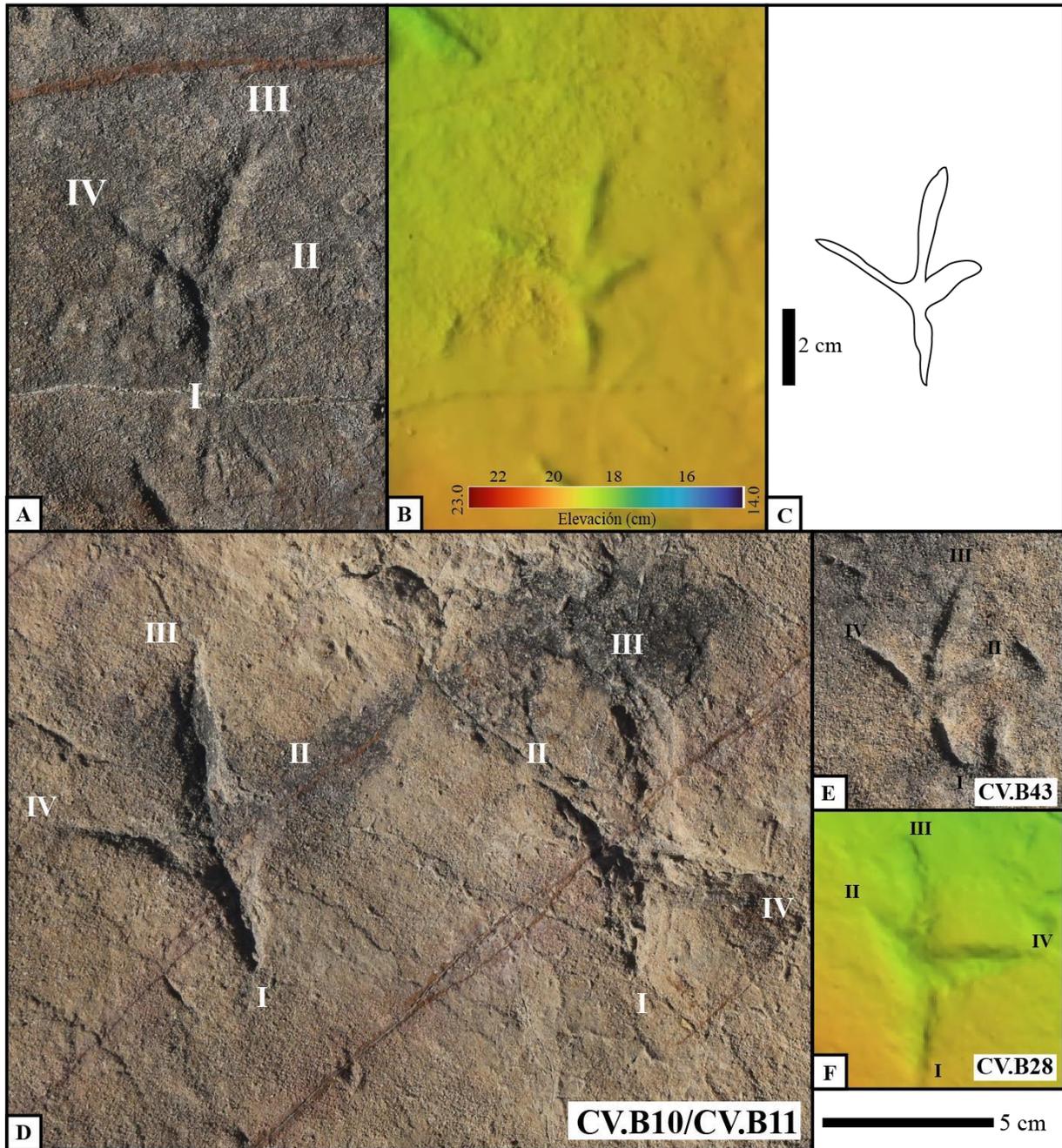


Figura. 4.5. Huellas tetradáctilas del Morfotipo II. *Huella tipo* CV.B50. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) Huellas representativas CV.B10 y CV.B11 que exhiben una posición de detención. E) Huella representativa CV.B43. F) Huella representativa CV.B28 en imagen fotogramétrica.

Tabla 3. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo II: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación.

Parámetro (mm) N= 38	LI	LII	LIII (FL)	LIV	FW	F'L	II-III	III-IV	II-IV	I-III	I-IV	FL/FW	FL'T/FW
promedio	22,6	26,3	41,9	31,3	51,4	68,1	44,3	70,7	112,8	154,54	121,50	0,82	1,35
mín	9,8	10,0	20,3	13,7	25	39,6	17,1	42,1	57,2	124,9	82,0	0,56	0,87
máx	39,5	42	71,3	54,7	72,8	106,7	72,6	96,7	151,4	180,0	158,5	1,13	1,98
σ	7,7	7,4	11,0	9,3	12,4	17,5	11,9	13,0	18,5	12,6	17,0	0,1	0,3
C.V.(%)	34	29	26	30	24	26	27	18	16	8	14	18	19

Material referido: 38 huellas tetradáctilas preservadas como epi-relieve negativo (cóncavo) distribuidas en los niveles TB23.2 y TB23.3.

Descripción: Huellas moderadamente grandes (promedio FL'T = 6,8 cm; FW = 5,1 cm), más largas que anchas (F'L/FW = 1,35) y forman un ángulo de divergencia entre 94° y 132° (promedio 113°). Su morfología es anisodáctila con una significativa asimetría respecto del eje del dígito III, reflejada en una diferencia de ~25° entre los ángulos interdigitales (promedio II-III = 44 °; promedio III-IV = 71°). El orden relativo de la longitud de los dígitos es I < II < IV < III. Los cuatro dígitos están conectados proximalmente; los dígitos anteriores son rectos y de un ancho variable que disminuye desde el centro hacia los extremos distales. El hallux (I) está bien desarrollado en todas las huellas, orientándose posterior a posteriomedialmente, sin estar alineado respecto del eje longitudinal del dígito III (promedio divergencia I-IV = 121,5°). Las huellas no exhiben marcas de uña ni almohadillas de la falange en sus dígitos. Exhiben una gran asimetría entre los ángulos interdigitales, con una diferencia de ~25° entre ellos (II-III = 44°; III-IV = 71°). Sus rastros poseen ángulos de paso cercanos a 110°, sus pasos son anchos y relativamente largos (promedio 28 cm) y generan una rotación variable respecto de la línea media del rastro; ocasionalmente en ellos se observa un comportamiento de detención (*standing*) (Figura 4.5, D).

Discusión: Estas huellas se caracterizan por ser asimétricas con un alto grado de mesaxonía (Lockley *et al.*, 2009), un valor elevado del cociente entre su longitud total y su ancho total respecto de los criterios generales para distinguir huellas de ave (Lockley *et al.*, 1992; promedio F'L/FW = 1,35) y un hallux prominente y conectado a las huellas orientadas en posición anterior (II, III y IV) (Figura 4.5). Los rastros muestran una rotación levemente positiva de las huellas y leves variaciones en la orientación de los dígitos laterales respecto del dígito III (Figura 4.9). El

icnogénero *Shandongornipes* (Cretácico Superior, China; Li *et al.*, 2005) es el único icnotaxón descubierto en registros del Mesozoico que comparte rasgos morfológicos similares con las huellas descritas para este morfotipo, no obstante, este preserva impresiones de almohadillas de la falange y de uñas curvas y largas, además de un amplio margen de diferencia en el ángulo de rotación del dígito II. Estas diferencias llevan a comparar estas huellas con icnotaxones más recientes, en donde su morfología se puede asignar aves con autópodos prensiles (*i.e.*, Ciconiiformes; Brown, 2003). Estas características se reflejan bien en el icnogénero *Ardeipeda* (Vyalov, 1965; Abassi *et al.*, 2021), que agrupa a diversos tamaños de huella muy similares a la morfología del Morfotipo II. Estos rasgos compartidos son un hallux sin membrana bien desarrollado, orientado posteriormente y algo menor en longitud respecto a los dígitos II, III y IV. Estos últimos están fuertemente orientados en posición anterior, con dígitos anchos y con terminaciones en punta. Además, todos los dígitos están conectados en la zona proximal de la huella. Las únicas grandes diferencias son el valor del ángulo de divergencia del dígito II-III respecto del III-IV y el tamaño de las huellas. Estas últimas son bastante significativas, aunque conserven la misma morfología. Esto se corrobora por los altos coeficientes de variación en las longitudes de sus dígitos (>26%; Tabla 3) y que bien se podría explicar por las posibles diferencias ontogenéticas de la especie productora (Leonardi *et al.*, 1987; Buckley *et al.*, 2015).

Morfotipo III

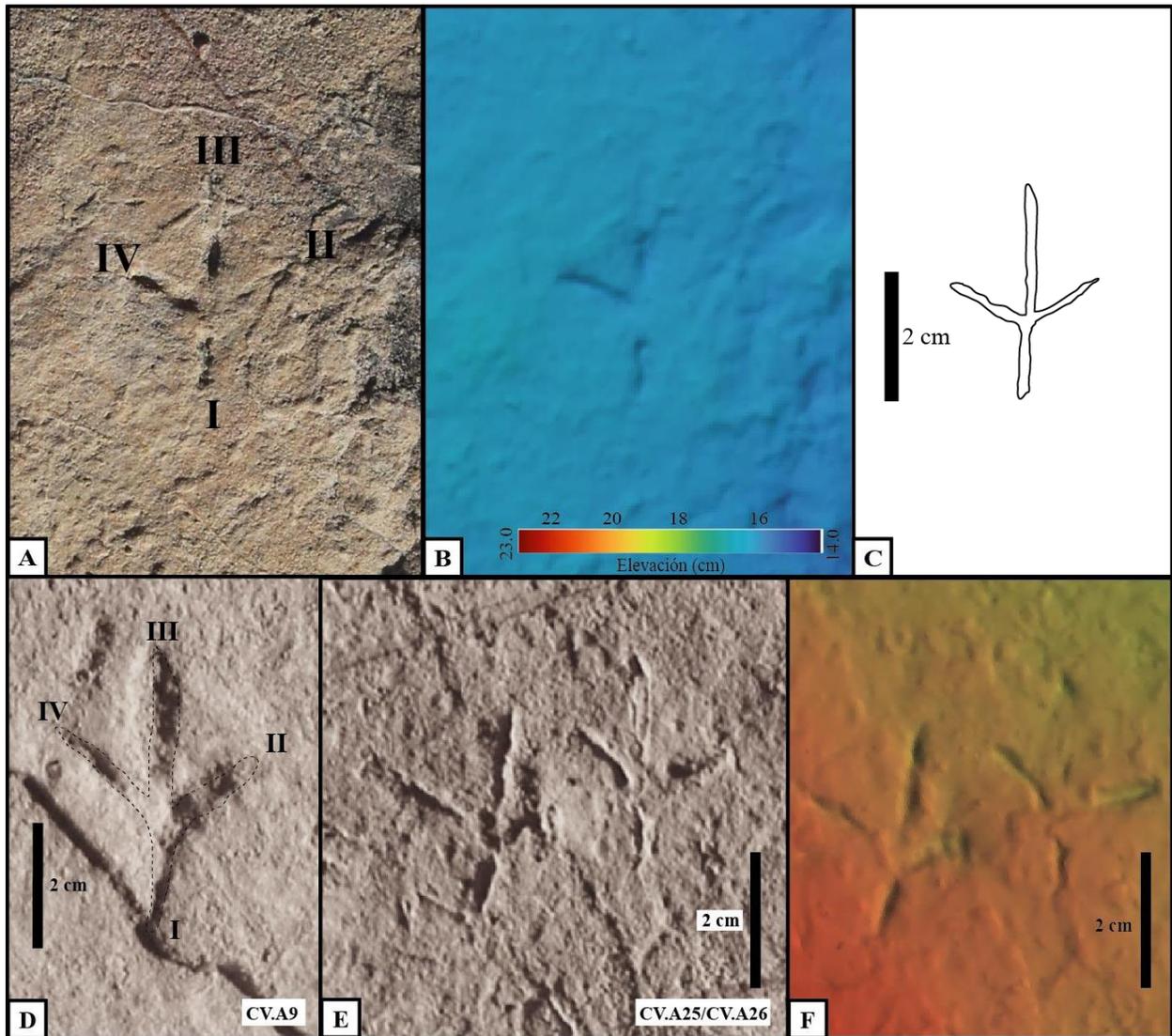


Figura. 4.6. Huellas tetradáctilas del Morfotipo III. Huella tipo CV.B71. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) Huella representativa CV.A9 con dibujo interpretativo en línea segmentada E) Huellas representativas CV.A25 y CV.A26. F) Imagen fotogramétrica de CV.A25 y CV.A26.

Tabla 4. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo III: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación.

Parámetro (mm) N= 15	LI	LII	LIII (FL)	LIV	FW	F'L	II-III	III-IV	II-IV	I-III	I-IV	FL/FW	FL'T/FW
promedio	16,2	21,1	33,1	22,0	39,7	52,9	52,9	61,3	113,9	170,3	120,3	0,86	1,38
mín	4,9	14,0	21,8	13,0	25,8	35,2	39,5	51,3	98,8	158,5	92,4	0,5	0,8
máx	24,6	34,6	47,3	36,0	67,9	82,0	79,8	76,4	147,0	178,2	140,0	1,1	1,8
σ	6,5	6,8	7,8	7,0	12,8	13,7	10,6	8,0	12,7	6,1	13,3	0,1	0,3
C.V (%)	40	32	23	32	32	26	20	13	11	4	11	17	18

Material referido: 15 huellas tetradáctilas preservadas como epi-relieve negativo (cóncavo) de los niveles TB23.2 y TB23.3.

Descripción: Huellas pequeñas a medianas ($F'L = 5,3$ cm; $FW = 4$ cm) que son más largas que anchas ($FL'T/FW = 1,38$ cm). Su morfología es marcadamente anisodáctila y semi-simétrica respecto del dígito III (divergencia I-III = $170,3^\circ$). Sus dígitos anteriores son estrechos, rectos y generalmente en punta roma hacia su extremo distal, mientras que en los mejores ejemplares se observa una forma de cuña. Las impresiones de los dígitos laterales (II y IV) poseen longitudes casi idénticas (promedio LII = 2,1 cm; promedio LIV = 2,2 cm). No se preservan marcas de uña evidentes, almohadillas de falange o almohadilla metatarsal. El ángulo de divergencia total oscila entre 100° y 120° (promedio = 114°) y los ángulos II-III y III-IV mantienen una diferencia aproximada de 10° (divergencia II-III = $52,9^\circ$; divergencia III-IV = $61,3^\circ$). El hallux se preserva en todas las huellas con una longitud variable (0,9 - 2,3 cm) y ocasionalmente está conectado a los dígitos anteriores, proyectándose muy levemente fuera del eje longitudinal del dígito III, es decir, en posición posterior. No se observan membranas interdigitales. El rastro asignado a este morfotipo (TB3) presenta un paso corto (15 cm) y un alto ángulo de rotación en cada huella.

Discusión: Estas huellas se caracterizan por una morfología semi-simétrica y anisodáctila similar a la del Morfotipo II, la cual es comparativamente más grande ($F'L$ Morfotipo II = 6,8 cm) y con una marcada rotación positiva del dígito III (Figura 4.5). En promedio, el hallux representa un 31% del total de la longitud de la huella ($F'L$). Típicamente, el hallux largo orientado posteriormente y la ausencia de membranas, se relacionan con huellas de aves paseriformes modernas (Lockley *et al.*, 2006), no obstante, el ángulo de divergencia total de las huellas de estas aves es bajo ($< 75^\circ$) en comparación al promedio del Morfotipo III (114°) dificultando así la posibilidad de equivalencias con este grupo de aves. Por otro lado, existen escasos icnotaxones en el registro fósil claramente asignables a este morfotipo, debido a la particularidad de presentar un marcado desarrollo del hallux (I) considerando un tamaño de huellas relativamente pequeño (promedio $FL = 3,3$ cm). En este sentido, los parámetros estadísticos no lineares del Morfotipo III tienden a semejarse con los del Morfotipo II (ángulo de divergencia total; FL/FW ; $F'L/FW$), por ende, no es descartable inferir un estadio juvenil de la misma especie productora respecto de este morfotipo (grullas, garzas pequeñas). Además, el rastro TB4 está compuesto por huellas tanto del Morfotipo III como del II (Figura 4.9), fortaleciendo las implicancias planteadas. De esta manera, es posible

plantear la misma relación icnotaxonómica del Morfotipo II dado que se asocia al mismo grupo de aves productoras, que en este caso se asociaría tanto a cf. *Ardeipeda egretta* (Panin y Avram, 1962) como cf. *Ardeipeda incerta* (Abassi et al., 2021). *A. egretta* posee un tamaño más acorde al morfotipo (III), no obstante, a pesar de que *A. incerta* se define con un tamaño de huella significativamente mayor, posee todos sus dígitos conectados en la zona proximal, además de poseer un dígito III más pronunciado generando una mesaxonía mayor, tal como es el caso del morfotipo III. En función de todo lo anterior, estas huellas se clasifican como *Ardeipeda* isp.

Morfotipo IV

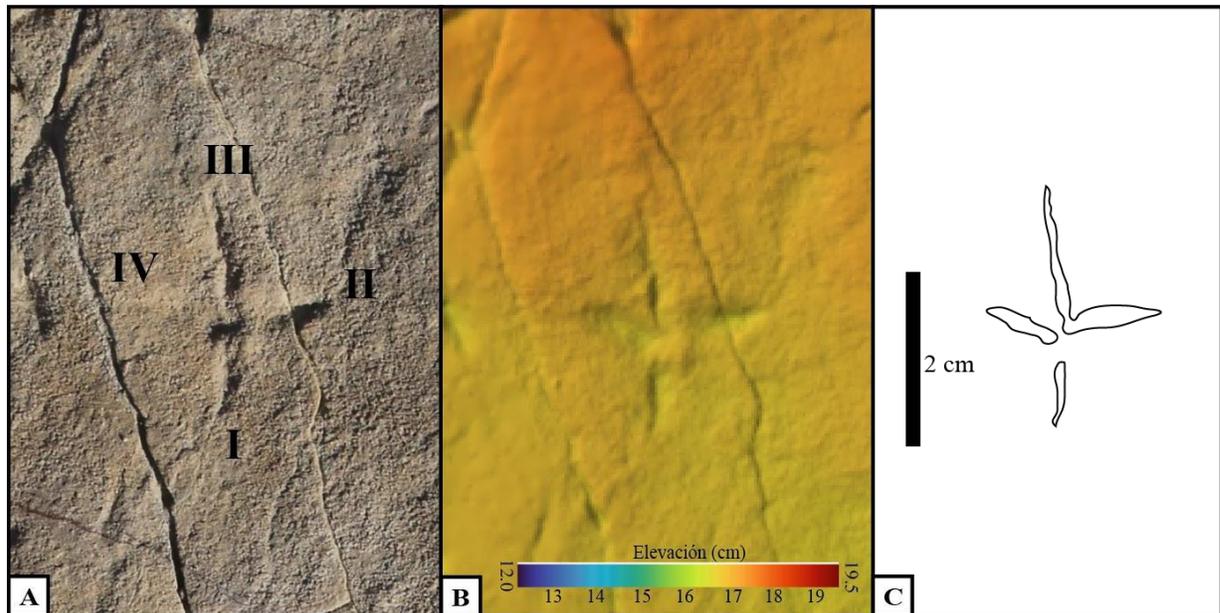


Figura 4.7. Huellas tetradáctilas del Morfotipo IV. A) CV.B40. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo.

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo IV: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación.

Parámetro (mm) N = 13	LI	LII	LIII (FL)	LIV	FW	F'L	II-III	III-IV	II-IV	I-III	I-IV	FL/FW	FL'T/FW
promedio	11,6	15,8	21,5	17,4	35,7	34,4	64,3	72,9	137,9	156,8	117,7	0,62	0,99
mín	6,2	13,5	17,5	9,7	23,9	26,2	48,0	54,7	119,6	123,4	93,7	0,4	0,7
máx	17,5	21,2	24,5	26,4	56,6	41,6	85,8	95,7	165,5	175,4	146,6	0,8	1,3
σ	3,3	2,2	2,3	5,0	7,6	4,3	10,8	13,5	13,0	14,6	13,3	0,1	0,2
C.V(%)	28	14	11	29	21	13	17	19	9	9	11	18	17

Material referido: 13 huellas tetradáctilas preservadas como epi-relieve negativo (cóncavo) de los niveles TB23.2 y TB23.3.

Descripción: Huellas pequeñas (promedio F'L = 3,5 cm; promedio FW = 3,6 cm) casi tan largas como anchas incluyendo el hallux ($FL'T/FW = 0,99$). Morfología anisodáctila y de apariencia simétrica respecto del eje del dígito III. Amplio rango del ángulo de divergencia total de la huella ($125^\circ - 151^\circ$, promedio 138°). Los dígitos anteriores son rectos y están conectados en la zona proximal de la huella; sus longitudes son similares entre sí y oscilan entre 1,6 y 2,2 cm. Los dígitos laterales (II y IV) tienden a ser relativamente más anchos que los dígitos I y III. El dígito III es levemente más largo y angosto; el hallux está bien desarrollado y se ubica en posición posterior a posteriomedial desconectado de los dígitos anteriores. No hay evidencia de membrana o almohadillas. Todas las huellas se preservan de manera aislada y no forman rastros distinguibles.

Discusión: Sin considerar el marcado desarrollo del hallux, las huellas guardan similitud con icnogéneros de tamaño pequeño y amplio ángulo de divergencia total como *Aquatilavipes* (Currie, 1981) y *Koreanaornis* (Kim *et al.*, 1969), dado que poseen dígitos rectos y estrechos, además de la ausencia de membranas proximales (Figura 4.7). No obstante, existen otros icnotaxones más afines considerando un hallux desarrollado tal como *Jindongornipes* (Lockley *et al.*, 1992) y *Charadriipeda* (Payros *et al.*, 2000). Ambos mantienen un rango de divergencia total mayor a 125° y dígitos rectos y delgados. Ahora bien, el icnogénero *Jindongornipes* posee un rango de tamaños significativamente mayores (F'L hasta 80 mm; Lockley *et al.*, 1992) y una variación del hallux respecto del eje del dígito III entre 6° y 55° , mientras que *Charadriipeda* posee una amplia variedad en sus dimensiones lineares y el hallux se preserva comúnmente conectado a la unión de los dígitos anteriores.

Morfotipo V

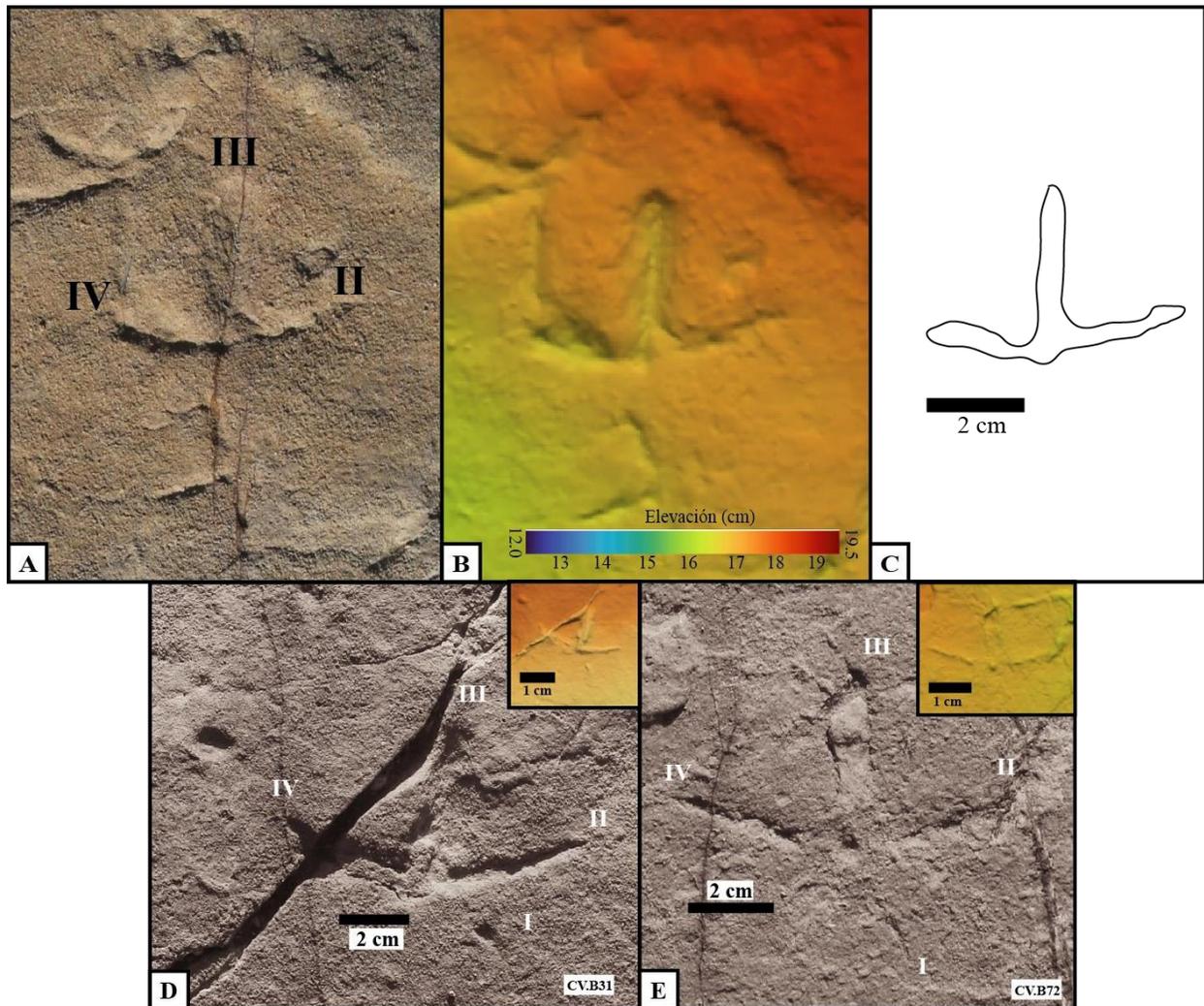


Figura 4.8. Huellas tridáctilas y tetradáctilas del Morfotipo V. *Huella tipo* CV23.B38. A) Fotografía original. B) Imagen de fotogrametría. C) Dibujo interpretativo. D) y E) Huellas representativas CV.B32 y CV.B72 con respectiva imagen de fotogrametría y escala.

Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros medidos para el Morfotipo V: promedio, mínimo, máximo, desviación estándar y coeficiente de variación.

Parámetro N= 15	LII	LIII (FL)	LIV	FW	II-III	III-IV	II-IV	FL/FW
promedio	34,2	43,2	35,2	67,7	69,1	70,2	138,4	0,67
mín	18,6	33,6	23,8	51,2	51,6	47,6	110,1	0,49
máx	44,7	51,6	45,5	88,6	80,7	87,2	158,9	0,96
σ	6,3	4,1	6,0	9,9	8,9	13,5	12,4	0,1
C.V	18	9	17	15	13	19	9	18

Material referido: 5 huellas tetradáctilas y 11 huellas tridáctilas de los niveles TB23.2 y TB23.3. Una huella posee relleno parcial (Figura 4.8, E; CV.B72)

Descripción: Huellas de tamaño mediano (promedio FL = 4,3 cm; promedio FW = 6,8 cm) de morfología anisodáctila, más anchas que largas (promedio FL/FW = 0,67), con ángulos muy obtusos a extendidos respecto del eje longitudinal del dígito III. Ángulo de divergencia total (126°-151°; promedio 138°) y casi simétricas respecto del eje del dígito III (promedio divergencia II-III = 69,1°; promedio divergencia III-IV = 70,2°). Los dígitos anteriores están conectados entre sí mediante sus respectivos hípices; su forma es generalmente recta, ancha y con terminaciones en forma de cuña en el extremo distal de sus dígitos. Ocasionalmente se observan marcas de uña. Los dígitos laterales (II y IV) tienen longitudes relativamente similares mientras que el dígito III es levemente más largo (LII= 3,4 cm; LIV = 3,5 cm; LIII = 4,3 cm). El hallux se preserva ocasionalmente y tiene forma de coma delgada, es corto, la impresión es somera y está separado de la zona proximal de la huella, con orientación en posición posterior a posteriomedial respecto del eje principal (proyección del dígito III). Se observa ocasionalmente la almohadilla metatarsal. Todas las huellas se preservan de manera aislada sin formar rastros distinguibles.

Discusión: Estas huellas (Figura 4.8) se caracterizan por poseer un ancho variable de sus dígitos, así como amplios ángulos de divergencia (promedio 138,4°) y bajos cocientes de FL/FW (promedio 0,67). Se distinguen los hípices en las intersecciones de los dígitos laterales respecto del dígito III en vez del desarrollo de una membrana proximal. Estas características son afines a los icnotaxones: *Jindongornipes kimi* (Cretácico Inferior, Corea del Sur; Lockley *et al.*, 1992), *Avipeda sirin* (Neógeno, Ucrania; Vyalov., 1965), *Avipeda phoenix* (Eoceno, Colorado; Lockley *et al.*, 2021), *Avipeda gryponyx* (Mioceno, California; Sarjeant y Reynolds., 2001), *Aquatilavipes wallacei* (Oligoceno, Sumatra; Zonnebeld *et al.*, 2011) y *Alaripeda* isp. (Cretácico Superior, Argentina; de Valais y Cónsole-Gonella; 2019). Se asigna este morfotipo al icnogénero cf. *Avipeda* isp, debido a sus ángulos interdigitales casi simétricos respecto del eje III que son cercanos a ~70°, la presencia de un hallux pequeño en forma de coma pobremente preservado y dígitos rectos y similares en tamaño y ancho.

Rastros identificados

Los rastros reconocidos se identificaron sobre los siguientes criterios: a) presencia de un mínimo de tres huellas orientadas, sucesivas entre sí y similares en forma y tamaño, b) longitudes de paso, zancada y ancho de rastro similares y c) similitud en ángulos de paso y en el signo de rotación interna de la huella. Se reconocieron ocho rastros de ≥ 3 huellas alineadas en todo el yacimiento los cuales se ubican en la superficie del nivel TB23.3, con excepción del rastro TB3 ubicado en el nivel TB23.2 (Figura 4.9, A) y que posee dos huellas. Para cada huella se asignó un morfotipo correspondiente y se señala en la Figura 4.9 según su color respectivo. Se resumen a continuación los promedios de las medidas de cada rastro, las cuales se detallan en el Anexo 2.

El rastro TB1 es el más largo de los rastros observados (longitud total = 1,17 m) y consecuentemente, es el que preserva la mayor cantidad de huellas en todo el yacimiento ($n = 11$). Su orientación acimutal es de 279° . El paso promedio es de 11,9 cm y su zancada promedio es de 23,8 cm. Los ángulos de paso son obtusos (promedio $162,7^\circ$) y los ángulos de rotación son levemente positivos. Cualitativamente, se observa una diferencia relativa entre la profundidad de las pisadas del dígito II con respecto del dígito IV, infiriendo una carga del peso del animal hacia la línea media del rastro. El desplazamiento indicado por las pisadas indica una trayectoria recta (Figura 4.9), lo cual permite inferir un comportamiento asociado a la locomoción del organismo (Genise *et al.*, 2009).

El rastro TB2 preserva tres huellas y tiene una longitud total (única zancada) de 18,8 cm. El paso promedio es de 9,2 cm y el ángulo del paso es de $179,5^\circ$. Su orientación acimutal es de 308° .

El rastro TB3 es el único que preserva dos huellas y que se halla en el nivel TB23.2 hacia el área A del yacimiento. Tiene un paso (longitud total) de 16,2 cm. A pesar de la limitada cantidad de huellas, se puede observar claramente una marcada rotación positiva de todo el autópodo, lo cual representa un comportamiento típico de aves paseriformes. Además, la segunda huella constituye una de las huellas más representativas del Morfotipo III (CV.A9; Figura 4.6). Su orientación acimutal es de 340° .

El rastro TB4 se ubica en el área B y es el tercero más largo de todo el yacimiento (longitud total = 0,97 m). Preserva ocho huellas, su paso promedio es de 13,6 cm y su zancada promedio es de 27,1 cm. Mantiene ángulos de paso muy obtusos (promedio $166,3^\circ$) y ángulos de rotación

levemente positivos, indicando una trayectoria recta y también infiriendo un comportamiento asociado a locomoción (*walking*). Su orientación acimutal es de 357° . Por otro lado, se preservan huellas que varían levemente del Morfotipo I (CV.B41), por ejemplo, la antepenúltima huella del rastro, que se caracteriza por dígitos rectos, estrechos, una membrana proximal poco desarrollada y cercana al hypex entre el dígito III-IV (Figura 4.3). Tales características también se observan en las primeras huellas del rastro (CV.B63, CV.B62), las que además son tridáctilas. Estas condiciones restringen una asignación icnotaxonómica precisa, pues los rastros preservados presentan mucha variabilidad en sus huellas.

El rastro TB5 atraviesa el área B y C, preserva siete huellas y tiene una longitud total de 76,8 cm. Su trayectoria presenta una ligera curvatura hacia el este, siendo su orientación acimutal de 46° a 62° . Por otro lado, posee ángulos de paso muy obtusos (promedio 169°) y un alto grado de rotación positiva de la huella. Además, se observan pequeñas marcas elongadas y cónicas en relieve cóncavo, aunque son escasas y están aisladas. Estas marcas sugieren un comportamiento general de picoteo en búsqueda de alimento en el sustrato (alimentación). Por otra parte, la mayoría de las huellas se asocia con el Morfotipo I, no obstante, se distinguen dos huellas del Morfotipo V en una zancada, lo cual podría sugerir flexibilidad en los dígitos del organismo fabricante (Sarjeant y Reynolds., 2001).

El rastro TB6 igualmente atraviesa las áreas C y B y es el segundo más largo de todo el yacimiento. Preserva seis huellas correspondientes al Morfotipo II que son comparativamente más profundas y grandes que las demás (Figura 4.9; Anexo 1). Tiene una longitud total de 1,01 m y su orientación acimutal es de 199° . Su paso promedio es largo (promedio 28,3 cm) así como su zancada (promedio 48,9 cm). Por otro lado, el rastro preserva las *huellas tipo* del Morfotipo II mostrados en la Figura 4.5, estos poseen dígitos anteriores rectos, anchos y con terminaciones acuñadas hacia el extremo distal de la impresión del dígito. La rotación de las huellas interpretadas como izquierdas es negativa, mientras que para las huellas derechas, dicha rotación es positiva. El ancho del rastro es notoriamente largo (promedio 14 cm) hasta las huellas CV.B10 y CV.B11 (Figura 4.5 y 4.9) y su ángulo de paso es levemente obtuso (promedio 117°). La siguiente y última huella del rastro (izquierda; CV.B86) se ubica fuera del eje (línea media del rastro) y se posiciona directamente frente a CV.B11 (Figura 4.9). En base a todas las medidas y condiciones expuestas, se infiere un

comportamiento del organismo productor asociado a un paso muy lento y con presencia de obstáculos para libre desplazamiento (corrientes someras, viento).

El rastro TB7 consiste en cinco huellas y posee una longitud total de 46,6 cm, y a pesar de que se asigna al Morfotipo I posee alta variabilidad en la morfología de sus huellas, una de las cuales no fue posible asignar a ningún morfotipo en particular. Su orientación acimutal varía de 270 a 287°. Posee un paso promedio de 11,6 cm y una zancada promedio de 22,7 cm.

El rastro TB8 se compone de tres huellas que pertenecen al Morfotipo I con un paso muy corto (promedio 6,7 cm), lo que se observa en el casi solapamiento entre el dígito III y el hallux (I) de la siguiente huella. Esta disposición representa un cambio repentino en la dirección de desplazamiento del ave fabricadora (Figura 4.9). La orientación azimutal varía desde 176° a 203°.

El rastro TB9 está compuesto por cuatro huellas del Morfotipo II, las cuales son comparativamente más pequeñas y elongadas que las del rastro TB6 ($FL/FW > 1$; FL promedio $\sim 7,5$ cm vs $FL/FW < 1$; FL promedio ~ 9 cm). De igual manera, el ancho de rastro es proporcionalmente largo (7 cm) y los dígitos mantienen las mismas características que para el TB6.

Como se observa en las áreas B y C del yacimiento (Anexo 1.2 y 1.3) existen zonas de mayor abundancia de huellas y, por ende, mayor densidad por área determinada. En dichas áreas se calcula una densidad aproximada de 108 huellas/m², mientras que en el área A es de 70 huellas/m², un 35% menos que en las áreas B y C. En las zonas con mayor densidad de huellas, el grado de certidumbre al identificar rastros es menor debido a varios factores: 1) existen muchas huellas solapadas que destruyen parcialmente la morfología original de las pisadas individuales, 2) las impresiones del autópodo de las aves son naturalmente más someras, por lo tanto, su exposición *in situ* las vuelve más susceptibles a procesos exógenos (meteorización, erosión), 3) el probable comportamiento errático de los organismos en busca de alimento.

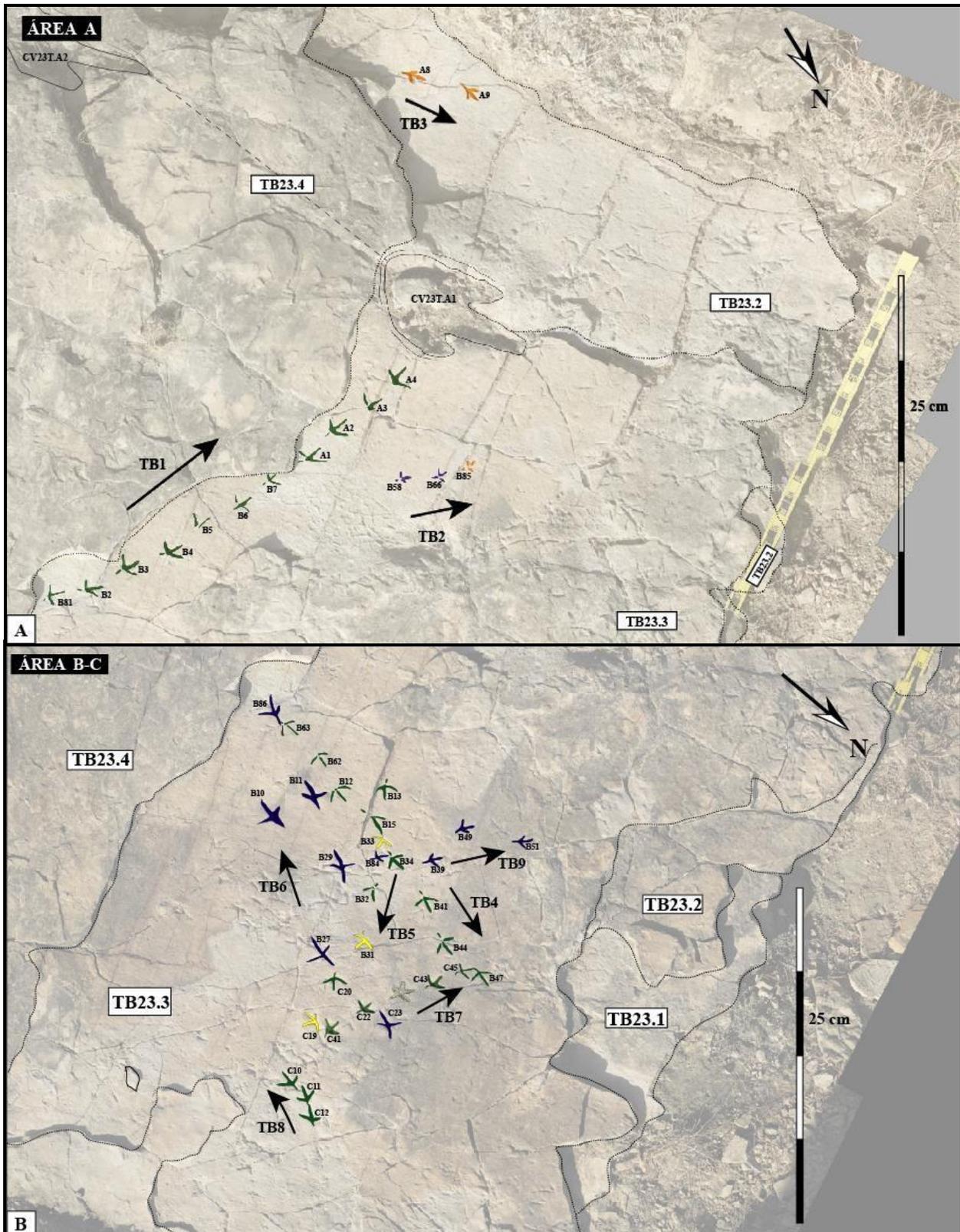


Figura 4.9. Distribución de los rastros de aves en los niveles TB23.2 y TB23.3 del yacimiento en estudio (TB1-TB9). Flechas negras indican orientación del rastro. Cada huella está identificada con el morfotipo correspondiente según el color asignado. A) área A. B) áreas B y C. Escala total: 1m.

Análisis estadístico multivariable

Los resultados obtenidos por la clasificación morfológica y comparativa de las huellas estudiadas proyectan un alto grado de variabilidad entre los valores de los parámetros de huellas designadas para la mayoría de los morfotipos establecidos. En función de lo anterior, se realizó un análisis estadístico multivariable mediante análisis discriminante lineal (LDA; llamado análisis de variables canónicas para ≥ 3 variables; Hammer y Harper, 2006). Este método sigue el mismo principio consistente en proyectar una base de datos multivariable a una dimensión y maximizar la separación de dos o más grupos separados *a priori* (Xing *et al.*, 2016, 2018; Hammer y Harper, 2006), en este caso, corresponden a los cinco morfotipos designados. Asociado a este análisis, se generó una matriz de confusión (Anexo 5), así como los *loadings* que componen los ejes principales del gráfico de dispersión (Anexo 6). Por otro lado, el p_{same} entre los morfotipos clasificados *a priori* se determinó mediante un análisis multivariable de varianza (MANOVA; Anexo 7) para el que se determinó un nivel de significancia ≥ 0.01 .

Para la generación del gráfico de dispersión del análisis discriminante (Figura 4.10) se descartaron los parámetros relacionados al hallux (DI; ángulo I-III; ángulo I-IV; F'L; F'L/FW) debido a la alta variabilidad de su longitud en cada morfotipo, con un promedio del coeficiente de variación del 71%, lo que significa que no se puede asumir un patrón en estos datos que se ajuste a la distribución normal, la cual es esencial para obtener resultados precisos en un análisis multivariable. Los parámetros que influyen en mayor medida en los ejes principales (*loadings*) se describen a continuación: el eje 1 representa la relación FL/FW versus la divergencia entre los dígitos II-III, mientras más crece el cociente, disminuye levemente el ángulo de divergencia II-III. El eje 2 representa la relación proporcionalmente inversa entre el tamaño de la huella (FL y FW) y su divergencia total (II-IV), Los morfotipos I, II y V comparten el mismo morfoespacio a lo largo del eje 1. El cociente FL/FW posee los *loadings* discriminantes más altos del análisis (Anexo 6). Como se observa en la Figura 4.10, existe una estrecha relación entre el morfotipo I y V, que puede ser debida a que comparten valores similares en sus parámetros lineales (descartando el dígito I), lo cual se refleja en su morfología y tamaño de huella, con la única distinción de poseer un ángulo de divergencia total un poco más elevado y la ausencia de membranas interdigitales. A lo largo del eje 2 (y en menor grado en el eje 1) los morfotipos II y III comparten el mismo morfoespacio, lo cual es ratificado por la matriz de confusión y el análisis multivariable de

varianzas (MANOVA) (Anexo 5 y 7). Esto se debe a que en ambos morfotipos el valor de sus ángulos de divergencia total es inversamente proporcional a su tamaño, además, sus valores angulares promedio de divergencia total son casi idénticos (Morfotipo II = $112,8^\circ$; Morfotipo III = $113,9^\circ$). El hecho de no compartir un morfoespacio más restringido (como en los morfotipos I y V) solo se debe al tamaño de las huellas y al valor del ángulo de divergencia de los dígitos II-III respecto de la divergencia total. En este sentido, el Morfotipo III, exhibe una asimetría leve (10° de diferencia entre ambos ángulos II-III y III-IV), mientras que el Morfotipo II posee una asimetría de más de 25° respecto del eje longitudinal de la huella. De igual forma, se puede deducir que existe una relación proporcional de asimetría que no es despreciable. Estos resultados sustentan la posibilidad de un crecimiento ontogenético entre los morfotipos II y III (icnofamilia *Ardeipeda*) y por otro lado, una convergencia en las morfofamilias designadas como *Ignotornidae* y *Avipedidae* a raíz de la preservación de membranas proximales muy poco desarrolladas, amplios ángulos de divergencia en *Ignotornidae*, y morfologías muy similares a *Avipeda.isp*, en donde no se considere la presencia del dígito I.

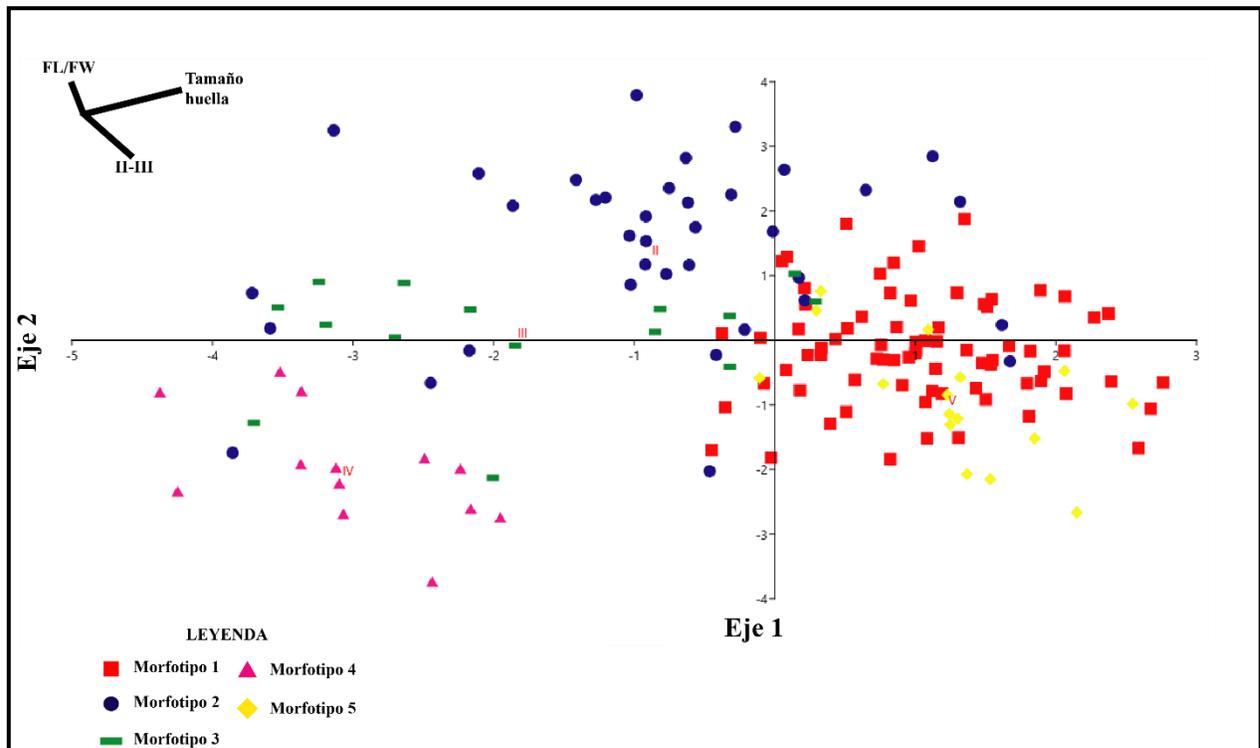


Figura 4.10. Gráfico de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas (CVA) para los cinco morfotipos establecidos (I-V).

4.2.2 Huellas de dinosaurio

En el nivel superior del yacimiento (TB23.4) se hallan 4 huellas profundas asociadas a dinosaurios terópodos. Se observan también impresiones de huellas de saurópodos en este nivel pero que están fuera del área de estudio. En la Figura 4.11 se observa el único rastro identificado de terópodo compuesto por dos huellas mal preservadas (CV23T.A3; CV23T.A2) y una subhuella bien preservada en el nivel TB23.3. Estas impresiones se ubican en el área A del yacimiento (Anexo 1.A). Todas las impresiones corresponden a epi-relieves cóncavos profundos, con bordes de expulsión y marcas de arrastre de la pata, las cuales se preservan como surcos rectos proyectados en el mismo eje de la huella por detrás de la impresión del talón. Dichas características son comunes en huellas preservadas en sustratos saturados y cubiertos por agua (Esperante *et al.*, 2023). El rastro consiste de un paso promedio de 1,26 m y una zancada de 2,44 m, la cual coincide con la longitud total del rastro. Su ángulo de paso es de 156° y el ancho del rastro es de 28 cm. Su orientación acimutal es de 336° . Por otro lado, en el área C del yacimiento se ubica una cuarta huella aislada de dinosaurio. Es de morfología tridáctila, muy profunda, se encuentra aislada y bien preservada (CV23T.C1; Figura 4.12). Comparativamente es un 15% más grande que las huellas del rastro identificado (Tabla 7).

Por otro lado, se observa que en promedio la profundidad distal de cada huella es un 40% mayor que la profundidad proximal. El promedio de divergencia total de los dígitos (II-IV) es cercano a los 55° , lo cual es característico de huellas de dinosaurios terópodos, en contraste con los altos valores determinados para huellas de ave ($> 90-100^\circ$) (Lockley *et al.*, 1992; Falk *et al.*, 2011).

Tabla 7. Medidas de los parámetros de huellas de dinosaurios.

Parámetro (mm)	longitud	ancho	profundidad proximal	profundidad distal	divergencia total	cociente longitud/ancho
Rastro 1	FL	FW	PD	DD	II-IV	FL/FW
CV23T.A1	36	23	25,6	39,8	52,6	1,57
CV23T.A2	37,5	23,5	16,6	39,1	57,2	1,60
CV23T.A3	-	19,8	26,8	37,8	-	1,31
promedio	36,8	22,1	23,0	38,9	54,9	1,49
CV23T.C1	43,3	24	66,1	96,2	52,1	1,80

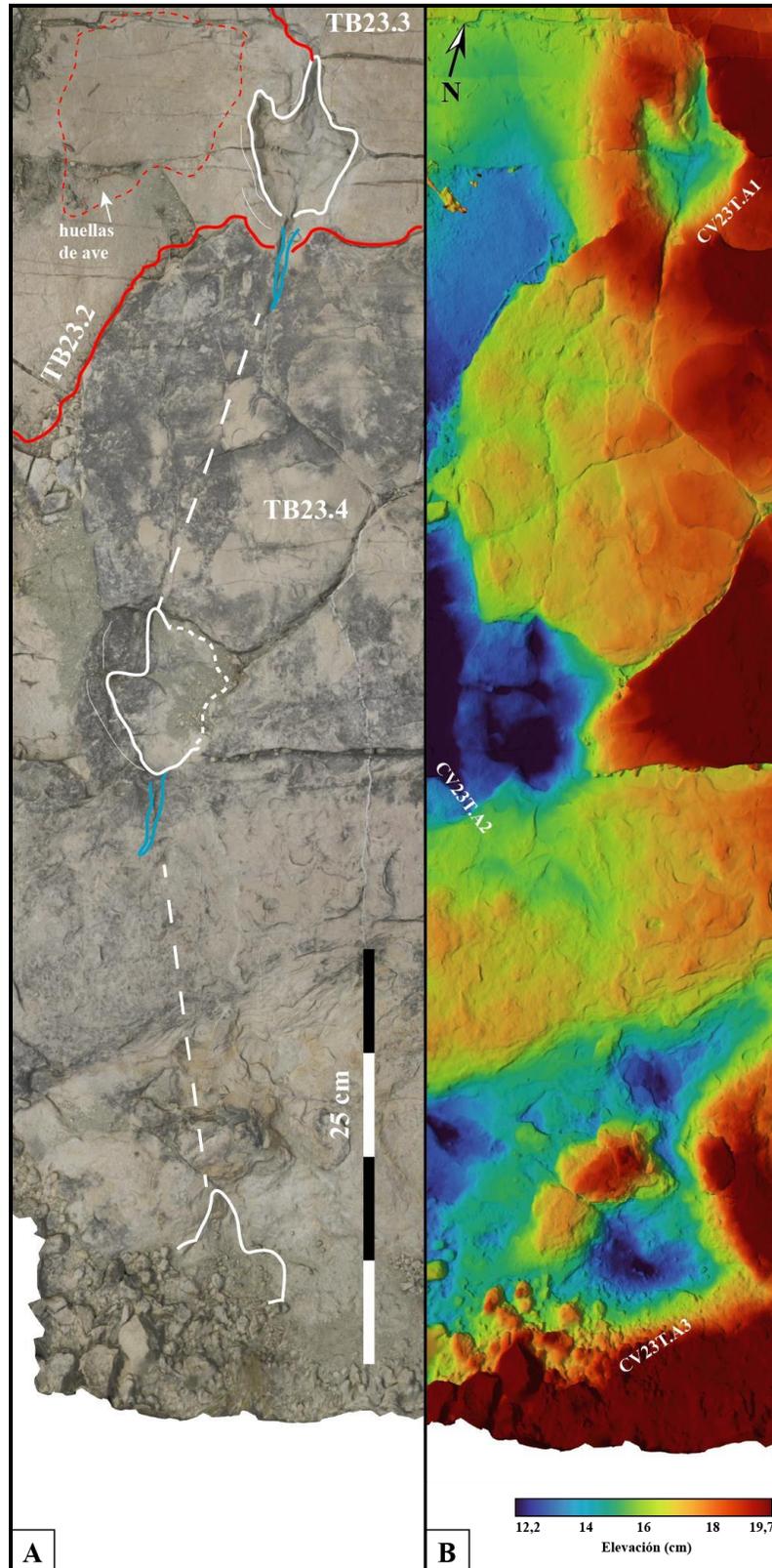


Figura 4.11. Rastro único de dinosaurio terópodo en el yacimiento; Área A. A) Fotografía original ortorectificada. B) Modelo fotogramétrico.

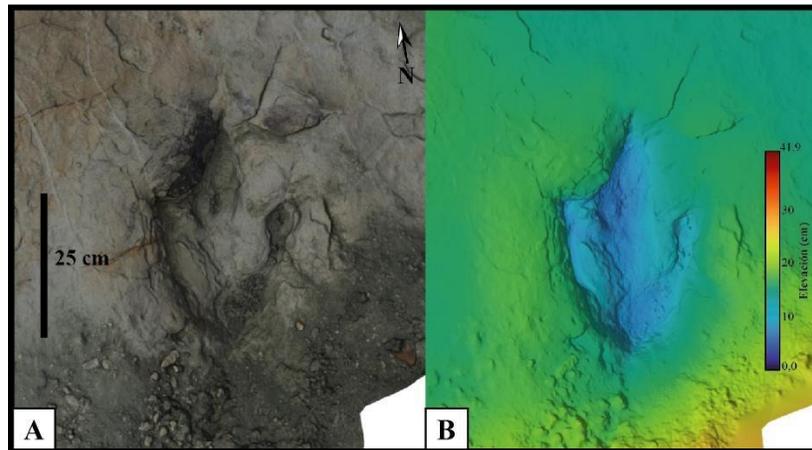


Figura 4.12. Huella profunda de dinosaurio terópodo en área C del yacimiento (CV23T.C1). A) Fotografía original ortorectificada. B) Modelo fotogramétrico.

4.3 Análisis petrológico

Se realizó un análisis sedimentológico sobre la base del estudio petrológico de secciones delgadas obtenidas en cada uno de los tramos para lograr una mejor comprensión composicional y textural de la sección estratigráfica estudiada. Para este fin, se describe y analiza en detalle la sección delgada correspondiente al tramo 3, que es la capa portadora de todas las huellas del estudio. Las secciones delgadas de los tramos restantes se describen en el Anexo 8.

Tramo 3: Nivel TB23.3

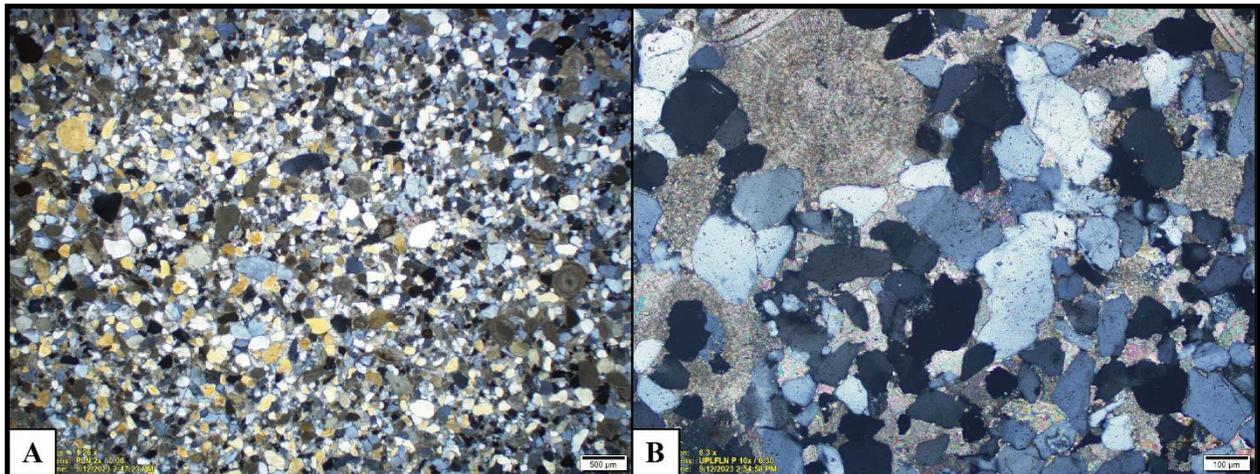


Figura 4.13. Sección delgada en nicols cruzados del nivel TB23.3 del tramo 3. A) Vista general. Resolución 2x. B) Vista en detalle. Resolución 10x.

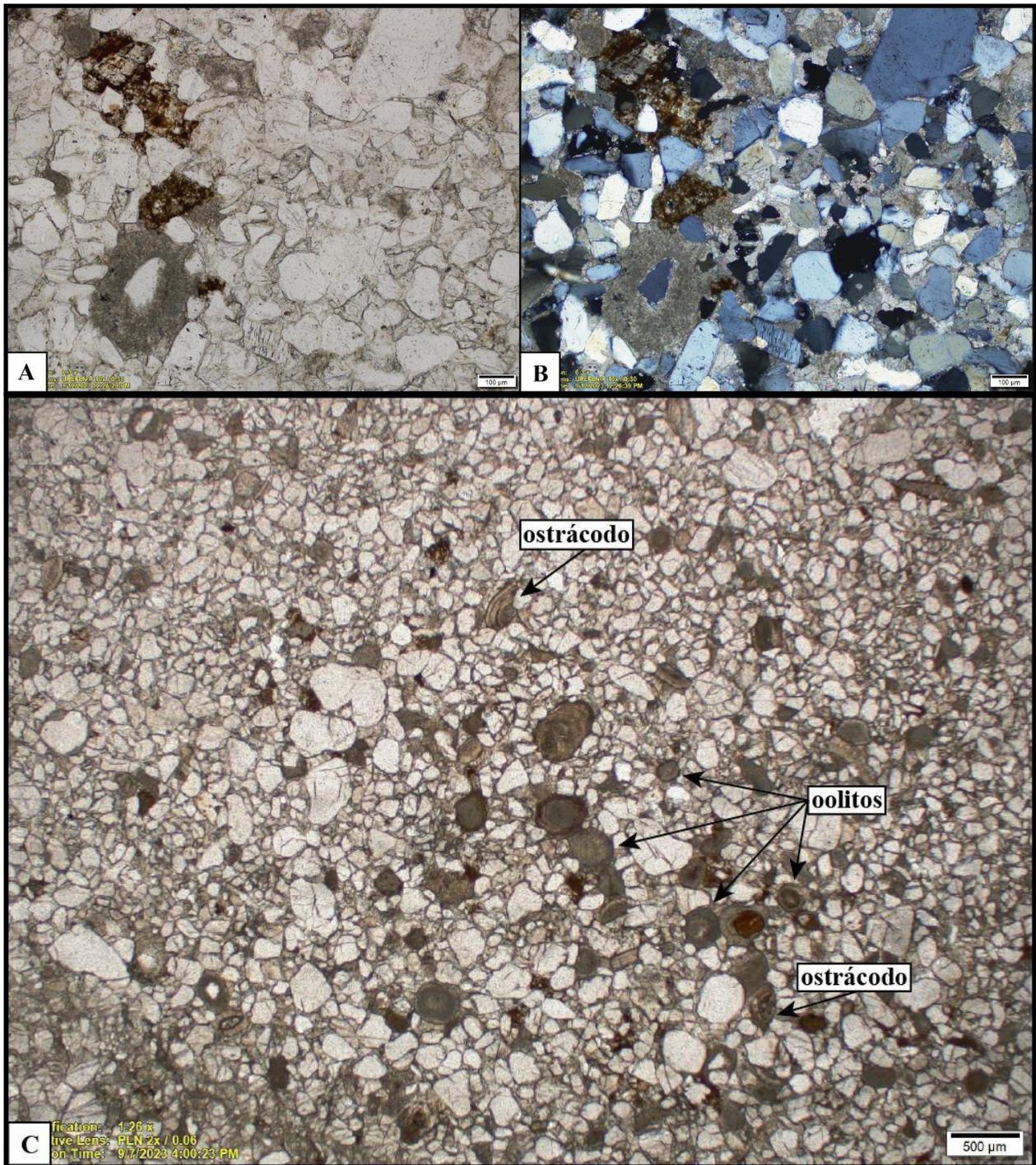


Figura 4.14. Sección delgada del nivel TB23.3 en resolución 10x. A) Vista en luz polarizada paralela. B) Vista en nicoles cruzados. C) Oolitos y restos de valvas de ostrácodos en vista general del corte en luz polarizada paralela (LPP). Resolución 2x.

Esta muestra posee componentes tanto siliciclásticos como carbonáticos, lo cual sugiere más de una fuente de proveniencia. En concreto, se observa una fábrica granosoportada con una estimación de un 45% de granos, un 25% de matriz y un 30% de cemento calcáreo. Los granos terrígenos y los bioclastos carbonáticos son de tamaño arena fina a arena media (0,125 mm – 0,5 mm), mientras que la matriz es completamente siliciclástica de tamaño arena muy fina a limo (0,125 mm – 0,031 mm) según la escala de Wentworth (1922). Según Picard (1971), la roca se clasifica texturalmente como una arenisca limosa (*silty sandstone*). La composición de la roca tanto en sus clastos como en su matriz es principalmente monomineral (cuarzo) en una estimación del 65%, mientras que un 5% corresponde al conjunto de restos aloquímicos y esqueletales compuesto por oolitos (2%), *coated grains* (1%) y ostrácodos (2%). El 30% restante corresponde a cemento de tipo B de composición calcárea (CaCO₃) y en muy menor medida, hematítica (~2%). La morfología del cemento es principalmente mosaica y poiquilotópica en sectores muy específicos.

Los granos de los clastos y de la matriz son subdiscoidales a subprismáticos y subangulares a subredondeados. Los granos poseen una selección moderada mientras que la matriz está bien seleccionada. Se observan también clastos del armazón que corresponden a granos de componentes terrígenos y que se encuentran recubiertos por micrita (*coated grains*), así como escasos oolitos y restos de ostrácodos aislados (Figura 4.13; 4.14).

La clasificación cualitativa del empaquetamiento de los granos es puntual a tangente. Por otro lado, a pesar de la ausencia de arcillas la presencia de micrita a modo de cemento calcáreo tiene implicancias en los procesos de transporte en la mezcla de fuentes propuesta para la diagénesis de esta roca, y sumando los bordes subangulares a subredondeados de los granos, se determina la roca como inmadura texturalmente. La roca se clasifica como composicionalmente madura por el alto contenido de cuarzo y la ausencia de minerales inestables (feldespatos, piroxenos, anfíboles) se clasifica como madura composicionalmente.

Según el triángulo composicional de Folk (1970) para rocas sedimentarias, esta roca se define como una cuarzoarenita (sin considerar los componentes carbonáticos). Con todos los elementos en conjunto, la roca se define como una arenisca limosa calcárea.

En función del alto porcentaje relativo de cemento calcáreo en la roca, se determina el momento de cementación de la roca. En un primer paso, se estima el volumen intergranular (IGV) previo al inicio del proceso de diagénesis (eogénesis) del sedimento. Esto es a partir de la adición del % de

cemento más el % de poros presentes en la roca a vista de microscopio. En el caso del tramo 3 (TB23.3), no hay poros visibles (0%), por ende, se infiere que todo el % de cemento rellenó dichos poros y su valor se asume como el volumen intergranular inicial (IGV = 30%). A modo de comparación, se utilizó el diagrama propuesto por Beard y Weyl (1973) que estandariza el valor de la porosidad de arenas actuales en función del tamaño de grano su grado de selección (Anexo 9). Para un sedimento compuesto por arenas finas (0.125 mm - 0.25 mm), húmedas, levemente compactas y con una selección moderada, el valor de la porosidad (%) es entre 33,9 y 34,3, el cual es correlacionable con el valor estimado que se observa en la muestra petrográfica.

En función de lo anterior, se infiere una cementación temprana del sedimento que constituye la capa de huellas de ave en el yacimiento Camino El Vergel. Esta habría sido causada por fluidos provenientes de la misma cuenca que aportaban al flujo con sedimentos más maduros. La presencia de fragmentos incompletos de restos esqueléticos y cemento calcáreo en su alrededor sugiere una cementación temprana que vendría seguida de una compactación y disolución posterior. En última instancia, no se puede afirmar si esta mezcla de fuentes se originó en un evento único o eventos sucesivos.

5. DISCUSIÓN

La clasificación icnotaxonómica conferida para los morfotipos descritos es al nivel de morfofamilias en función de las variaciones anteriormente descritas. Tal es el caso del Morfotipo I, en cuyos rastros se exhiben algunas huellas sin el dígito I (hallux) o que no poseen ninguna evidencia de membrana proximal, además, se registra un amplio rango de anchos de sus dígitos, así como también un amplio rango de sus ángulos de divergencia total. Tales ejemplares son comparables a otros icnogéneros como *Charadriipeda* o *Aviadactyla*. No obstante, una definición general que permitiría aunar dichas variaciones es la otorgada por de Valais y Melchor (2008) para el icnogénero *Gruipeda*: “Corresponden a huellas que muestran cuatro dígitos, tres de ellos (II al IV) están posicionados anteriormente y son más grandes, el cuarto (I), orientado posteriormente, con forma de espolón corto. Los ángulos interdigitales entre los dígitos II y III y entre los dígitos III y IV son comúnmente menores a 70°. El eje del dígito I no se corresponde con el eje del dígito III, el ángulo interdigital entre los dígitos I y II es más pequeño que el correspondiente al de los dígitos I y IV.” Según esta definición para *Gruipeda* isp. el desarrollo de una membrana proximal es ocasional y muy proximal, no obstante, sobre la base de la observación de las mejores (y abundantes) huellas del Morfotipo I, existe una clara similitud a las morfofamilias de huellas con membrana (*i.e.*, *Ignotornidae*). Una alternativa es considerar dos icnogéneros diferentes como los productores de las huellas del Morfotipo I: *Ignotornidae* indet. y *Gruipeda* isp. En base al análisis canónico, se desestima una asociación directa entre el Morfotipo V (icnofamilia *Avipedidae*) y el Morfotipo I, a pesar de compartir un morfoespacio restringido a lo largo del eje 1 (Figura 4.10). Esto es debido a las claras diferencias obtenidas a partir del análisis morfológico de cada huella, además, se apoya sobre la base de los análisis multivariantes de varianza (MANOVA) y la matriz de confusión generada (Anexos 5 y 7). No obstante, el rastro TB5 está compuesto por huellas asignadas al Morfotipo I tanto como al V. Una limitación en este caso es la ausencia del análisis morfométrico (estadística multivariable) de los promedios de los datos obtenidos a partir de los rastros bien preservados. A raíz de lo anterior, una respuesta plausible es la flexibilidad de los dígitos (Sarjeant y Reynolds, 2001) observada también en aves modernas, lo cual permite una variación significativa en la divergencia total de los dígitos. En este sentido, los organismos trazadores, ya sean asociados a *Ignotornidae* o *Gruipeda*. isp, se pueden asociar concretamente a aves del orden de los Charadriiformes (Lee, 1997), las cuales pueden corresponder a aves costeras

modernas como limosas y zarapitos, debido a su pequeño tamaño y la alta densidad de huellas presevadas (Lockley *et al.*, 2006; Elbroch y Marks, 2001) (Figura 5.1). En el caso de los morfotipos II y III, y en menor medida el Morfotipo IV, existe una notoria similitud morfológica que se demuestra por un dígito (I) muy desarrollado y frecuentemente conectado a los dígitos anteriores. La asignación de dichas huellas al icnogénero *Ardeipeda* permite asociarlas a aves trazadoras similares a las actuales grullas y garzas, lo cual se sustenta por los pasos largos y anchos de sus rastros, así como evidencias de *standing* (Figura 4.5, 4.6). Es importante señalar que la gran diferencia en el tamaño de los dígitos anteriores (II, III y IV) de estos morfotipos, así como en sus ángulos de divergencia interdigital (II-III; III-IV) no permite asociar a una misma especie de ave como la trazadora de todas las huellas de los morfotipos aquí relacionados (II y III). El posible crecimiento ontogenético de las especies productoras se discute sobre la base de estadios de crecimiento observados en aves modernas, en donde los ejemplares no superan las dos semanas como especies juveniles (McCrea *et al.*, 2015; Buckley *et al.*, 2015), no obstante, la evidente similitud morfológica no permite descartar dicha hipótesis.

Lockley *et al.* (2021) sintetizan el abundante registro icnotaxonómico existente a la fecha de icnogéneros del Mesozoico y del Cenozoico. Es de interés que los primeros icnotaxones definidos para las huellas de ave son los que agrupan la mayor cantidad de icnogéneros, estos son: *Koreanaornis*, *Ignotornis*, *Aquatilavipes*, *Gruipeda* y *Avipeda*. En este estudio no se propone una nueva clasificación icnotaxonómica, a pesar de poseer una muestra lo suficientemente grande (~180 huellas), en contraste con estudios que asignan nuevos icnotaxones con un tamaño de muestra muy pequeño (Contessi y Fanti, 2015; Azuma *et al.*, 2013).

Por otro lado, la alta variación de los parámetros lineares de las huellas (>20%) podría vincularse a las distancias establecidas para sus mediciones. La consideración del centro proximal de la huella (donde se ubica la almohadilla metatarsal) como el punto de inicio de la impresión del dígito (Figura 3.1) puede ser un buen criterio en términos de reconstrucción física de los dígitos del autópedo (Lucas y Stettenheim, 1972), no obstante, los procesos tafonómicos de las huellas de ave no permiten una relación necesariamente directa con los tamaños reales de los dígitos. Estos procesos implican pérdida de información de la huella debido a condiciones del sustrato, comportamiento del animal, perturbación física/biológica, deformación diagenética y meteorización física/química (Marchetti *et al.*, 2019). De acuerdo a la propuesta icnotaxonómica

hecha por de Valais y Melchor (2008) para huellas de ave, para obtener datos más precisos se considera la medición de los parámetros lineares a partir del extremo más distal del hypex entre cada dígito, lo cual implica un alto grado de preservación de la huella que restringiría el tamaño de muestra en un yacimiento. Además, existe una tendencia al error producida por la presencia de impresiones de membranas muy proximales que pueden confundirse fácilmente como hípices del autópedo. Una aproximación más concisa consistiría en medir solo los extremos de las huellas, lo cual es aplicable a icnotaxones ampliamente distribuidos en el Cretácico que no preservan el centro de la huella ni un hypex bien definido como *Barrosopus*, *Koreanaornis* y *Aquatilavipes* (Currie, 1981; Coria *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2012). Por otro lado, Leonardi (1987) y Xing *et al.* (2016) advierten sobre la gran dependencia del ancho de los dígitos de las huellas en función de las condiciones del sustrato (granulometría; grado de compactación). Aún con la definición de huellas similares a la *huella tipo* de cada morfología descrita (Figura 4.3.D, E; 4.5.D, E, F; 4.6.D, E, F; 4.8.D, E), estas no son representativas de un tamaño promedio del ancho de sus dígitos. Tal parámetro es correctamente aplicado y útil para clasificación icnotaxonómica en estudios con rastros exquisitamente preservados (McCrea *et al.*, 2015) en vez de yacimientos con una alta densidad de huellas en sustratos de grano medio a fino. Respecto del comportamiento inferido a partir de los rastros evidenciados, se sugiere un comportamiento de búsqueda de alimento en los organismos productores de las huellas (Genise *et al.*, 2009). Esto se sustenta por marcas semi ovaladas, pequeñas y aisladas que se preservan a lo largo de algunos rastros con un alto grado de rotación positiva de sus huellas (rastro TB5), lo cual puede significar una locomoción con fines de búsqueda en el sedimento mediante picoteo en vez de desplazamiento *per se*. Además, estas huellas y marcas van acompañadas ocasionalmente de otras marcas redondas y superficiales, que podrían sugerir la presencia de la traza fósil *Arenicolites* (Xing *et al.*, 2016). Las orientaciones indicadas por los rastros preservados no permiten establecer una dirección preferencial de camino.

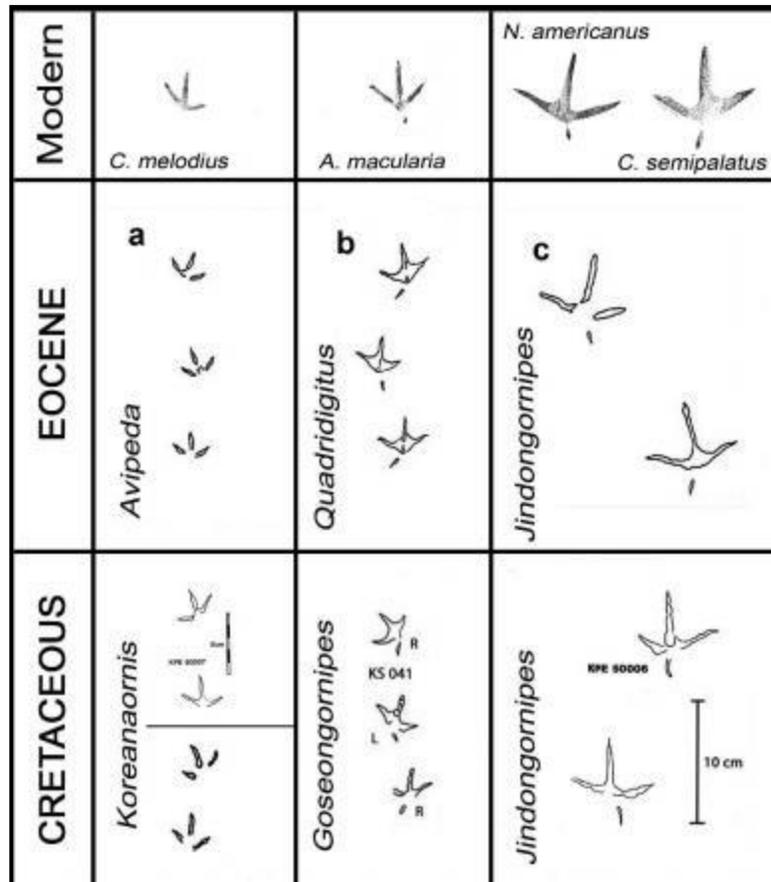


Figura 5.1. Comparativa entre icnogéneros de aves del Mesozoico hasta el Reciente. Modificado de Lockley *et al.*, 2021.

A partir del análisis petrológico de la sección estratigráfica del yacimiento (Figura 4.1; Anexo 8), se obtiene la presencia de componentes aloquímicos relevantes para la interpretación del ambiente sedimentario, tales como oolitos aislados en el tramo 2 y 3, así como una alta concentración de ostrácodos en los tramos 1 y 5. Los oolitos son característicos de ambientes acuáticos tanto marinos como continentales (plataformas carbonatadas, lagos someros), en donde sus características de formación se relacionan con climas cálidos, bajas profundidades y oleaje. Los ostrácodos también pueden aparecer en ambientes tanto marinos o lacustres. Desafortunadamente, no existen registros en la literatura que asocien taxonómicamente a los ostrácodos mostrados en este estudio, sin embargo, Gayet *et al.* (1993) describen la presencia de algas carófitas junto a ostrácodos de la familia *Cypridae* y de la especie *Candona huaitrancoensis* para el miembro inferior de la Formación El Molino en el sector de Agua Clara, Potosí. Estos taxones se asocian a hábitats dulceacuícolas (Martens *et al.*, 2008; Choi *et al.*, 2008) y su abundancia decrece cuando están

presentes junto con fósiles típicamente marinos asociados al miembro medio de la unidad (dientes de peces y tiburones) en dicha localidad. Con esto en consideración, se podría sugerir para estas facies (límite del miembro inferior con el miembro medio) una evolución gradual de la cuenca desde un contexto estrictamente continental hacia una apertura con el mar mediante sucesivos eventos transgresivos. Por otra parte, las huellas de vertebrados también son de valor para la interpretación del ambiente. Carvalho y Leonardi (2021) definen las implicancias paleoambientales que se obtienen a partir del registro icnológico de vertebrados en Gondwana según las estructuras biosedimentarias asociadas a las huellas. Para el caso de los dinosaurios (que son el grupo con mayor cantidad de registros), los principales ambientes sedimentarios asociados a las mejores preservaciones son de tipo continental o marginal con niveles someros de agua, tales como bordes de lago, llanuras mareales, lagos efímeros y ambientes fluvio-lacustres. Teniendo esto en cuenta, la presencia de notorias grietas de desecación en el nivel TB23.3 bien podrían ser causadas por descensos del nivel de agua de un cuerpo como un lago somero, que genera finalmente un proceso de emersión y exposición temporal del sedimento anteriormente cubierto por el agua (Choi, 1986; Lockley *et al.*, 2006).



Figura 5.2. Grietas de desecación con morfología ortogonal.

Respecto de las condiciones del sedimento favorables para la preservación de las huellas, se ha planteado el rol de agentes microbiales como estabilizadores del sedimento en yacimientos de huellas de vertebrados (Marty, 2008; Genise *et al.*, 2009; Pan *et al.*, 2013; Contessi y Fanti, 2012; Carvalho y Leonardi, 2021). Estos se desarrollarían a modo de tapices microbianos sobre la superficie, evitando la perturbación física de las impresiones a causa del agua o el viento y preservando así su morfología inicial. En este estudio, no se identificó la presencia de ningún tapiz

microbiano o construcción biosedimentaria similar ni en el yacimiento ni en secciones delgadas. Por otro lado, Falkingham *et al.* (2011) realizan análisis numéricos sobre la respuesta del sedimento ante la impresión de huellas de aves costeras tomando el molde de un yacimiento de características litológicas e icnológicas similares al del presente estudio (Lockley *et al.*, 2004; Formación Lance, Cretácico Superior, EE.UU), mostrando que dichas características son idóneas para el colapso del sedimento entre los hípices de la huella, generando una falsa membrana proximal, la cual es una característica que posee más del 40% de las huellas referidas en este estudio. Estos resultados son contrastados con las observaciones neoicnológicas y tafonómicas de huellas de aves hechas por Genise *et al.* (2009) en lagos someros modernos que corroboran la fiabilidad del grado de preservación de membranas proximales en huellas de aves caradriformes, que se pueden asignar al icnogénero *Gruipeda*.

En un contexto paleobiogeográfico, los hallazgos de huellas de ave y dinosaurio descritos por de Valais y Cónsole-Gonella (2019) en la Formación Yacoraite y Coria *et al.* (2002) en la Formación Allen constituyen un precedente importante para la icnoasociación de huellas de ave en determinados contextos sedimentarios hacia finales del Cretácico Superior (Maastrichtiano). Particularmente, las huellas de ave encontradas en la Formación Yacoraite corresponden a una icnoasociación muy diversa de huellas de ave similar a la descrita en el presente estudio, salvo por la presencia del icnogénero cf. *Uhangrichnus* isp. y la abundante diversidad de trazas de invertebrados en los yacimientos estudiados. En este sentido, la icnoasociación de trazas de vertebrados, así como la asociación de facies descrita en la Formación Yacoraite actúa como una referencia directa en cuanto a la determinación del ambiente sedimentario en su unidad homóloga (Formación El Molino) así como sus implicancias paleoecológicas. En la zona geográfica de dicha formación (noroeste de Argentina), esta formación se interpreta como un ambiente de lagunas efímeras restringidas e interconectadas entre sí. De acuerdo a la sección estudiada, no hay presencia de restos evaporíticos o condiciones hipersalinas del ambiente. Dichas condiciones representan un entorno paleoecológico restringido y adecuado en términos de acceso a nutrientes para organismos como aves costeras de pico recto (Charadriiformes, Ciconiiformes) y dinosaurios de tamaño pequeño.

6. CONCLUSIONES

En el yacimiento *in situ* Camino El Vergel se describió un total de 225 huellas de aves, de las cuales 159 fueron seleccionadas para análisis morfológicos y morfométricos en función de su grado de preservación. A partir de estas huellas, hay 34 que se distribuyen en 9 rastros sin una orientación preferencial. Por otro lado, se hallaron cuatro huellas atribuidas a dinosaurios terópodos, de las cuales tres forman un rastro definido.

Todas las huellas están preservadas en una capa consistente en laminaciones centimétricas de areniscas limosas calcáreas de textura masiva. Esta se sitúa dentro de un ciclo granodecreciente ubicado en la parte superior del miembro inferior de la Formación El Molino. Su ambiente sedimentario se atribuye a un borde de lago somero sometido a variaciones frecuentes del nivel del agua. Con la información obtenida no se pueden asegurar condiciones salobres o de agua dulce para el lago.

Por otro lado, se observó la estrecha similitud de las huellas del presente estudio con el registro icnológico aviano del Cenozoico y del Reciente, además, su clasificación morfológica se asoció en un nivel icnotaxonómico correspondiente solo a icnofamilia e icnogénero. Se clasificaron cinco morfotipos distintos: Morfotipo I: 77 huellas pertenecientes a la icnofamilia cf. *Ignotornidae*, Morfotipos II y III: 53 huellas asociadas a cf. *Ardeipeda* isp, Morfotipo IV: 14 huellas asociadas a cf. *Charadriipeda* indet y Morfotipo V: 15 huellas asociadas a cf. *Avipeda* isp. y se deja a un análisis posterior la potencial reubicación de huellas de la familia *Ignotornidae* hacia el icnogénero *Gruipeda* isp. Sobre la base de su morfología, se sugiere que los organismos productores de las huellas se asocian al grupo de las aves costeras (Charadriiformes, Ciconiiformes), lo cual se condice con la mayoría del registro icnológico aviano del Cretácico descubierto a la fecha. Además, las características de sus rastros sugieren un comportamiento de locomoción y alimentación.

Las características petrológicas de la capa portadora de las huellas indican un proceso diagenético marcado por una cementación carbonática temprana de la roca, la cual plantea un estado de alta saturación inicial del sedimento, significando así un sustrato lodoso, muy somero y que exhibe una mezcla de fuentes de sedimentos (siliciclásticos y carbonáticos) sobre la cual estas especies (aves costeras y dinosaurios terópodos) co-habitaron.

En suma, el yacimiento de huellas de aves y dinosaurios ‘Camino El Vergel’ constituye el primer registro confirmado y estudiado de esta naturaleza en Bolivia, así también como en el Maastrichtiano de la Formación El Molino.

7. RECOMENDACIONES

Se sugiere realizar análisis morfométricos posteriores exhaustivos a la mayor cantidad de rastros identificables mediante el uso de herramientas estadísticas en base al análisis multivariable (LDA, CVA, MANOVA) con el fin de obtener relaciones icnotaxonómicas sólidas, o bien, describir nuevas morfologías no registradas en la literatura.

Por otro lado, se plantea el uso de fotogrametría a detalle en zonas del yacimiento en donde se preservan huellas sobreimpresas de manera individual para caracterizarlas morfológicamente, así como las presumibles trazas de invertebrados.

Finalmente, se insta a la búsqueda y descripción de otros yacimientos similares en la Formación El Molino para establecer correlaciones estratigráficas y paleoambientales, incluyendo otros elementos icnológicos como trazas de invertebrados. De este modo, se contribuiría a un aporte consistente y sólido respecto de las condiciones paleogeográficas y paleoecológicas de la Formación El Molino en el Maastrichtiano de Bolivia.

REFERENCIAS

- Abbassi, N., Karim, K. H., Mohialdeen, I. M., & Sharbazheri, K. M. (2021). Vertebrate footprints and a mammal mud-bath trace fossil (Laspichnia) from the Mukdadiya Formation (Late Miocene–Pliocene), Chamchamal Area, Kurdistan Region, Northeast Iraq. *Ichnos*, 28(1), 72-83.
- Alonso, R. N., & Marquillas, R. A. (1986). Nueva localidad con huellas de dinosaurios y primer hallazgo de huellas de aves en la Formación Yacoraite (Maastrichtiano) del Norte Argentino. *Abstracts 4th Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Comp.) (pp.33–41).
- Azuma, Y., Lü, J., Jin, X., Noda, Y., Shibata, M., Chen, R., & Zheng, W. (2013). A bird footprint assemblage of early late cretaceous age, Dongyang City, Zhejiang Province, China. *Cretaceous Research*, 40, 3-9.
- Beard, D. C., & Weyl, P. K. (1973). Influence of texture on porosity and permeability of unconsolidated sand. *Association of American Petroleum Geologist Bulletin*, 57 (2), 349-369.
- Brown, R. (2003). *Huellas y señales de las aves de España y de Europa: guía de identificación*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Buckley, L. G., McCreary, R. T., & Lockley, M. G. (2015). Analysing and resolving Cretaceous avian ichnotaxonomy using multivariate statistical analyses: approaches and results. En *Dinosaur tracks. The next steps*. (pp. 258-310). Bloomington: Indiana University Press.
- Camoin, G., Casanova, J., Rouchy, J. M., Blanc-Valleron, M. M., & Deconinck, J. F. (1997). Environmental controls on perennial and ephemeral carbonate lakes: the central palaeo-Andean Basin of Bolivia during Late Cretaceous to early Tertiary times. *Sedimentary Geology*, 113 (1-2), 1-26.
- Camoin, G., Rouchy, J. M., Babinot, J. F., Deconinck, J. F., & Tronchetti, G. (1991). Dynamique sédimentaire et évolution paléogéographique d'un bassin continental en position d'arrière-arc: le Maastrichtien de la Cordillère orientale (Bolivie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 312 (11), 1335-1341.
- Choi, H. I. (1986). Sedimentation and evolution of the Cretaceous Gyeongsang Basin, southeastern Korea. *Journal of the Geological Society*, 143 (1), 29-40.
- Choi, B. D., Wang, Y. Q., & Huh, M. (2018). Cypridea species (Crustacea, Ostracoda) from the Lower Cretaceous Jinju Formation of the Gyeongsang Basin, South Korea. *Palaeoworld*, 27 (3), 382-391.
- Contessi, M., & Fanti, F. (2012). Vertebrate tracksites in the middle Jurassic-upper Cretaceous of South Tunisia. *Ichnos*, 19 (4), 211-227.
- Coria, R. A., Currie, P. J., Eberth, D., & Garrido, A. (2002). Bird footprints from the Anacleto Formation (Late Cretaceous), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 39 (4), 453-463.
- Deconinck, J. F., Blanc-Valleron, M. M., Rouchy, J. M., Camoin, G., & Badaut-Trauth, D. (2000). Palaeoenvironmental and diagenetic control of the mineralogy of Upper Cretaceous–Lower Tertiary deposits of the Central Palaeo–Andean basin of Bolivia (Potosí area). *Sedimentary Geology*, 132 (3-4), 263-278.
- Dias, S. F. L. (2021). Análise estratigráfica da Formação El Molino (Maastrichtiano-Daniano), Grupo Puca, na Sinclinal Torotoro, Potosí, Bolívia. Trabajo de grado. Geología. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- de Valais, S., & Cónsole-Gonella, C. (2019). An updated review of the avian footprint record from the Yacoraite Formation (Maastrichtian-Danian), Northwestern Argentina. *Ichnos*, 26 (3), 224-241.
- de Valais, S., & Melchor, R. N. (2008). Ichnotaxonomy of bird-like footprints: an example from the Late Triassic-Early Jurassic of northwest Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (1), 145-159.

- Díaz-Martínez, I., Suarez Hernando, O., Martínez García, F. M., Larrasoaña, J. C., & Murelaga, X. (2016). First bird footprints from the lower Miocene Lerín Formation, Ebro Basin, Spain. *Palaeontologia Electronica*, 19 (1), 1-15.
- Dunham, R. J. (1962). Classification of carbonate rocks according to depositional texture. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, v. 1, (pp. 108-121).
- Elbroch, M., & Marks, E. (2001). *Bird tracks & sign: a guide to North American species*. Stackpole Books.
- Esperante, R., Rocha-Rodríguez, G., McLarty, J. A., Biaggi, R. E., Nick, K. E., Baltazar, H. D., & Varquera, A. C. (2023). Diversity of dinosaur tracks and swim traces in a new site in the Upper Cretaceous El Molino Formation, Torotoro National Park, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, 128, 104480.
- Falk, A. R., Martin, L. D., & Hasiotis, S. T. (2011). A morphologic criterion to distinguish bird tracks. *Journal of Ornithology*, 152, 701-716.
- Falkingham, P. L., Margetts, L., Smith, I. M., & Manning, P. L. (2009). Reinterpretation of palmate and semi-palmate (webbed) fossil tracks; insights from finite element modelling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271 (1-2), 69-76.
- Folk, R. L. (1962). Spectral subdivision of limestone types. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, v. 1, (pp. 108-121).
- Folk, R. L., Andrews, P. B., & Lewis, D. W. (1970). Detrital sedimentary rock classification and nomenclature for use in New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 13 (4), 937-968.
- Gayet, M., Sempre, T., Cappetta, H., Jaillard, E., & Lévy, A. (1993). La présence de fossiles marins dans le Crétacé terminal des Andes centrales et ses conséquences paléogéographiques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102 (3-4), 283-319.
- Genise, J. F., Melchor, R. N., Archangelsky, M., Bala, L. O., Straneck, R., & de Valais, S. (2009). Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: the Late Triassic–Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272 (3-4), 143-161.
- Hammer, Ø., & Harper, D. A. (2008). *Paleontological data analysis*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Hammer, Ø., & Harper, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1), 1.
- Horton, B. K. (2018). Sedimentary record of Andean mountain building. *Earth-Science Reviews*, 178, 279-309.
- Kim, J. Y., Kim, S. H., Kim, K. S., & Lockley, M. (2006). The oldest record of webbed bird and pterosaur tracks from South Korea (Cretaceous Haman Formation, Changseon and Sinsu Islands): more evidence of high avian diversity in East Asia. *Cretaceous Research*, 27 (1), 56-69.
- Kim, J. Y., Kim, M. K., Oh, M. S., & Lee, C. Z. (2013). A new semi-palmate bird track, *Gyeongsangornipes lockleyi* ichnogen. et ichnosp. nov., and *Koreanaornis* from the Early Cretaceous Jindong Formation of Goseong County, southern coast of Korea. *Ichnos*, 20 (2), 72-80.
- Kim, J. Y., Lockley, M. G., Seo, S. J., Kim, K. S., Kim, S. H., & Baek, K. S. (2012). A paradise of Mesozoic birds: the world's richest and most diverse Cretaceous bird track assemblage from the Early Cretaceous Haman Formation of the Gajin tracksite, Jinju, Korea. *Ichnos*, 19 (1-2), 28-42.
- Lee, Y. N. (1997). Bird and dinosaur footprints in the Woodbine Formation (Cenomanian), Texas. *Cretaceous Research*, 18 (6), 849-864.
- Leonardi, G. (1987). Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology. Departamento Nacional da Produção Mineral, Brasília.

- Leonardi, G. (1989). Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. En *Dinosaur Tracks and Traces*. (pp. 165-178). Cambridge: Cambridge University Press.
- Leonardi, G. (1984). Le impronte fossili di dinosauri. *Sulle orme dei dinosauri*. Erizzo, Venecia.
- Li, R., Lockley, M. G., & Liu, M. (2005). A new ichnotaxon of fossil bird track from the Early Cretaceous Tianjialou Formation (Barremian-Albian), Shandong Province, China. *Chinese Science Bulletin*, 50, 1149-1154.
- Lockley, M. G. (2009). New perspectives on morphological variation in tridactyl footprints: clues to widespread convergence in developmental dynamics. *Geological Quarterly*, 53 (4), 415-432.
- Lockley, M. G., Abbassi, N., & Helm, C. W. (2021). Large, unwebbed bird and bird-like footprints from the Mesozoic and Cenozoic: a review of ichnotaxonomy and trackmaker affinity. *Lethaia*, 54 (5), 969-987.
- Lockley, M. G., & Harris, J. D. (2010). On the trail of early birds: A review of the fossil footprint record of avian morphological and behavioral evolution. En *Trends in ornithology research*. Hauppauge NY: Nova Publishers.
- Lockley, M. G., Houck, K., Yang, S. Y., Matsukawa, M., & Lim, S. K. (2006). Dinosaur-dominated footprint assemblages from the Cretaceous Jindong Formation, Hallyo Haesang National Park area, Goseong County, South Korea: evidence and implications. *Cretaceous Research*, 27 (1), 70-101.
- Lockley, M. G., Li, J., Matsukawa, M., & Li, R. (2012). A new avian ichnotaxon from the Cretaceous of Nei Mongol, China. *Cretaceous Research*, 34, 84-93.
- Lockley, M. G., Nadon, G., & Currie, P. J. (2004). A diverse dinosaur-bird footprint assemblage from the Lance Formation, Upper Cretaceous, eastern Wyoming: implications for ichnotaxonomy. *Ichnos*, 11 (3-4), 229-249.
- Lockley, M. G., Rainforth, E. C., Chiappe, L. M., & Witmer, L. M. (2002). The track record of Mesozoic birds and pterosaurs. En *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. (pp. 405-418). Berkeley: University of California Press.
- Lockley, M. G., Yang, S. Y., Matsukawa, M., Fleming, F., & Lim, S. K. (1992). The track record of Mesozoic birds: evidence and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 336 (1277), 113-134.
- Lohmann, H. H., & Branisa, L. (1962). Estratigrafía y paleontología del Grupo Puca en el sinclinal de Miraflores, Potosí. *Petróleo Boliviano*, 4 (2), 9-16.
- Lucas, A. M., & Stettenheim, P. R. (1972). Avian Anatomy–Integument. *Agricultural Handbook 362* (pp. 485-635). US Department of Agriculture, Washington, DC.
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., & Farlow, J. O. (2019). Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. *Earth-Science Reviews*, 193, 109-145.
- Martens, K., Schön, I., Meisch, C., & Horne, D. J. (2008). Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. En *Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology* (pp. 185-193) (198). Dordrecht: Springer.
- McCrea, R. T., Buckley, L. G., Plint, A. G., Lockley, M. G., Matthews, N. A., Noble, T. A., ... & Krawetz, J. R. (2015). Vertebrate ichnites from the Boulder Creek Formation (Lower Cretaceous: middle to? upper Albian) of northeastern British Columbia, with a description of a new avian ichnotaxon, *Paxavipes babcockensis* ichnogen. et isp. nov. *Cretaceous Research*, 55, 1-18.
- McQuarrie, N., Horton, B. K., Zandt, G., Beck, S., & DeCelles, P. G. (2005). Lithospheric evolution of the Andean fold–thrust belt, Bolivia, and the origin of the central Andean plateau. *Tectonophysics*, 399 (1-4), 15-37.

- Mehl, M. G. (1931). Additions to the vertebrate record of the Dakota Sandstone. *American Journal of Science*, 5 (125), 441-452.
- Melchor, R. N., de Valais, S., & Genise, J. F. (2002). Bird-like fossil footprints from the Late Triassic. *Nature*, 417 (6892), 936-938.
- Meyer, C. A., Marty, D., Thüring, B., Thüring, S., & Belvedere, M. (2021). The Late Cretaceous dinosaur track record of Bolivia—Review and perspective. *Journal of South American Earth Sciences*, 106, 102992.
- Payros, A., Astibia, H., Cearreta, A., Pereda-Suberbiola, X., Murelaga, X., & Badiola, A. (2000). The Upper Eocene South Pyrenean Coastal deposits (Liedena sandstone, Navarre): Sedimentary facies, benthic formanifera and avian ichnology. *Facies*, 42, 107-131.
- Pan, J., Bournod, C. N., Pizani, N. V., Cuadrado, D. G., & Carmona, N. B. (2013). Characterization of microbial mats from a siliciclastic tidal flat (Bahía Blanca estuary, Argentina). *Geomicrobiology Journal*, 30 (8), 665-674.
- Panin, N., & Avram, E. (1962). Noi urme de vertebrate in Miocenul Subcarpatilor Rominesti. *Studii si Cercetari de Geologie*, 7, 455-484.
- Picard, M. D. (1971). Classification of fine-grained sedimentary rocks. *Journal of Sedimentary Research*, 41 (1), 179-195.
- Rouchy, J. M., Camoin, G., Casanova, J., & Deconinck, J. F. (1993). The central palaeo-Andean basin of Bolivia (Potosi area) during the Late Cretaceous and early Tertiary: reconstruction of ancient saline lakes using sedimentological, paleoecological and stable isotope records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105 (3-4), 179-198.
- Sarjeant, W. A., & Reynolds, R. E. (2001, April). Bird footprints from the Miocene of California. In *The changing face of the east Mojave Desert: abstracts from the 2001 Desert Symposium* (pp. 21-40). California: California State University.
- Sempere, T. (1995). Phanerozoic evolution of Bolivia and adjacent regions. En: *Petroleum Basins of South America. American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, pp. 207–230.
- Sempere, T., Butler, R. F., Richards, D. R., Marshall, L. G., Sharp, W., & Swisher Iii, C. C. (1997). Stratigraphy and chronology of Upper Cretaceous–lower Paleogene strata in Bolivia and northwest Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, 109 (6), 709-727.
- Sempere, T., Oller, J., and Barrios, L., 1988, Evolución tectosedimentaria de Bolivia durante el Cretácico. En *Proceedings 3. V Congreso Geológico Chileno*. (pp. H37-H65). Santiago de Chile
- Stinnesbeck, W., Frey, E., Espinoza-Chávez, B., Zell, P., Flores-Ventura, J., Rivera-Sylva, H. E., ... & Vega, F. J. (2017). Theropod, avian, pterosaur, and arthropod tracks from the uppermost Cretaceous Las Encinas Formation, Coahuila, northeastern Mexico, and their significance for the end-Cretaceous mass extinction. *Bulletin*, 129 (3-4), 331-348.
- Vyalov, O.S. (1965). Stratigrafiya Neogenovykh molass Predkarpatskovo progora (Stratigraphy of the Neogene Molass of the PreCarpathian Basin). Akademiya Nauk Ukrainskoy SSR Institut Geologii i Geokhimii Goryuchikh Iskopayemykh, Kiev, Naukova Dumka, 165 p.
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30 (5), 377-392.
- Xing, L., Buckley, L. G., Lockley, M. G., Zhang, J., Marty, D., Wang, Y., ... & Peng, C. (2016). A new bird track, *Koreanaornis* sp. nov., from the Lower Cretaceous Hekou Group in the Lanzhou-Minhe Basin, Gansu, Northwest China, and implications for Early Cretaceous avian diversity. *Cretaceous Research*, 66, 141-154.

Xing, L., Buckley, L. G., Lockley, M. G., McCrea, R. T., & Tang, Y. (2018). Lower Cretaceous avian tracks from Jiangsu Province, China: a first Chinese report for ichnogenus *Goseongornipes* (Icnornithidae). *Cretaceous Research*, 84, 571-577.

Yang, S. Y., Lockley, M. G., Greben, R., Erickson, B. R., & Lim, S. K. (1995). Flamingo and duck-like bird tracks from the Late Cretaceous and early Tertiary: Evidence and implications. *Ichnos*, 4 (1), 21-34.

Zonneveld, J. P., Zaim, Y., Rizal, Y., Ciochon, R. L., Bettis III, E. A., Aswan, & Gunnell, G. F. (2011). Oligocene shorebird footprints, Kandi, Ombilin Basin, Sumatra. *Ichnos*, 18 (4), 221-227.

ANEXOS

Anexo 1. Base de datos de las medidas de los parámetros físicos de las huellas de aves enumerados por sector de estudio.

Sector A	Longitudes dígitos				Ancho	Longitud huella (sin dígito I)	Cociente	Longitud huella (+ dígito I)	Cociente	Ángulos interdigitales					Izq/Der
	#Huellas	I	II	III						IV	FW	FL	FL/FW	FL'T	
A1	24,6	28,7	47,2	34,3	61	47,2	0,77	71,4	1,17	54,3	69,7	115,6	158,8	142	R
A2	20,6	40,3	49,4	32,3	61,2	49,4	0,81	70,5	1,15	56,2	62,6	113,7	163,9	122,2	L
A4	0	24	46	24,3	77,1	46	0,60	0	0,00	77,5	79,1	122,5	0	0	L
A5	24,6	33,5	43,1	35	58,3	43,1	0,74	67,1	1,15	50,7	69,8	120,7	175	120	?
A6	22,8	32,8	47,3	29,6	54,2	47,3	0,87	82	1,51	53,2	58,5	102,1	164	109,3	?
A7	15,8	10	20,5	13,7	25	20,5	0,82	47,2	1,89	61,8	63,8	138,9	176,4	123,8	R
A8	23,8	18,4	33	17,3	34,2	33	0,96	61,7	1,80	57,1	51,3	108,2	170,6	137,1	L
A9	21,8	17,5	33,2	21,4	32,9	33,2	1,01	54	1,64	55,6	58,5	101,5	170,8	112,3	?
A10	22,9	17,9	29,4	23	39,1	29,4	0,75	55,5	1,42	39,5	63,5	106,3	177	119	?
A11	15,1	27,1	26,9	17,1	47,9	26,9	0,56	55,9	1,17	38,9	72,8	116,8	169,6	110,3	?
A12	17	28,4	30,1	18,6	44,9	30,1	0,67	56,8	1,27	72,6	47,6	122,6	180	97,7	L
A13	0	23,5	44,7	31,9	51,2	44,7	0,87	0	0,00	51,6	62,5	113,0	0	0	?
A14	25,6	32,6	48,4	24,9	61,0	48,4	0,79	92,8	1,52	42,2	86,7	119,7	158,5	111,7	L
A17	15,7	31,7	37,6	23,6	48,9	37,6	0,77	56,2	1,15	62,7	50,3	101,9	171,6	129,8	?
A18	0	36,6	61,7	42,3	68,9	61,7	0,90	0	0,00	65,3	73,5	132,5	0	0	?
A19	13,4	13,9	20,5	11,9	27,3	20,5	0,75	33,6	1,23	48	70,4	124,3	172	105	?
A21	0	37,4	42,4	32,3	67	42,4	0,63	0	0,00	64,9	87,2	150,1	0	0	?
A22	0	18,6	22,5	15,6	35,4	22,5	0,64	0	0,00	61,3	58,8	120,2	0	0	?
A23	25,6	40,9	41	40,1	68,9	41	0,60	62,9	0,91	55,4	76,4	135,1	164,2	113,1	L
A25	13,9	19,5	26,4	15,6	33,6	26,4	0,79	41,6	1,24	79,8	76,4	147	178,2	103,1	L
A26	11,1	16,5	25	20,1	31,8	25	0,79	37,4	1,18	41,7	74,9	124,3	171,4	92,4	R
A27	0	32,1	47,2	41,4	65,3	47,2	0,72	0	0,00	59,5	40,8	106,9	0	0	R
A28	0	25,8	48,7	45,9	75,8	48,7	0,64	0	0,00	65	54	122,5	0	0	R
A29	0	35,5	47,7	28,4	58,4	47,7	0,82	0	0,00	58,1	47,6	110,1	0	0	L
A31	27,2	30,3	61,4	38,6	56,9	61,4	1,08	86,1	1,51	51,2	46,9	96,8	145,7	153,5	L
A32	22,9	36,1	49,7	37,6	62,9	49,7	0,79	71,4	1,14	57,8	67,5	112,2	149,5	132,9	R
A33	0	32,7	46,6	30,4	56,6	46,6	0,82	0	0,00	46,9	55,4	100	0	0	?
A34	24,5	30,6	49,7	43,3	62,9	49,7	0,79	72,6	1,15	53,5	46,4	103,6	160	140,6	R
A35	16,3	25,5	42,2	27,2	44,6	42,2	0,95	67,0	1,50	34,2	72,0	105,3	156,1	122,4	L
A36	17,5	21,2	22,7	16	35,6	22,7	0,64	41,6	1,17	74,6	67,5	149,5	151,6	123,6	L
A38	20,9	32,2	47,2	31,3	59,1	47,2	0,80	68,5	1,16	62,7	54,4	116,7	160	133	?
A39	0	19,2	33,7	25,4	44,3	33,7	0,76	0	0,00	69,2	64,6	126	0	0	?
A40	16,1	28,7	44,3	36,9	60,8	44,3	0,73	64,4	1,06	66,2	51,6	114,4	170,7	128,3	?
A41	0	20	39,4	28,3	41	39,4	0,96	0	0,00	60,1	44,6	100,3	0	0	?
A42	0	15,2	23,6	11,3	27,6	23,6	0,85	0	0,00	35,8	77,1	115,8	0	0	R
A43	28,9	38,9	52,9	31,9	70,5	52,9	0,75	83,8	1,19	32,3	89,5	123	153,7	103,4	L
A44	18	25,7	40,1	33,1	55,4	40,1	0,72	57,7	1,04	45	85,2	126,5	151	103	R
A45	12,5	17,7	19,4	17,6	33,8	19,4	0,57	35,1	1,04	60,1	72,9	142,1	170,9	105,7	R
A46	0	12,5	28	10,4	20,3	28	1,38	0	0,00	46,2	65,9	119,2	0	0	?
A47	0	32,4	51,1	38,3	82,3	51,1	0,62	0	0,00	67,5	65,1	131,8	0	0	R
A48	0	25,4	32,1	24,1	43,9	32,1	0,73	0	0,00	62,5	76,5	130,1	0	0	?
A49	14,1	33,4	67	45,4	67,2	67	1,00	79,5	1,18	55	72,6	104,9	155,1	139,8	R
A50	27,4	28,5	44,7	36,8	54,7	44,7	0,82	65,2	1,19	49,1	70,3	120,9	146,8	108,4	L

continúa en página siguiente,

Sector A	Longitudes dígitos				Ancho	Longitud huella (sin dígito I)	Cociente	Longitud huella (+ dígito I)	Cociente	Ángulos interdigitales					Izq/Der
	#Huellas	I	II	III						IV	FW	FL	FL/FW	FL'T	
A53	21,9	27,2	35,5	24,7	48,4	35,5	0,73	46,9	0,97	45,8	65,1	105,6	149,2	118	?
A54	24,6	34,5	47,6	41,9	62,8	47,6	0,76	73,4	1,17	49,6	64,1	111,4	170,8	127,5	L
A56	0	37,5	42,3	41,9	71,8	42,3	0,59	0	0,00	77,1	58,2	134,3	0	0	?
A57	9,16	40,6	47,8	44,9	67,6	47,8	0,71	67,9	1,00	62,6	59,3	123,5	148,7	145,1	L
A58	13,4	13	26,7	20,3	34,8	26,7	0,77	40,4	1,16	41,9	80,5	114,3	166,4	110,5	L
A59	13,6	21,6	46,8	44,3	81,2	46,8	0,58	61,8	0,76	69	62,2	131,7	153	155	R
A60	6,2	17,7	23,5	20,2	38,1	23,5	0,62	31,5	0,83	67	66	132	157	126	R
A61	11,1	14,8	22,5	21,2	38,0	22,5	0,59	38,2	1,01	48,6	84,9	135	152	115	L
A63	6,4	35,1	49,5	31,9	58,9	49,5	0,84	52,1	0,88	74,0	73,8	146,1	171,0	100,3	R
A65	7,5	35,3	36,3	27,9	48,2	36,3	0,75	67,8	1,41	64	83	140	138	134	R
A66	14,3	19,0	26,7	19,2	37,1	26,7	0,72	40,5	1,09	52,9	78,5	135,5	142,3	141,6	R
A67	11,4	20,1	39,1	26,0	37,5	39,1	1,04	49,5	1,32	56,2	55,5	113,0	173,5	127,6	L
A69	18,6	38,0	44,6	28,8	62,9	44,6	0,71	61,2	0,97	55,9	69,4	122,9	153,1	137,5	R
A70	19,1	34,0	45,7	33,9	55,2	45,7	0,83	67,0	1,21	37,7	84,4	105,7	149,7	138,6	R
A71	8,2	13,5	19,1	9,7	23,9	19,1	0,80	29,3	1,23	70,1	78,7	146,9	158,0	106,8	?
A72	18,3	48,8	50,1	31,0	78,6	50,1	0,64	69,6	0,89	65,5	54,7	118,3	171,6	138,9	?
A73	26,1	43,4	51,4	40,9	74,9	51,4	0,69	75,2	1,01	77,8	53,4	132,1	151,4	158,9	L
A75	9,5	14,0	23,9	18,0	33,0	23,9	0,73	31,8	0,96	49,6	89,4	137,8	155,2	120,3	R
A76	7,4	20,5	34,9	25,8	43,2	34,9	0,81	41,4	0,96	73,7	55,9	128,8	179,2	133,9	?
A78	0	42,0	46,2	42,3	77,3	46,2	0,60	0,0	0,00	67,8	50,7	118,2	0,0	0,0	L
A80	0	36,0	59,3	44,1	79,2	59,3	0,75	0,0	0,00	78,7	44,4	124,5	0,0	0,0	R
A81	0,0	42,4	46,1	35,3	73,9	46,1	0,62	0,0	0,00	56,7	68,7	126,5	0,0	0,0	?
A82	15,2	13,9	26,5	15,4	28,7	26,5	0,92	40,9	1,43	47,3	80,8	130,1	124,9	99,0	L
A83	0,0	37,6	36,3	43,1	74,4	36,3	0,49	0,0	0,00	78,6	63,4	141,3	0,0	0,0	R?
A84	0	21,1	32,0	19,9	33,6	32,0	0,95	0,0	0,00	51,6	55,9	104,9	0,0	0,0	?
A85	13,0	18,9	28,6	13,4	26,2	28,6	1,09	41,3	1,58	42,1	53,0	98,8	163,5	140,0	L
A86	0	16,8	24,6	15,7	32,4	24,6	0,76	0,0	0,00	72,3	78,3	146,3	0,0	0,0	?

Sector B	Longitudes dígitos				Ancho	Longitud huella (sin dígito I)	Cociente	Longitud huella (+ dígito I)	Cociente	Ángulos interdigitales					Izq/Der
	#Huellas	I	II	III						IV	FW	FL	FL/FW	FL'T	
B1	16,6	22,7	32,2	22,4	41,2	32,2	0,78	49,2	1,19	85,7	40,3	138,8	146,9	167,1	R
B2	24,3	34,9	56,6	45,1	65,3	56,6	0,87	78,7	1,21	61,5	45,5	98,4	161,8	153,1	R
B3	23,3	40,4	48,5	37,5	64,9	48,5	0,75	48,3	0,74	51,7	46,9	106,9	161,8	137,6	L
B4	20,9	30,7	45,8	44,1	70,6	45,8	0,65	70,6	1,00	66,5	46,2	117	157,4	146,4	R
B6	12,7	23,7	35,0	30,7	61,6	35,0	0,57	60,50	0,98	64,8	55,8	125,1	166,9	129,4	R
B7	17,5	30,2	29,6	11,1	43	29,6	0,69	44,8	1,04	55,4	45,3	119,2	151,7	113	L
B8	22,2	18,2	43,8	34	48,9	43,8	0,90	66,8	1,37	50,7	59,8	106,9	152	127,5	R
B9	25,5	35,7	47,6	32,1	54,2	47,6	0,88	70,8	1,31	34,2	63,3	89,3	140,7	121,3	L
B10	34,1	42	56,2	24,8	72,8	56,2	0,77	106,7	1,47	71,3	76,6	146,1	164,5	111,8	L
B11	32,9	40,7	54,7	38,8	71,4	54,7	0,77	99,9	1,40	64,6	96,7	151,4	154,6	82	R
B12	0	30,4	47,4	33,8	76,5	47,4	0,62	0	0,00	54,7	65,5	117	0	0	R
B13	18,4	34,1	44,4	33,2	66,4	44,4	0,67	62,2	0,94	68,9	74,3	144,1	144,4	126,9	R
B15	12,8	14,6	22,5	21,1	56,6	22,5	0,40	37	0,65	66,4	54,7	122,2	175,4	119,7	?
B17	22,2	40,4	45,5	28,1	52,1	45,5	0,87	73,2	1,40	53,2	42,1	57,2	151,8	134,2	R
B18	14,2	14,2	17,5	24	33,8	17,5	0,52	31,2	0,92	64,3	68,2	139,3	171	122,8	?
B19	0	30,8	43,8	31,1	61,6	43,8	0,71	0	0,00	79,5	62,9	140,6	0	0	?

continúa en página siguiente,

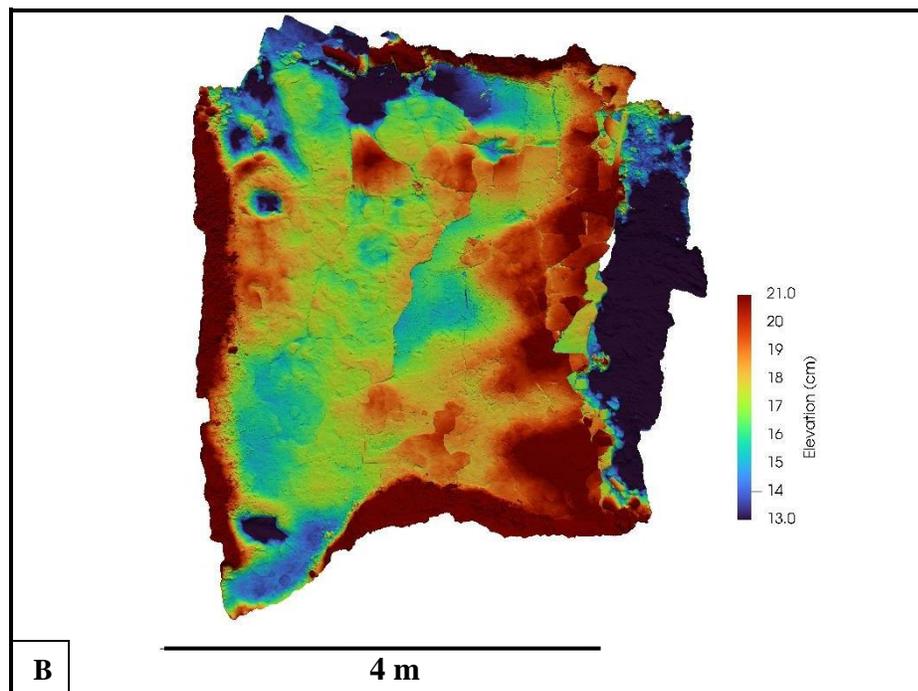
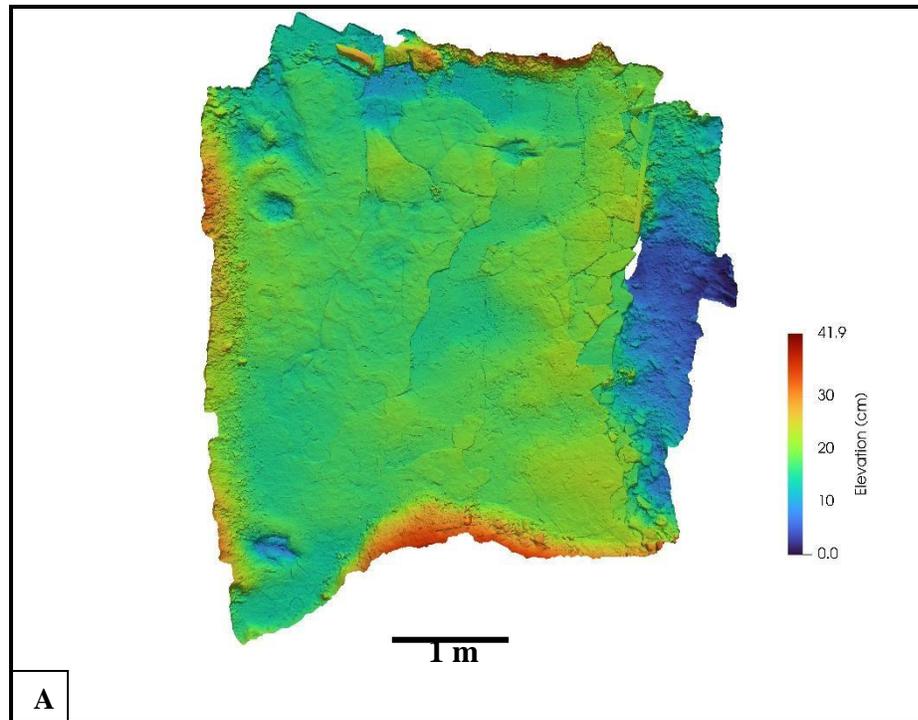
B26	24,3	27,3	41,9	31,7	53,4	41,9	0,78	67,9	1,27	50,4	79,3	107,5	165,9	100,6	R
B27	39,5	37,7	42,1	40,5	62,5	42,1	0,67	91,1	1,46	36,3	66,2	107,3	154,1	130,5	L
B28	0	32,1	38,5	40,3	71,2	38,5	0,54	0	0,00	71,8	86,4	139,3	0	0	?
B29	35,6	39,9	71,3	32,4	64,5	71,3	1,11	104,8	1,62	43,4	92,5	125,9	146,9	111,3	R
B31	21	38,9	41,7	42,7	79,6	41,7	0,52	58,6	0,74	63,4	83	146,3	136,3	143,1	R
B32	27,8	41,9	39,9	36,6	76,3	39,9	0,52	66,4	0,87	74,2	66	131,8	145,8	128,9	R
B33	18,6	37,8	43,8	32,1	65,1	43,8	0,67	57,2	0,88	68,7	83,4	145,9	0	0	L
B34	23,1	37,7	55,2	31	59,5	55,2	0,93	78,4	1,32	59,9	65	129,4	168,2	130	R
B35	26,4	40,7	56	39,9	70,2	56	0,80	92,5	1,32	52,4	87,8	104,7	167,5	134	L
B36	0	23,6	44,3	38,8	56,4	44,3	0,79	0	0,00	66,5	56	123	0	0	L
B37	17,6	24,6	37,6	36,5	49,6	37,6	0,76	63,1	1,27	36,9	70,1	111,8	135,3	133,5	L
B38	0	40,9	45,5	36,2	69,1	45,5	0,66	0	0,00	66	85,3	150,1	0	0	?
B39	13,6	22	36,6	23,5	35,4	36,6	1,03	52,89	1,49	30,8	47,8	86,5	161,1	120,3	?
B40	13,8	15,7	18,1	26,4	39,3	18,1	0,46	29,3	0,79	85,8	87,6	165,5	123,4	115,7	?
B41	27,4	34,9	48,6	45,7	72,6	48,6	0,67	78,5	1,08	72,1	62,5	130,1	156,8	132,8	L
B43	20,9	27,1	45,8	37,3	61,1	45,8	0,75	61,9	1,01	75,1	50,8	126,4	162,2	139,5	R
B44	26,1	38,1	48,3	35,7	64,6	48,3	0,79	77,2	1,20	68,5	61,6	126	158,3	130,5	R
B45	23,6	18,6	45,7	33,8	57,8	45,7	0,79	60,1	1,04	78	50,4	140	176,5	115	R
B46	11,5	30,8	42,2	32	58,6	42,2	0,72	62,8	1,07	71,3	51,8	122,9	152,7	138,3	L
B47	14,4	15,5	23,2	13,56	35,2	23,2	0,66	34,59	0,98	70,2	95,7	149,3	163	93,7	?
B48	23,3	24,7	40,5	32,3	50,4	40,5	0,80	66,6	1,32	40,7	69,2	111,1	133,5	137,8	L
B49	23,9	24,8	37,9	18,8	34,2	37,9	1,11	67,7	1,98	35	56,7	101,4	159,7	103,2	L
B50	21,2	27,5	33,6	35,9	53,4	33,6	0,63	61,5	1,19	52,4	60,8	115,2	160	136,6	L
B51	26	26,6	45,6	22,2	40,2	45,6	1,13	75,6	1,88	43,2	63,4	96,7	168,9	128,6	?
B52	20	26	43,8	36,1	50,6	43,8	0,87	66,1	1,31	53,8	67,5	124,3	159,2	125,6	R
B54	0	30,2	45,1	32,3	58	45,1	0,78	0	0,00	60,7	56,8	127,5	0	0	?
B55	22,7	37,7	48,4	36,5	65,4	48,4	0,74	69,7	1,07	58,8	74,5	133,9	155,3	119,6	L
B56	21,6	32,3	44,1	35,7	51,4	44,1	0,86	61	1,19	38,6	78,8	108,2	159,2	116,4	R
B57	22,5	39,8	37,1	35,7	68,2	37,1	0,54	61,1	0,90	56,2	60,4	118,9	160,3	128,5	L
B58	26,2	29,6	37,3	32,5	51,5	37,3	0,72	68,7	1,33	50	71,3	131,2	140,7	115,3	L
B59	34,1	27,8	46,4	22,7	42,4	46,4	1,09	80,2	1,89	42,5	71,2	102,6	173,4	107,2	?
B60	28,6	34,6	57,8	26,6	52,6	57,8	1,10	79	1,50	59,8	63,5	112,8	173,8	122,3	L
B61	24,2	30,9	40	23,8	54,5	40	0,73	63	1,16	66,3	73,9	132,4	159,3	95,4	L
B62	0	43,7	49,6	42,4	68,4	49,6	0,73	0	0,00	85,3	56,2	140	0	0	L
B63	6,5	24,6	43,6	33,4	57,1	43,6	0,76	64,5	1,13	46,2	46,2	95	170,8	140,5	?
B64	0	38,8	51,6	39	73,2	51,6	0,70	0	0,00	75,3	51,5	134,5	0	0	?
B65	0	34,3	37,7	35	66,7	37,7	0,57	0	0,00	63,9	61	134,6	0	0	?
B67	9,2	18	27,2	18,7	29,6	27,2	0,92	35,2	1,19	50,1	55	104,6	172,2	130,7	?
B68	6,9	14,6	24,5	15,7	37,5	24,5	0,65	39,0	1,04	64	56	128,7	150	129	?
B71	9,4	14,4	21,8	13,0	29,0	21,8	0,75	39,6	1,36	56,3	68,1	128,8	175,7	110,8	L
B72	5,4	34,5	33,8	26,8	76,1	33,8	0,44	45,1	0,59	80,7	64,0	149,4	159,8	119,7	?
B73	16,2	25,0	36,7	33,6	60,5	36,7	0,61	52,9	0,87	42,6	77,7	116,2	143,4	138,5	L
B75	0,0	44,7	46,1	40,4	78,4	46,1	0,59	0,0	0,00	59,3	75,9	136,1	0,0	0,0	?
B77	13,5	30,6	36,3	33,8	55,1	36,3	0,66	49,9	0,90	50,8	76,9	124,9	171,1	105,9	R
B80	15,2	20,9	40,5	22,2	52,6	40,5	0,77	67,6	1,28	63,4	51,6	115,5	174,3	132,9	?
B81	10,2	30,9	42,4	28,6	58,1	42,4	0,73	55,7	0,96	53,9	65,2	117,1	154,5	122,1	L
B82	12,8	19,9	32,0	18,5	51,0	32,0	0,63	45,6	0,89	51,3	88,7	132,2	145,3	133,2	R
B83	0,0	34,5	45,1	40,5	69,6	45,1	0,65	0,0	0,00	57,9	65,5	123,8	0,0	0,0	L
B84	24,6	31	48,3	41,2	55,2	48,3	0,88	67,8	1,23	28,2	55,1	90,3	135,6	152,1	R
B85	20,5	33,7	46,5	38,4	62,2	46,5	0,75	66,3	1,07	47,4	73,3	119,5	162,9	122,9	L
B86	33,9	25,9	55,2	54,7	71,1	55,2	0,78	93,3	1,31	41,5	63,5	100	166,6	124	L

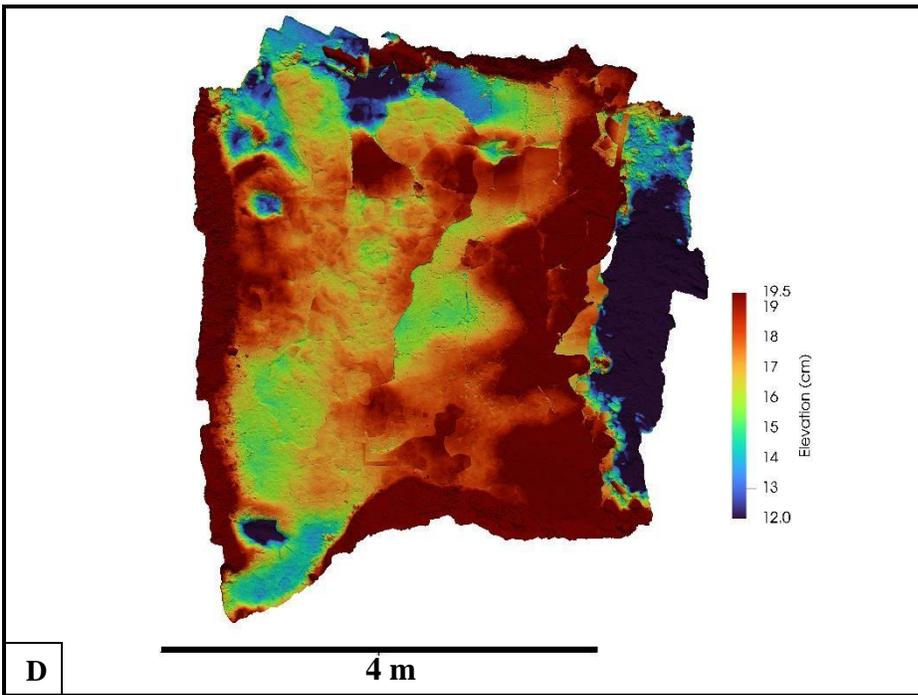
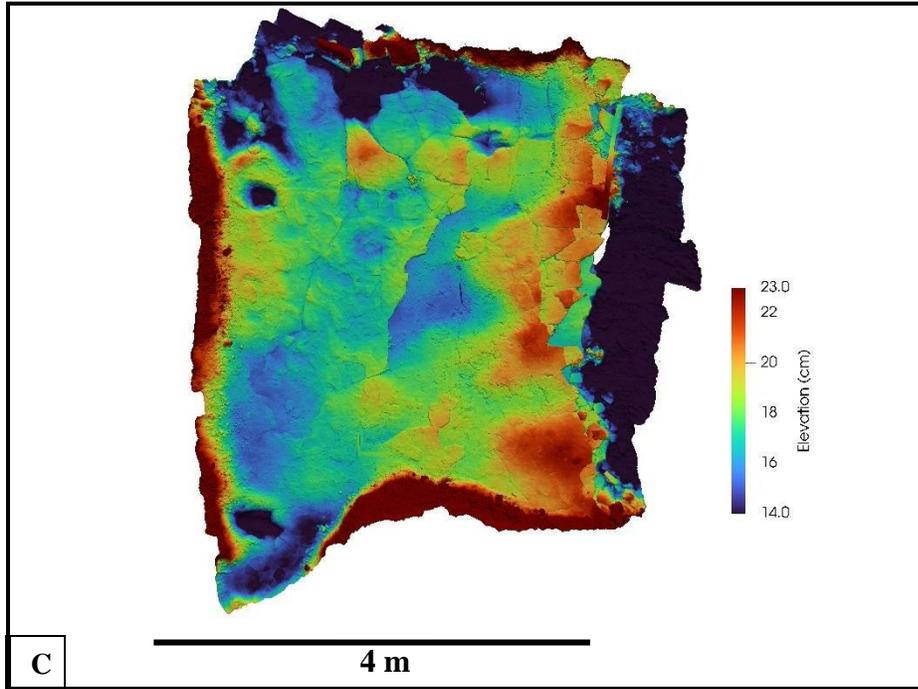
Sector C	Longitudes dígitos				Ancho	Longitud huella (sin dígito I)	Cociente	Longitud huella (+ dígito I)	Cociente	Ángulos interdigitales					Izq/Der
	#Huellas	I	II	III						IV	FW	FL	FL/FW	FL'T	
C1	5,6	29,5	56,5	43,3	62,3	56,5	0,91	67,2	1,08	64,4	68,2	126,9	144,0	144,8	R
C2	0,0	36,6	42,5	29,6	59,0	42,5	0,72	0,0	0,00	60,4	57,7	119,2	0,0	0,0	?
C4	16,5	38,1	47,9	33,1	64,3	47,9	0,74	61,3	0,95	59,8	57,6	117,9	169,6	131,9	R
C5	14,7	35,2	44,1	36,6	60,7	44,1	0,73	66,4	1,09	71,9	86,9	158,9	179,1	95,1	?
C7	19,6	27,7	52,4	34,8	71,2	52,4	0,74	53,8	0,76	69,4	50,4	118,4	171,5	137,6	L
C8	17,4	24,8	30,5	29,2	54,3	30,5	0,56	53,5	0,99	68,2	59,2	127,7	164,0	100,0	?
C10	23,2	31,0	51,4	48,3	73,5	51,4	0,70	66,0	0,90	45,3	53,9	100,6	171,4	141,8	L
C11	9,8	31,9	44,1	36,4	62,5	44,1	0,71	72	1,15	77,9	22,1	96,1	170,1	123,5	R
C12	5,1	40,9	43,1	24,2	59,6	43,1	0,72	61,6	1,03	59,2	60,5	117,9	159,3	123,9	?
C13	0	30,9	43,1	32,3	61,2	43,1	0,70	0,0	0,00	58,5	60,3	116,7	0	0	?
C14	7,7	25,1	34,8	26,9	53,9	34,8	0,65	70,1	1,30	66,8	60,4	120,9	153,2	156,6	R
C15	9,8	10,5	20,3	14,8	36,0	20,3	0,56	39,6	1,10	62,4	41,9	104,5	163,8	147,7	?
C18	28,9	43,6	50,7	46,9	86,4	50,7	0,59	79,7	0,92	68,5	63,1	131,1	156,8	136,2	R
C19	14,5	36,6	39,1	31	56,3	39,1	0,69	57,9	1,03	52	51,8	103,9	129,3	130,8	?
C20	11,7	28,6	37,5	30,4	72,9	37,5	0,51	63,9	0,88	65,3	68,3	139,8	147,9	119	R
C21	0	28,3	37,8	32,1	63,7	37,8	0,59	54,4	0,85	50,4	73,1	124	157,1	98,7	?
C22	20,3	33	40,4	33,3	61,6	40,4	0,66	66,9	1,09	51	47,6	112,5	129,8	131	R
C23	33	23,8	42,7	42,1	69,5	42,7	0,61	79,1	1,14	17,1	80	129,8	155	104,3	R
C24	12,3	31,4	39,9	37,3	76,6	39,9	0,52	65,2	0,85	75,7	61,3	128,5	171,4	112,4	?
C25	10,7	27,1	45,8	33,4	56,7	45,8	0,81	68,2	1,20	57	67,5	118	165,9	119,4	?
C27	0	19,6	37,5	25,7	40,8	37,5	0,92	55,5	1,36	84,7	31,4	114,8	147,1	143,4	L
C30	11,6	21,6	35,8	29,8	46,4	35,8	0,77	53	1,14	56	45	109,1	165,6	119,3	L
C32	24,1	18,9	41,2	20,8	42,3	41,2	0,97	65,1	1,54	62	59,5	119,6	169,3	119,2	L
C33	11,4	41,5	46,7	39,5	71,5	46,7	0,65	75,3	1,05	53,7	39,6	111,1	173,6	123,4	?
C34	11,1	19	35	17,7	38,6	35	0,91	57,5	1,49	23,1	57,8	92,3	174,8	114,9	?
C35	4,9	34,6	36,1	36	67,9	36,1	0,53	54,4	0,80	44,6	63,8	107,3	160	118,8	R
C37	22,2	40,3	60,4	35,9	76,9	60,4	0,79	83,3	1,08	62	49,5	111,8	158	130,5	L
C38	19,1	41,2	47,4	34,6	71,1	47,4	0,67	80,7	1,14	40,1	78,3	116,5	133,2	131,7	L
C39	8,9	18,2	38,3	20,4	47	38,3	0,81	57,5	1,22	41,1	55,3	103,5	141,7	127,2	?
C40	12,6	31,1	46,7	41,8	74,4	46,7	0,63	83,6	1,12	60,2	53,6	115,6	161,4	124,8	?
C41	26,2	27,6	45,6	35,6	59,4	45,6	0,77	71,2	1,20	55,9	87,1	140,1	144,1	138,5	L
C43	0	22,2	41,7	38,9	67,5	41,7	0,62	0	0,00	56	83	137	0	0	?
C45	8,8	26,5	41,9	36,9	49,9	41,9	0,84	50,2	1,01	67	58	122	150	142	R
C50	27,9	34,1	45,6	36,1	53,9	45,6	0,84	70,2	1,30	37,4	58,0	92,8	145,7	158,5	R
C52	23,1	36,4	43,4	44,4	78,7	43,4	0,55	65,0	0,83	70,2	59,7	133,2	169,9	120,4	R
C53	0	34,0	33,6	33,4	88,6	33,6	0,38	0	0,00	71,9	65,5	127,3	0,0	0,0	?
C54	10,8	17,3	22,4	11,4	30,0	22,4	0,75	37,8	1,26	67,6	55,9	119,6	139,1	146,6	L
C55	26,6	45,1	56,5	37,6	74,6	56,5	0,76	82,8	1,11	58,8	53,2	118,1	168,9	129,2	R
C57	11,2	20,3	29,3	18,5	51,5	29,3	0,57	59,0	1,15	60,0	52,9	119,6	158,8	135,9	?
C58	0,0	28,5	35,1	31,5	46,7	35,1	0,75	0,0	0,00	58,1	39,2	98,5	0,0	0,0	?
C59	19,8	25,6	41,6	31,0	51,6	41,6	0,81	57,4	1,11	63,4	63,5	126,2	144,9	135,9	R
C60	15,3	14	24,8	18,6	25,8	24,8	0,96	41,9	1,62	41,9	59,6	110,1	158,5	131,0	R
C61	13,7	25,9	30,2	30,9	55,6	30,2	0,54	43,0	0,77	67,5	72,3	141,5	164,2	115,2	L
C62	31,0	45,1	56,2	43,4	79,7	56,2	0,71	84,6	1,06	76,3	63,4	138,7	167,7	131,8	R
C63	0	32	42	45,5	72,5	42	0,58	0,0	0,00	76	75,5	141,5	0,0	0,0	R

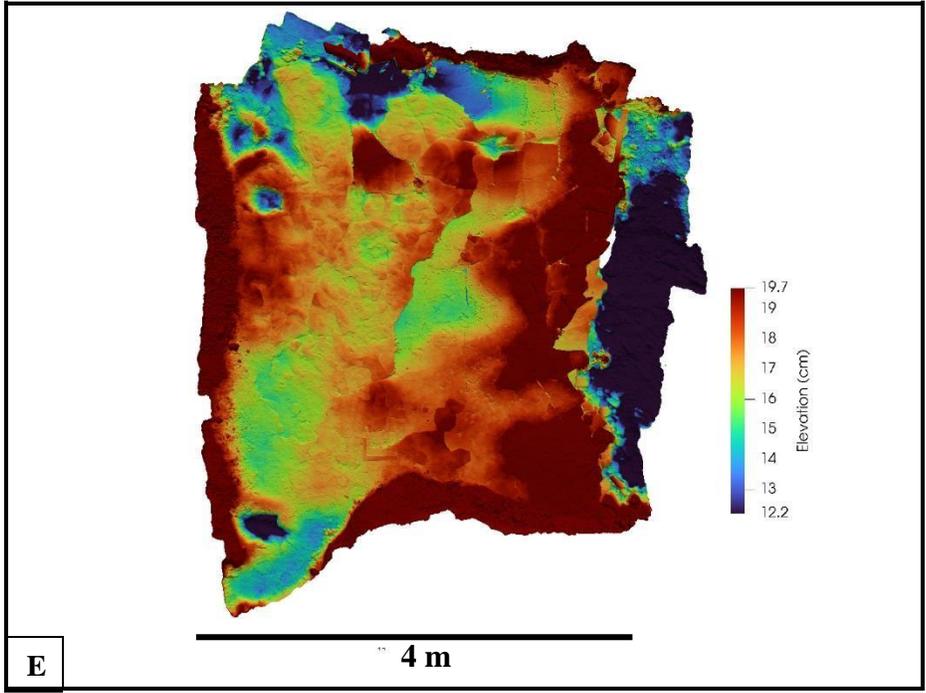
Anexo 2. Medidas de rastros identificados y el promedio de cada parámetro medido. Se incluyen las medidas del paso (P), zancada (S) y ángulo del paso (PANG). Huellas incompletas destacadas en rojo.

Trackway	#Footprint	Longitudes dígitos				Ancho FW	Longitud huella (sin dígito I) FL	Razón FL/FW	Longitud huella (+ dígito I) FL'T	Razón FL'T/FW	Ángulos interdigitales					Izq/Der L/R	Paso P (cm)	Zancada S (cm)	Ángulo del paso PANG
		I	II	III	IV						II-III	III-IV	II-IV	I-III	I-IV				
	B81	10,2	30,9	42,4	28,6	58,1	42,4	0,73	55,7	0,96	53,9	65,2	117,1	154,5	122,1	L	11,7	23,1	-
	B2	24,3	34,9	56,6	45,1	65,3	56,6	0,87	78,7	1,21	61,5	45,5	98,4	161,8	153,1	R	12,1	24,9	156,7
	B3	23,3	40,4	48,5	37,5	64,9	48,5	0,75	48,3	0,74	51,7	46,9	106,9	161,8	137,6	L	13,4	23,9	166,4
	B4	20,9	30,7	45,8	44,1	70,6	45,8	0,65	70,6	1,00	66,5	46,2	117	157,4	146,4	R	11,8	24,5	161,7
	B5	-	-	55	35,6	-	55	-	-	-	-	-	43,9	-	-	?	12,5	-	163,2
	B6	12,7	23,7	35,0	30,7	61,6	35,0	0,57	60,5	0,98	64,8	55,8	125,1	166,9	129,4	R	11,1	24	160
	B7	17,5	30,2	29,6	11,1	43	29,6	0,69	44,8	1,04	55,4	45,3	119,2	151,7	113	L	12,4	24,1	164,8
	A1	24,6	28,7	47,2	34,3	61	47,2	0,77	71,4	1,17	54,3	69,7	115,6	158,8	142	R	11,2	23,1	162,1
	A2	20,6	40,3	49,4	32,3	61,2	49,4	0,81	70,5	1,15	56,2	62,6	113,7	163,9	122,2	L	12,1	22,4	166,9
	A3	-	33,4	49,6	-	60,8	49,6	0,82	-	-	60	-	-	-	-	R	10,5	-	162,4
	A4	-	24	46	24,3	77,1	46	0,60	-	-	77,5	79,1	122,5	-	-	L	-	-	-
TB1	PROMEDIO	19,3	31,7	45,9	32,4	62,4	45,9	0,72	62,6	1,03	60,2	56,0	115,1	159,6	133,2		11,9	23,8	162,7
	A58	13,4	13	26,7	20,3	34,8	26,7	0,77	40,4	1,16	41,9	80,5	114,3	166,4	110,5	L	9,2	18,1	-
	A66	14,3	19,0	26,7	19,2	37,1	26,7	0,72	40,5	1,09	52,9	78,5	135,5	142,3	141,6	R	9,1	-	179,5
	A85	13,0	18,9	28,6	13,4	26,2	28,6	1,09	41,3	1,58	42,1	53,0	98,8	163,5	140,0	L	-	-	-
TB2	PROMEDIO	13,6	17,0	27,3	17,6	32,7	27,3	0,86	40,7	1,28	45,6	70,7	116,2	157,4	130,7		9,2	18,1	179,5
	A8	23,8	18,4	33	17,3	34,2	33	0,96	61,7	1,80	57,1	51,3	108,2	170,6	137,1	L	15	-	-
	A9	21,8	17,5	33,2	21,4	32,9	33,2	1,01	54	1,64	55,6	58,5	101,5	170,8	112,3	?	-	-	-
TB3	PROMEDIO	22,8	18,0	33,1	19,4	33,6	33,1	0,99	57,9	1,72	56,4	54,9	104,9	170,7	124,7		-	-	-
	B63	6,5	24,6	43,6	33,4	57,1	43,6	0,76	64,5	1,13	46,2	46,2	95	170,8	140,5	?	12,8	25,1	-
	B62	-	43,7	49,6	42,4	68,4	49,6	0,73	-	-	85,3	56,2	140	-	-	L	12,5	24,8	163,2
	B12	-	30,4	47,4	33,8	76,5	47,4	0,62	-	-	54,7	65,5	117	-	-	R	12,5	26	161,5
	B35	26,4	40,7	56	39,9	70,2	56	0,80	92,5	1,32	52,4	87,8	104,7	167,5	134	L	13,5	28,4	162,3
	B34	23,1	37,7	55,2	31	59,5	55,2	0,93	78,4	1,32	59,9	65	129,4	168,2	130	R	15	29,5	177,2
	B41	27,4	34,9	48,6	45,7	72,6	48,6	0,67	78,5	1,08	72,1	62,5	130,1	156,8	132,8	L	14,5	28,8	174,9
	B44	26,1	38,1	48,3	35,7	64,6	48,3	0,75	77,2	1,20	68,5	61,6	126	158,3	130,5	R	14,6	-	158,9
	B46	11,5	30,8	42,2	32	58,6	42,2	0,72	62,8	1,07	71,3	51,8	122,9	152,7	138,3	L	-	-	-
TB4	PROMEDIO	20,2	35,1	48,9	36,7	65,9	48,9	0,75	75,7	1,19	63,8	62,1	120,6	162,4	134,4		13,6	27,1	166,3
	B13	18,4	34,1	44,4	33,2	66,4	44,4	0,67	62,2	0,94	68,9	74,3	144,1	144,4	126,9	R	15,8	32	-
	B33	18,6	37,8	43,8	32,1	65,1	43,8	0,67	57,2	0,88	68,7	83,4	145,9	133,5	148	L	16	30,9	173,6
	B32	27,8	41,9	39,9	36,6	76,3	39,9	0,52	66,4	0,87	74,2	66	131,8	145,8	128,9	R	15,7	30,8	161,8
	B31	21	38,9	41,7	42,7	79,6	41,7	0,52	58,6	0,74	63,4	83	146,3	136,3	143,1	R	15,2	29,6	174,5
	C20	11,7	28,6	37,5	30,4	72,9	37,5	0,51	63,9	0,88	65,3	68,3	139,8	147,9	119	R	14,7	-	167,2
	C19	14,5	36,6	39,1	31	56,3	39,1	0,69	57,9	1,03	52	51,8	103,9	129,3	130,8	?	-	-	-
TB5	PROMEDIO	18,7	36,3	41,1	34,3	69,4	41,1	0,60	61,0	0,89	65,4	71,1	135,3	139,5	132,8		15,5	30,8	169,3
	C23	33	23,8	42,7	42,1	69,5	42,7	0,61	79,1	1,14	17,1	80	129,8	155	104,3	R	28,5	50,1	-
	B27	39,5	37,7	42,1	40,5	62,5	42,1	0,67	91,1	1,46	36,3	66,2	107,3	154,1	130,5	L	28,7	46,3	123,9
	B29	35,6	39,9	71,3	32,4	64,5	71,3	1,11	104,8	1,62	43,4	92,5	125,9	146,9	111,3	R	28,1	50,3	111,6
	B10	34,1	42	56,2	24,8	72,8	56,2	0,77	106,7	1,47	71,3	76,6	146,1	164,5	111,8	L	-	-	117,8
	B11	32,9	40,7	54,7	38,8	71,4	54,7	0,77	99,9	1,40	64,6	96,7	151,4	154,6	82	R	27,8	-	-
	B86	33,9	25,9	55,2	54,7	71,1	55,2	0,78	93,3	1,31	41,5	63,5	100	166,6	124	L	-	-	-
TB6	PROMEDIO	34,8	35,0	53,7	38,9	68,6	53,7	0,8	95,8	1,40	45,7	79,3	126,8	157,0	110,7		28,3	48,9	117,8

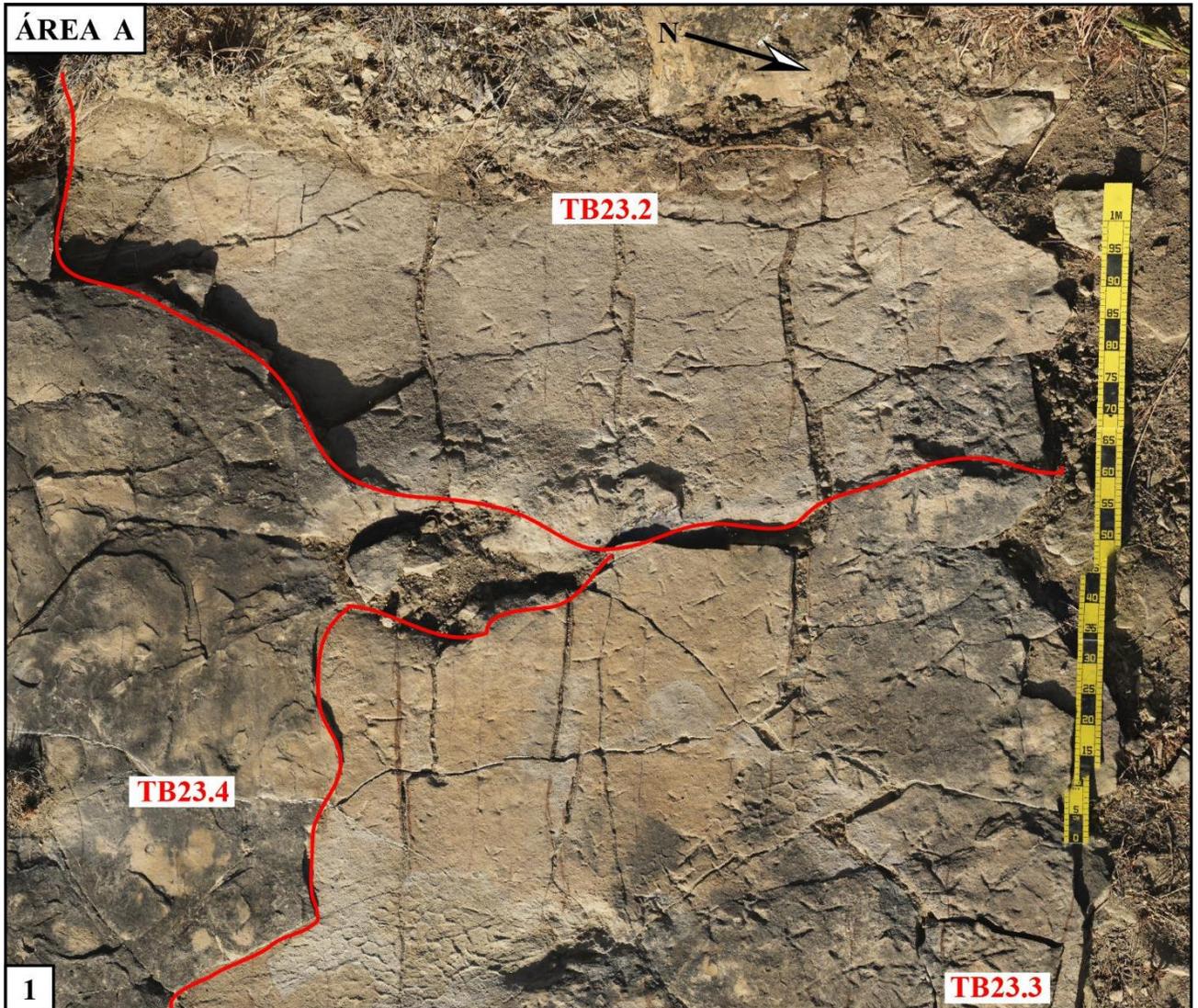
Anexo 3. Mapas de falso color creados a partir del modelo fotogramétrico. Cada mapa posee una escala de color diferente respecto de su topografía. A) Escala de 1 m. B) a E) Escala de 4 m.

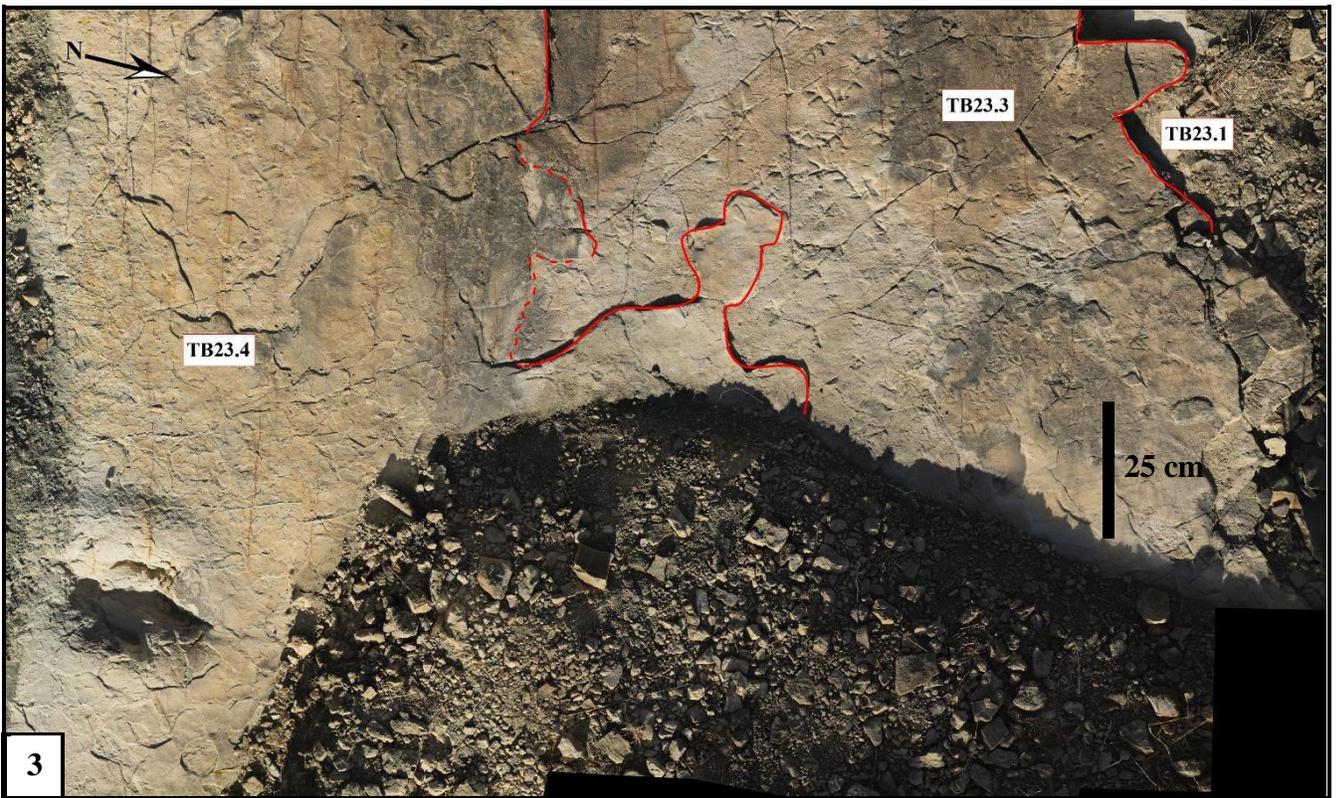
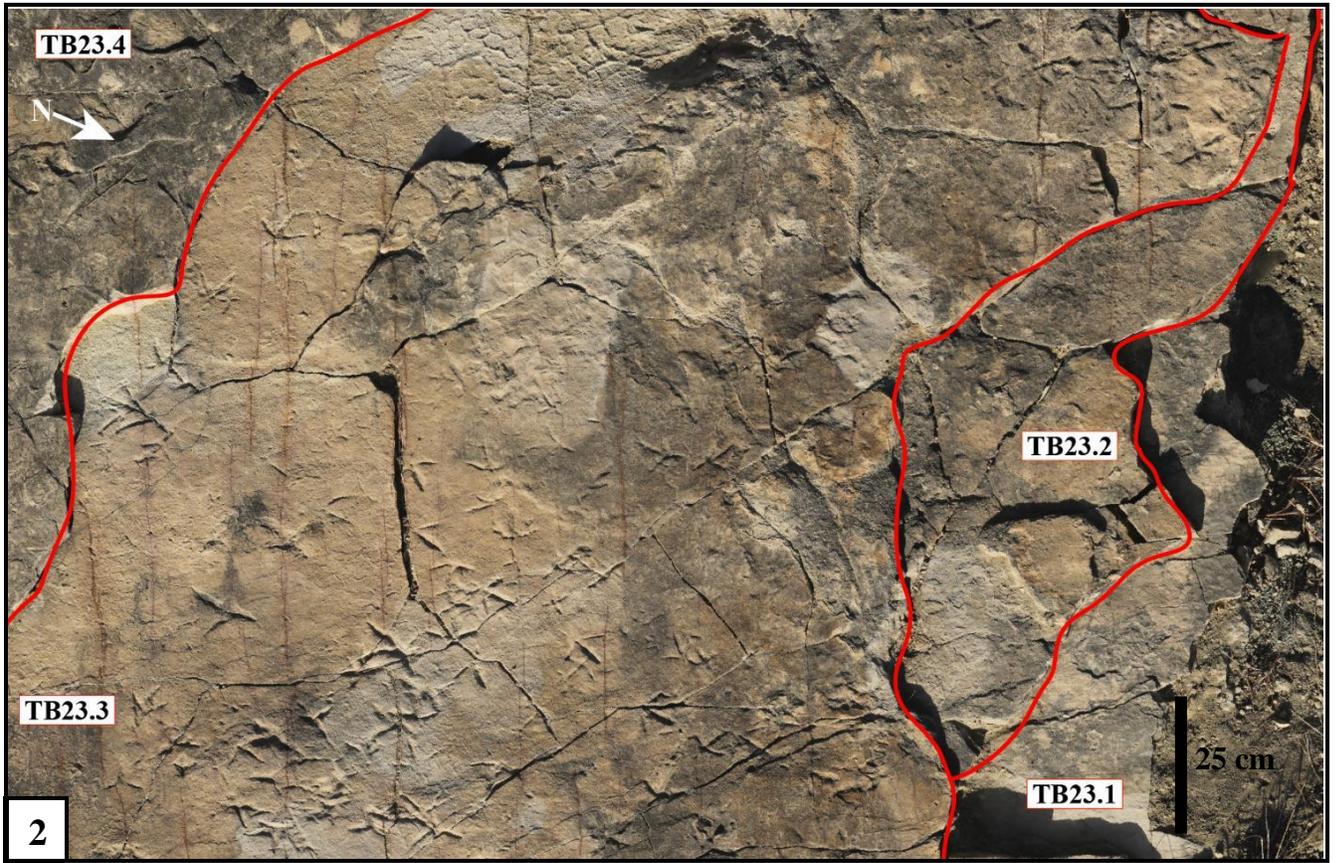






Anexo 4. Áreas de división del yacimiento. 1) área A. 2) área B. 3) área C. La línea roja demarca los límites entre los niveles presentes en cada área. La línea segmentada indica límite difuso. Escala de 1 m (amarillo) y 25 cm (negro).





Anexo 5. Matriz de confusión creada para brindar una estimación de la precisión en la designación de los morfotipos establecidos.

	I	V	II	III	IV	Total
I	56	11	7	0	1	75
V	4	14	0	0	0	18
II	4	2	27	2	3	38
III	2	0	3	8	2	15
IV	0	0	0	0	13	13
Total	66	27	37	10	19	159

Anexo 6. Loadings de ejes discriminantes que comparan los cinco morfotipos designados.

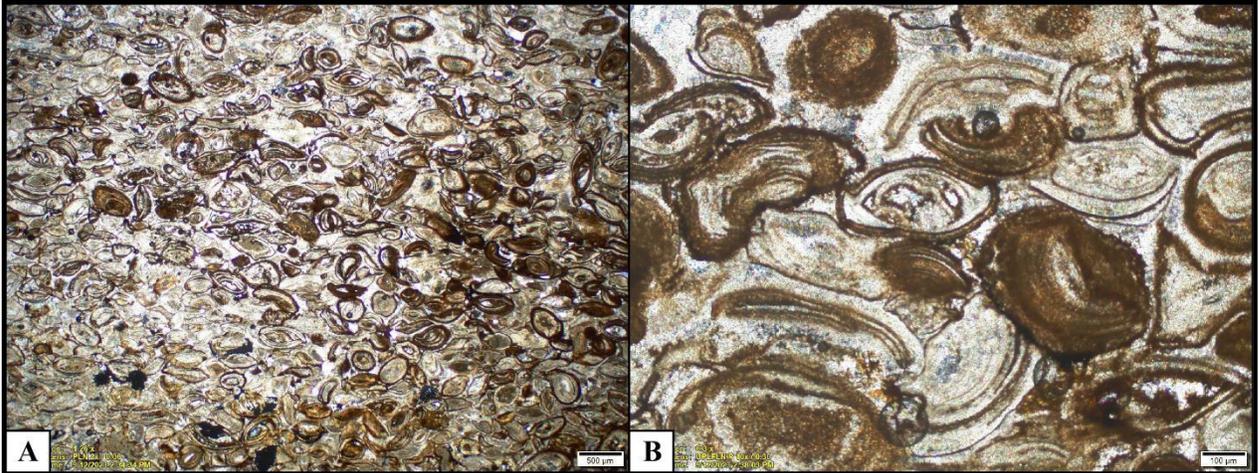
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
LII	2.2245	-1.0833	-0.18467	1.6452
LIII	-8.8286	13.287	45.236	-40.543
LIV	1.1853	0.41439	0.50304	0.42908
FW	16.495	-7.2373	-47.361	37.197
DII-III	1.8698	-6.4124	4.1045	2.6397
DIII-IV	-5.6399	2.5413	-5.0745	-2.9547
DII-IV	7.971	-7.0096	-7.9328	5.7906
FL/FW	13.147	-5.6484	-46.1	51.009

Anexo 7. Análisis MANOVA para los morfotipos designados.

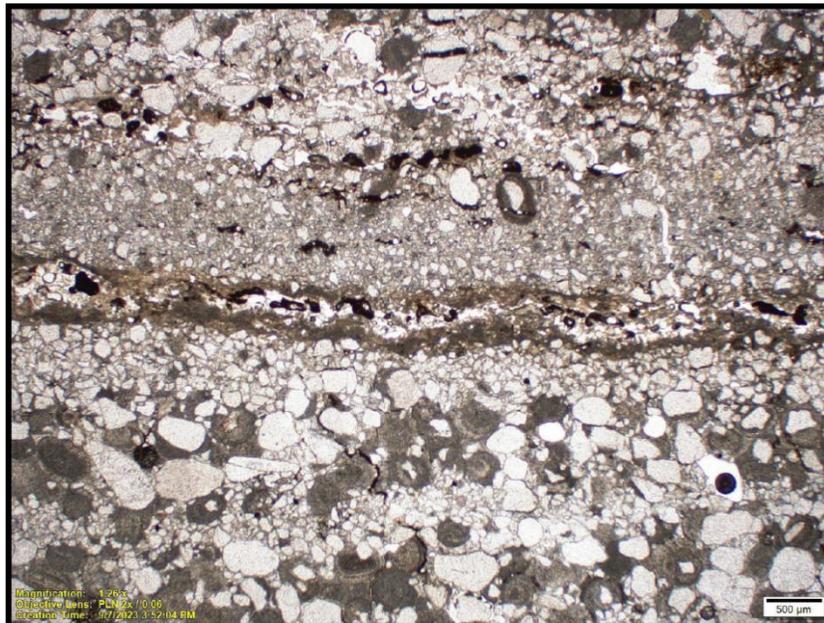
	I	V	II	III	IV
I		0.0054366	3.34E-14	1.87E-08	3.76E-15
V	0.0054366		8.91E-09	0.00015548	2.26E-05
II	3.34E-14	8.91E-09		0.017956	5.55E-09
III	1.87E-08	0.00015548	0.017956		0.040495
IV	3.76E-15	2.26E-05	5.55E-09	0.040495	

Anexo 8. Secciones delgadas de la columna estratigráfica del yacimiento.

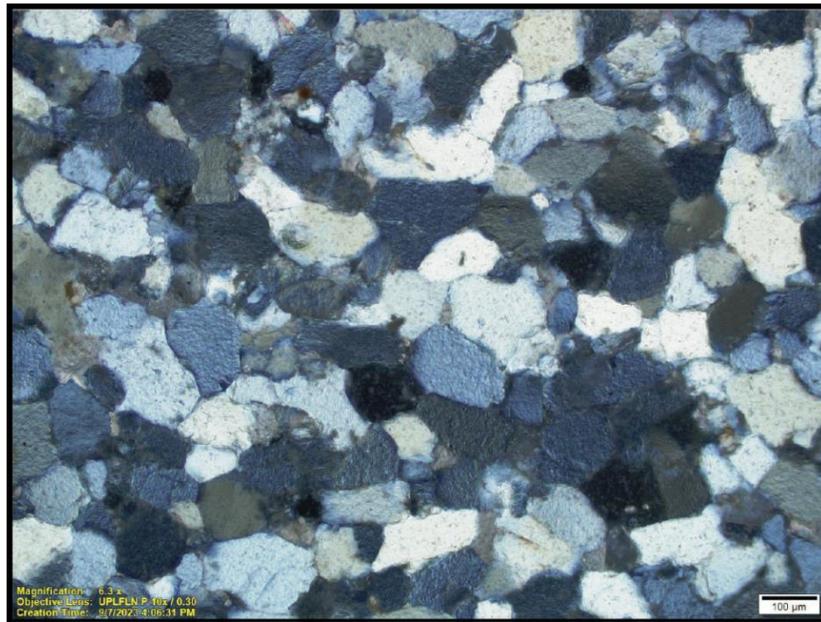
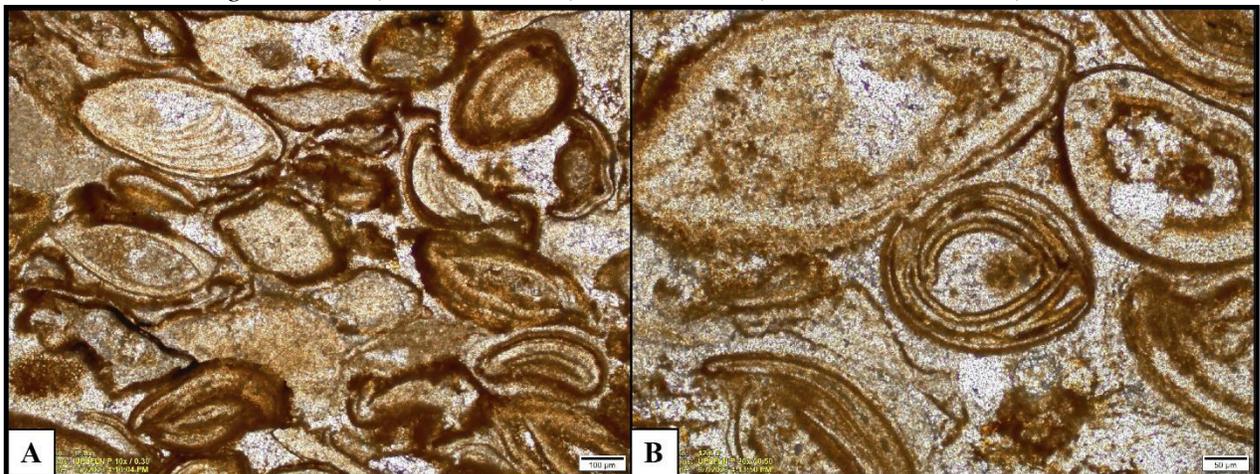
Tramo 1: Caliza *grainstone* (Dunham, 1962) bioclástica. A) Resolución 2x. B) Resolución 10x.



Tramo 2: Arenisca limosa calcárea de grano medio a fino.



Tramo 4: Arenisca cuarcífera.

Tramo 5: Caliza *grainstone* (Dunham, 1962) bioclástica. A) Resolución 10x. B) Resolución 20x.

Anexo 9. Tabla de resultados de porosidad según Beard y Weyl (1973).

So	Size →	Coarse		Medium		Fine		Very Fine	
	Sorting ↓	Upper	Lower	Upper	Lower	Upper	Lower	Upper	Lower
1.0	Extremely well sorted	L 44.7 P 43.1	L 44.7 P 42.8	L 46.6 P 41.7	L 45.6 P 41.3	L 45.7 P 41.3	L 48.7 P 43.5	L 49.8 P 42.3	L 51.4 P 43.0
1.1	Very well sorted	L 42.7 P 40.8	L 44.1 P 41.5	L 44.3 P 40.2	L 43.9 P 40.2	L 44.8 P 39.8	L 47.5 P 40.8	L 49.6 P 41.2	L 51.8 P 41.8
1.2	Well sorted	L 41.2 P 38.0	L 43.7 P 38.4	L 42.5 P 38.1	L 43.9 P 38.8	L 44.7 P 39.1	L 46.0 P 39.7	L 49.5 P 40.2	L 51.9 P 39.8
1.4	Moderately sorted	L 37.4 P 32.4	L 37.6 P 33.3	L 39.4 P 34.2	L 41.0 P 34.9	L 41.9 P 33.9	L 44.1 P 34.3	L 48.1 P 35.6	L 52.6 P 33.1
2.0	Poorly sorted	L 33.5 P 27.1	L 34.9 P 29.8	L 36.4 P 31.5	L 38.0 P 31.3	L 41.8 P 30.4	L 47.3 P 31.0	L 52.7 P 30.5	L 57.0 P 34.2
2.7	Very poorly sorted	L 33.3 P 28.6	L 30.2 P 25.2	L 37.2 P 25.8	L 38.8 P 23.4	L 48.3 P 23.5	L 55.0 P 29.0	L 57.8 P 30.1	L 63.2 P 32.6
5.7									

1.000 0.710 0.500 0.350 0.250 0.177 0.125 0.088 0.044

Median Diameter, mm