

PISADAS EN LAS ARENAS DEL TIEMPO: PISADAS DE VERTEBRADOS Y LA INTERPRETACION DE PALEOAMBIENTES SEDIMENTARIOS. PERSPECTIVA HISTORICA Y PRINCIPALES APLICACIONES

William A. S. SARJEANT¹

ABSTRACT: *FOOTPRINTS IN THE SANDS OF TIME: VERTEBRATE FOOTPRINTS AND THE INTERPRETATION OF ANCIENT ENVIRONMENTS. HISTORIC PERSPECTIVE AND MAIN USES.* Fossil vertebrate footprints were first scientifically reported from Scotland in the 1820's, the earliest work on their experimental simulation being undertaken in England. Discoveries in Germany in the 1840's heralded a widening of knowledge and caused prolonged controversy concerning the identity of the trackmakers, only resolved 120 years later. Footprints are of value today as evidence for the existence of animals unknown from osteological remains and for the direct information they provide concerning the behaviour of long-extinct vertebrates- in particular, their gait and their social behaviour.

KEY WORDS: Vertebrate footprints, history of study, *Chirotherium*, biostratigraphy, palaeoecology, behaviour.

PALABRAS CLAVE: Pisadas de vertebrados, Historia de su estudio, *Chirotherium*, Bioestratigrafía, Paleoecología, Etología.

*Las vidas de todos los grandes hombres
nos recuerdan que podemos hacer nuestras vidas sublimes,
y que al partir, dejamos atrás
pisadas en las arenas del tiempo.*

H.W. Longfellow

Estas palabras del poeta norteamericano, escritas en 1838, fueron muy citadas a finales del siglo pasado y a principios del presente, por los padres de familia y los maestros de escuela tratando de persuadir a niños mal dispuestos al estudio a dedicarse más a sus trabajos escolares. Sin embargo, como un momento de reflexión demostrará, la imagen de Longfellow tiene sombras, intencionadas o no, que la hacen de persuasión dudosa. Las pisadas en la arena de playa serán borradas al regreso de la marea, mientras que las pisadas en dunas son rápidamente destruidas por el transporte y depositación de los granos de arena, y el movimiento de las dunas. De los millones de pisadas impresas diariamente en la arena por animales y hom-

bres, sólo aquellas pocas que se han formado en sustratos especiales, tienen una mínima oportunidad de perdurar para convertirse en parte del registro fósil. Por cierto, Longfellow reconoció lo extraordinario que era este proceso: quizás estaba insinuando indirectamente que la fama por lo general es pasajera, que raramente persiste algunas breves horas o días.

Seguramente, Longfellow debió haber sabido que se encontraban pisadas en el registro geológico. En la década de 1830, este hecho causó muchos comentarios excitantes, tanto en los diarios populares como en los científicos, en ambos lados del Atlántico.

Por supuesto, debió haber habido observaciones previas de huellas fósiles. Los bosquimanos del suroeste de Africa, no solamente ya habían observado las pisadas fósiles de los dinosaurios, sino también poseían una idea acerca de la criatura que había hecho esas huellas, la cual era muy parecida a un dinosaurio (F. Ellenberger, *com. pers.* con D.J. Mossman). Un paleontólogo alemán, H. Kirchner (1941), especula-

¹ Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, 114 Science Place, Saskatoon SK S7N 5E2, Canada.



Figura 1. El dragón de Drachenfels, Alemania. Una ilustración de Athanasius Kirchner, *Mundus subterraneus*, Tomo VIII, Amsterdam 1665.

ba que era el hallazgo de huellas de dinosaurio en el valle de Río Rin lo que generó la leyenda del dragón que fue muerto por Siegfried (figura 1). Un ejemplo de leyendas posteriores lo constituye la laja con impresiones de pisadas que se encuentra en el vestíbulo de la Iglesia de Cristo, Higher Bebington, Cheshire, Inglaterra, localmente llamada "La uña del Diablo" (Sarjeant, 1974, figura 8). También existen registros que indican que en 1802, un niño labrador de Massachusetts llamado Pliny Moody encontró huellas de pisadas con tres dígitos en las areniscas rojas del valle de Connecticut junto a South Hadley (figura 2), a las que consideró como las pisadas del cuervo de Noé. El folklore de las pisadas es verdaderamente un campo fértil para la investigación y la especulación.

LOS PRIMEROS ESTUDIOS CIENTIFICOS

Fue en la prosaica Escocia, sin embargo, que el estudio científico de las pisadas fósiles de los vertebrados dió comienzo. Alrededor del año 1824, el Sr. Carruthers de Dormont, notó en la cantera de areniscas rojas de Corncockle Muir, Dumfries-shire, una laja conteniendo 24 huellas distintas de los pies de un animal cuadrúpedo. El tomó la laja y la presentó al Reverendo Henry Duncan, ministro de la Iglesia Ruthwell y, tal vez, la persona más erudita de los alrededores. Tanta fue la impresión del Rev. Duncan que decidió incorporar la laja a la pared de la casa de

verano de su quinta, donde la pisadas podrían ser expuestas fácilmente a los visitantes.

Más que eso, el descubrimiento no sólo lo entusiasmó lo suficiente para hacer que visitara los yacimientos y buscara más lajas con pisadas (véase figura 3), sino que también lo impulsó a buscar información, por medio de un reconocido experto en fósiles, sobre la naturaleza del productor de las pisadas. Con este fin le escribió a un colega eclesiástico y distinguido científico, el Reverendo William Buckland, Catedrático en Geología de la Universidad de Oxford, al cual le envió moldes de las pisadas para su estudio.

Buckland poseía una de las inteligencias más fértiles de los científicos del siglo XIX. Entre muchos de sus logros, él contribuyó algunos de los términos y conceptos básicos de la estratigrafía del Jurásico, describió el primer dinosaurio (*Megalosaurus*), hizo las primeras observaciones sobre faunas fósiles de cuevas, diseñó parte del sistema de alcantarillado de Londres y, fue el primero en demostrar el uso de fertilizantes minerales en agricultura. Naturalmente, las pisadas despertaron el interés de Buckland, llevándolo a especular sobre la naturaleza del productor de las mismas. Tomando en cuenta el ancho de la pista y la pequeñez de la zancada, se imaginó, aún despierto y escribiendo en la madrugada, que el productor de las pisadas pudo haber sido una tortuga. Afortunadamente, Buckland tenía una tortuga como mascota en el jardín, entonces, habiendo despertado a su esposa y



Figura 2. La Cantera "Moody Foot Mark", South Hadley, Massachusetts. Una ilustración de Edward Hitchcock, *Incología de La Nueva Inglaterra*, Boston 1858.

persuadido a cubrir la mesa de la cocina con una masa de harina, trajo al pequeño reptil y lo indujo a caminar a través de la superficie del preparado. El resultado se pareció mucho a las huellas de Corncockle Muir. Subsecuentemente, Buckland hizo demostraciones semejantes ante una audiencia, que las encontró cómicas (Anón., 1828; Gordon, 1894: 217; Murray, 1919: 7-8), pero también convincentes.

Estas demostraciones resultaron verdaderamente notables para la época, porque fueron las primeras ocasiones en las cuales un científico logró, por medio de experimentación, simular una estructura observada en rocas sedimentarias. Sin embargo, las observaciones de Buckland fueron acertadas en algunos aspectos y equivocadas en otros. Ciertamente era que el animal productor de las pisadas fue un reptil que dejaba sendas anchas y tenía zancada corta, muy parecidas

a las de la tortuga de Buckland. No obstante, estas semejanzas no resultarían de un caparazón duro y ancho. En cambio, eran evidencias del inicio de la vida terrestre. El productor de las pisadas, probablemente un anfibio caseosaurio (véase Haubold, 1971: 36-37), poseía simplemente una locomoción ineficaz, con los pies extendidos hacia afuera del cuerpo.

La exposición de Duncan sobre las huellas, a la Sociedad Real de Edimburgo el 7 de enero de 1828, fue reportada en diversos diarios científicos, y junto a los experimentos de Buckland, encendieron bastante interés popular en Escocia y otros lugares. Este fue intensificado durante la próxima década, por hallazgos de bellas pisadas conservadas en areniscas rojas en el sur de Alemania y Cheshire (Inglaterra). Las huellas fueron las de un animal normalmente cuadrúpedo, bípedo a intervalos, con un par de pies mucho



Figura 3. Huellas de vertebrados, *Chelichnus duncani* (Owen), de las areniscas rojas del Triásico de Annandale. Una ilustración de Sir W. Jardine, *La Icnología de Annandale*, Edimburgo, 1836. (x 0,12).

más grande que el otro. El par de pisadas de mayor tamaño atrajo más atención. Tenía casi las proporciones de una mano humana, con dedos largos como los de las manos, terminando en garras puntiagudas; un dígito, el más externo, era como un pulgar opuesto. Las pisadas más pequeñas tenían dedos mucho más cortos que los otros, el más externo era opuesto también (figura 4).

Las areniscas donde se preservaron, como las de Escocia; fueron datadas sin precisión alguna, hecho que permitió una amplia gama de especulaciones sobre el carácter del productor de las pisadas. La primera sugerencia fue hecha por Voigt (1835), quien tomando en cuenta el bipedalismo intermitente, pensó que las pisadas habían sido hechas por un simio gigante; pero muy pronto cambió de idea, sugiriendo alternativamente (1836) que el productor de las pisadas fue un oso de caverna, *Ursus spelaeus*. El gran Alejandro von Humboldt pensó que el productor de las pisadas fue una criatura marsupial tipo canguro (1835); mientras otro alemán, Link (1835), sugirió algo más improbable: un sapo gigante. Kaup (1835), cuando decidió ponerle un nombre en latín a las huellas, demostró su inseguridad acerca de si el productor de las pisadas fue un mamífero o un reptil, ya que propuso dos nombres genéricos, llamando las huellas

Chirotherium o *Chirosaurus* y así, accidentalmente, estableció un antecedente al dar el nombre genérico, no a los restos de las partes del cuerpo de un animal, sino a la impresión que habían producido en la superficie del sedimento.

En la década siguiente, llegó a saberse que las areniscas rojas eran de edad pre-Jurásica, tal vez hasta del Paleozoico Superior. En este tiempo, se desarrolló otra idea aún más extraña. En sedimentos de los *Coal Measures* europeos se hallaron huesos y especialmente cráneos de anfibios enormes, los cuales a causa de la naturaleza de los dientes fueron llamados laberintodontes. Sir Richard Owen (1842) propuso que las huellas de *Chirotherium* debieron ser las de esos anfibios. Por otra parte, ya que los equivalentes de los supuestos pulgares apuntaban, no al interior, sino al exterior, él creyó que eran criaturas semejantes a un sapo que caminaban muy torpemente, cruzando los pies al dar cada paso! (figura 5). A pesar de lo absurdo de esta idea, tanta era la autoridad de Owen, que los productores de las pisadas fueron llamados "laberintodontes con manos en los pies" (*hand-footed labyrinthodonts*).

Hoy en día, cualquier paleontólogo competente podría reconocer los rasgos inmediatamente al mirar las huellas, y demostrar lo absurdo de esa idea. Ante todo, ese tipo de marcha es extremadamente torpe y; además, la morfología de las pisadas definitivamente no concuerda con la hipótesis de Owen. La gran desigualdad de tamaño entre los pies anteriores y los posteriores, las conspicuas garras en los cuatro pies y el diseño elaborado de las escamas preservadas en las mejores impresiones, son rasgos que no se encuentran en ningún anfibio, vivo o fósil. Sin embargo, a mediados del siglo XIX, cuando los esqueletos post-craneales de anfibios eran tan mal conocidos, tal morfología (y hasta esa forma de marchar) debió haberles parecido perfectamente posible.

Lo que resulta más difícil de comprender, es la poca consideración que se le dio a la naturaleza de los estratos que contenían las pisadas. Al confrontar con análogos modernos, debió haberse comprendido que éstos eran sedimentos de un ambiente árido (no un desierto puro, pero tal vez un semidesierto). Sapos gigantes y cualquier otro tipo de anfibio gigante no podrían haber vivido bajo esas condiciones; y aunque los canguros imaginados por Humboldt lo hubieran pasado suficientemente bien, los osos de las cavernas y los simios gigantes habrían tenido dificultades para sobrevivir. Sin embargo, en cuanto a lo que yo se, ninguno de los científicos de aquel tiempo dio consideración alguna a los paleoambientes, al enunciar sus ideas. Sólo tenían en cuenta la morfología de las pisadas.

Esto es lo más sorprendente, porque en algunos de los primeros documentos sobre pisadas fósiles, se advierte no sólo un gran conocimiento sobre las características del sedimento sino también el deseo de

hacer deducciones sobre dichas observaciones. George Fairholme declaró que todos los sedimentos habían sido depositados rápidamente en el diluvio de Noé. Con todo, su descubrimiento de pisadas en los *Coal Measures* de Midlothian, Escocia, lo obligó a creer que algunos de los animales habían sobrevivido aquel diluvio, al menos por un período de tiempo. Con razón suficiente, pensó que los sobrevivientes debieron haber sido criaturas anfibia, como las tortugas. Aunque hoy en día rechazáramos las premisas de Fairholme, sus deducciones siguen siendo razonables (1833: 344-345):

Estas pisadas fósiles tienen toda la apariencia de aquellas expuestas en un banco de arena reciente. Estas, a veces, indican una marcha corta y reptante, con los pies empujando hacia afuera, y son como las que uno supone que haría un anfibio. Si las huellas hubieran sido impresas en arcilla, en vez de arena, podríamos suponer que el aire la hubiera endurecido, para que pudieran ser preservadas por un largo tiempo antes de ser cubiertas. Pero ése no es el caso; por lo tanto no tenemos duda alguna que fueron ocasionadas por algún animal que regresaba a un banco de arena en la costa, en el cual las pisadas se secaron a causa del retiro de la marea; y que el retorno de las aguas extremadamente cargadas (como debieron haber estado) de sedimentos diluviales, cubrieron inmediatamente el estrato anterior, y como resultado preservaron completamente esas interesantísimas y solitarias indicaciones de una raza ante-diluvial que aún sigue viviendo.

Un cuidado aún mayor en la observación es evidente en las obras del eminente geólogo y escritor escocés, Hugh Miller, cuando relataba una visita al Museo de Warwick (1847: 190-191):

En una gran laja... pudimos ver las pisadas de algún batracio sin cola, el cual andaba muy a su agrado, hace varios cientos de miles de años, como la oveja del cuento de niños "arrastrando la cola detrás de ella". Hay un rastro doble de pisadas en la laja, correspondientes a los pies derechos e izquierdos, en el medio de los dos, yace a lo largo, el canal formado por la cola (un canal continuo, pero algo serpenteante, que indica el andar). La criatura a mitad del trayecto se acostó a descansar, aparentemente no tenía mucho que hacer, y su abdomen formó debajo de ella, una pequeña cavidad en la arena. Al levantarse de nuevo, se desparramó un poco; y la parte posterior del cuerpo, al ponerse en movimiento, rozó parte de la superficie que proporcionaba el apoyo principal al movimiento, en dos curvas como ondas. Las marcas de la otra laja de la misma formación hacen saber los quehaceres de uno de los primeros

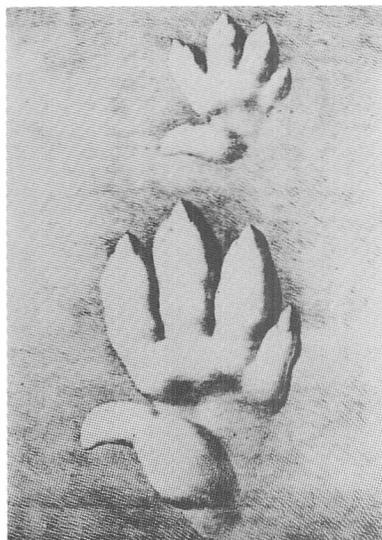


Figura 4. Una de las primeras ilustraciones de las pisadas que parecían manos del sur de Alemania (Sickler, 1834) (x 0,33).

quelonios, como si un editor provincial escribiera para su diario sobre su patrocinador Don Reptil Cualquiera. El quelonio aparentemente se desplazó hacia abajo, en una cuesta arenosa y húmeda, canalizada por marcas onduladas, rumbo a un abrevadero. El caminaba despacio, lo cual es propio de un gran reptil; a cada paso que daba, ponía en tierra todo su peso, dejando una profunda huella marcada en doble hilera tras él. Y sin embargo, si su ánimo no hubiera sido tan firme, tal vez habría llegado a inquietarse, ya que entonces los cielos del sur estaban oscurecidos por una tempestad y una lluvia tronante, a una milla escasa de ahí, la cual amenazaba mojarle hasta los huesos. Llegó con grandes gotas redondas, conducidas oblicuamente por un ventarrón del sur, que golpeaban la arena como un pequeño tiro a un ángulo de sesenta grados. Cómo le fue al viajero en esa ocasión, no se sabe; pero es claro y palpable que debió haber sido un sujeto firme, y que las pesadas gotas globulares hicieron una impresión mucho menos marcada en la arena consolidada por sus pasos, que cuando cayeron sobre la superficie suelta alrededor de él.

Las pisadas de Alemania habían sido reconocidas con anterioridad como de edad triásica. Por medio de analogía de las características del sedimento, originalmente se le asignó una edad similar a un estrato con pisadas de Dumfriens-shire y Cheshire (Harkness, 1850a, b). En todo caso, después de un lapso de seis años se empezó a creer que, aunque esta asignación podría ser bastante acertada para el estrato de Cheshire, no así para los estratos escoceses que eran decididamente más viejos, claramente de edad pér-

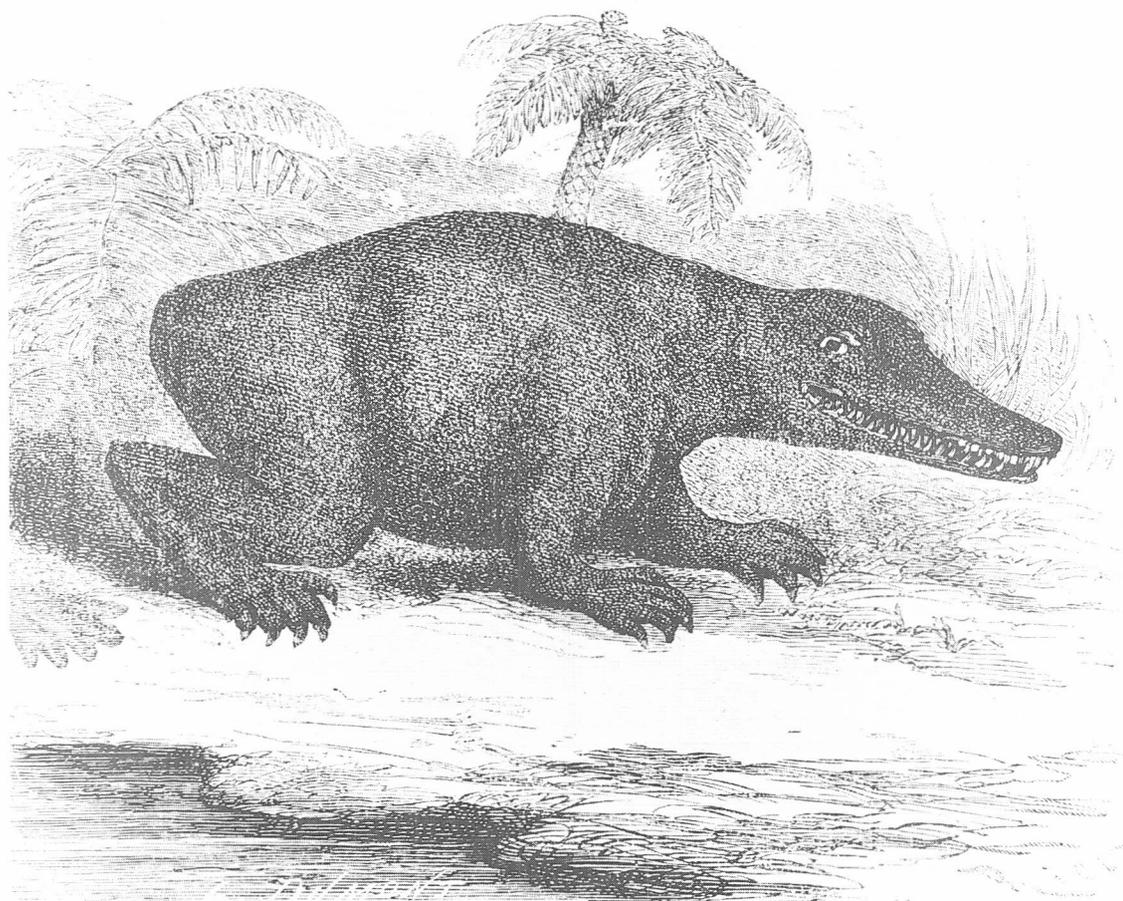


Figura 5. El "laberintodonte con manos en los pies". Una ilustración de Louis Figuier. *El mundo antes del Diluvio*, Londres 1860.

mica (Binney, 1856). Las huellas en sí, ayudaron a demostrarlo, ya que los productores de las huellas de las areniscas de Cheshire evidenciaron mejores características motrices que las lentas y pesadas criaturas que habían hecho las pisadas encontradas por Duncan.

Pocos años antes, otro eclesiástico, el Reverendo Edward Tagart, había descubierto en las areniscas del Wealden (Cretácico Inferior) de Sussex algunas pisadas con tres dígitos, de talla mucho más grande que cualquier otra pisada encontrada en la *New Red Sandstone*. El las envió para ser exhibidas en la Sociedad Geológica de Londres en 1846, y en una carta acompañante escribió: "el Dr. Harwood sospecha que las pisadas son del *Iguanodon*". Sin embargo, esta sugerencia quedó sin mencionarse en las Actas de la Sociedad; las pisadas no fueron ilustradas y sólo se describieron como "marcas... de gran tamaño", con el comentario: "no aparece ahí... ninguna evidencia decisiva sobre su origen".

El problema fue que los cuerpos trífidos, como serían llamados tiempo después (Beckles, 1951; véase también figura 6) fueron colocados de una forma que los hizo aparecer como si hubieran sido producidos por un bípedo. En aquel tiempo, los dinosaurios en general, y en particular el *Iguanodon*, eran considerados como cuadrúpedos. (La reconstrucción del *Iguanodon* hecha por Waterhouse Hawkins para la exhibición de 1851, bajo las instrucciones de Owen, ejemplifica bien las ideas populares de entonces: todavía puede ser examinada, puesto que aún queda en los jardines del Palacio de Cristal en Sydenham).

Por otra parte, en los Estados Unidos, Edward Hitchcock había empezado a estudiar seriamente las huellas del Valle de Connecticut. Creyendo que habían sido hechas, no por el cuervo de Noé, sino por aves de mayor antigüedad, las nombró "*ornithoidichnites*" como lo hizo con otras impresiones similares. El conocimiento actual no puede reprochar a Beckles (1852) por haber aplicado ese término a las pisadas

de Sussex, y por asumir que fueron hechas por un ave de tamaño aún mayor que la gigante.

En un comentario sobre un nuevo descubrimiento en Sussex, "T.R.J." [T. Ruper Jones] (1862) puso en duda esta deducción. Repitiendo accidentalmente al perceptivo Dr. Harwood, Jones se dio cuenta de que el pie posterior del *Iguanodon* también tenía tres dígitos, y siendo de talla correcta, concluyó:

Nosotros podríamos, por lo tanto, permitirnos atribuir provisionalmente estas huellas al *Iguanodon*, el cual seguramente se revolcó en las aguas del Wealden y frecuentó sus bancos de arena y lodo (quién tuvo un pie de gran tamaño con tres dígitos) y el cual, como otros cuadrúpedos (por ejemplo, el tapir) por lo general, sino siempre, plantaba sus pisadas en una sola serie, dejando como rastro una sola hilera de impresiones trífidadas con dedos anchos, a veces mostrando ambas marcas de dedos y talones, otras veces sólo de los dedos, de acuerdo a la firmeza del lodo o arena por donde caminó.

Es evidente que Jones todavía asumía que el *Iguanodon* había sido un cuadrúpedo, porque aquí se refiere a los "excelentes modelos" del Palacio de Cristal. Su teoría sobre la marcha del dinosaurio parece haber argumentado que los pies posteriores caían sobre las posiciones exactas de los pies anteriores, borrando así las marcas que habían hecho.

Parece ser que Jones no consideró la posibilidad que *Iguanodon* pudo haber sido un bípedo, pero aún así, esa idea debió haberle pasado por la cabeza. Cuatro años antes, Joseph Leidy, al describir los huesos de un dinosaurio (*Hadrosaurus*) de Nueva Jersey, y al darse cuenta de la gran desigualdad de tamaño entre los miembros anteriores y posteriores, sugirió que pudo haber sido, por lo menos, bípedo parcialmente (1858, 1859). Se estableció su analogía con el *Iguanodon*; y si un dinosaurio fue bípedo ¿no pudo haberlo sido el otro también?

De cualquier modo, a pesar de la equivocación de Jones sobre la marcha, por un tiempo pasó inadvertido que las pisadas del Wealden eran de dinosaurios, no de aves, y por lo general aquéllas del *Iguanodon*. En todo caso, la cuestión sobre la marcha exacta de este reptil persistió mucho tiempo sin resolverse. Un siglo después, cuando se encontraron dos hileras paralelas de huellas en una cantera en Herston, Isla de Purbeck, Dorset, se consideró inadvertidamente que éstas representaban los pasos graves del pie derecho y el izquierdo del mismo dinosaurio de marcha lenta (Anón. 1962: 170). Desde entonces, se dedujo que la zancada corta resultó a causa de que "el animal caminaba hacia arriba de lo que fue antes un declive escarpado; su peso fue absorbido claramente por la punta del pie", ya que las impresiones que dejaron los dedos eran de hasta dos pulgadas (5 cm) de profun-

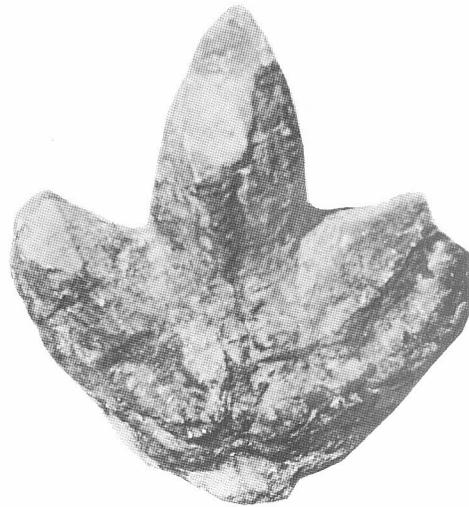


Figura 6. Un "cuerpo trífidado" de los que se encontraron en Sussex, los que luego se demostraría que eran pisadas de dinosaurios iguanodontes. Un espécimen de la Oberkirchner Sandstein (Cretácico Inferior) en el Museo de la Universidad de Göttingen, Alemania (x 0,4). (Fotografía del autor).

didad, en tanto que "las marcas de los talones son tan superficiales, casi indistinguibles" (Swaine, 1962).

Desafortunadamente para estas interpretaciones, otras excavaciones realizadas en Herston tiempo después, revelaron que las dos hileras de pisadas se apartaron! (Charig y Newman, 1962). Estas fueron hechas, no por un único *Iguanodon* que se arrastraba laboriosamente, sino por dos reptiles que se movían rápidamente plantando un pie delante del otro casi en línea recta. El hecho de que los dedos hayan sido impresos con más profundidad que los talones fue porque los Iguanodontes se desplazaban muy rápido!

EL PROBLEMA DEL *CHIROTHERIUM* FUE RESUELTO

La cuestión sobre la identidad del productor de las huellas de *Chirotherium* siguió siendo el centro de la controversia. El botánico W.C. Williamson sugirió (1867) que las impresiones de las pisadas que parecían manos pudieron ser las de cocodrilos, pero esta hipótesis no atrajo apoyo alguno. Aún después de que el zoólogo L.C. Miall, en un reporte a la Asociación Británica para el Avance de la Ciencia (1874), atacó la teoría de Owen y en su lugar propuso que las huellas eran de dinosaurios, la autoridad y el reconocimiento del gran anatomista hacían sus opiniones tan incuestionables que casi todos los zoólogos continuaron creyendo en los "laberintodontes con manos en los pies" (por ejemplo Beasley, 1890; Matley, 1912). Sólo cuando otro zoólogo, D.M.S. Watson (1914), señaló que la pista era demasiado angosta pa-

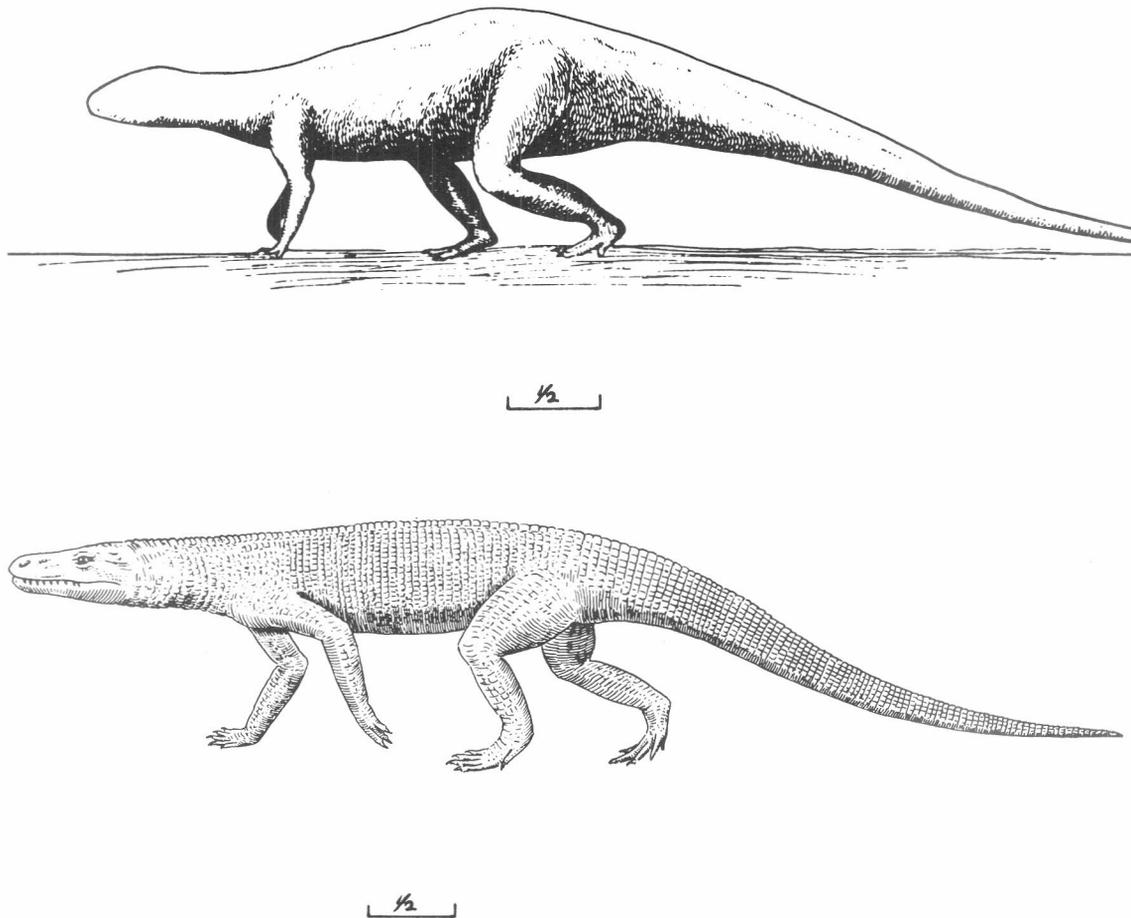


Figura 7. La teoría y la realidad: La reconstrucción del productor de las huellas *Chirotherium* hecha por Soergel (1925) comparada con la restauración de *Ticinosuchus* elaborada por Krebs (1965).

ra haber sido hecha por un anfibio, la teoría de Owen fue finalmente descartada.

El estudio más pormenorizado de *Chirotherium* fue hecho por un paleontólogo alemán, Wolfgang Soergel (1925). Su trabajo merece ser mejor conocido, puesto que es uno de los mejores exponentes de una minuciosa labor paleontológica. Al hacer comparaciones con los restos óseos del pie del reptil triásico de Sudáfrica *Euparkeria*, Soergel demostró que el dígito opuesto no era el dígito I (el pulgar de un humano) sino el dígito V (el dedo meñique); por lo tanto, no había necesidad de aquella marcha elaborada de pies cruzados imaginada previamente por Owen. La profundidad relativa de *manus* (las manos) y *pes* (los pies), demostró que el productor de las huellas, aunque cuadrúpedo esencialmente, tuvo los miembros anteriores cortos y menudos, y los miembros posteriores mayores y más fuertes. En consecuencia, debió haber cargado la mayor parte del peso

sobre la pelvis, y debió haber tenido, como contrapeso del cuerpo, una cola grande y pesada. Además, ya que nunca se registraron impresiones de arrastre de la cola, ésta seguramente fue llevada sin tocar el suelo. La longitud del cuerpo del animal que generaba las huellas más comunes (*C. barthi*), fue calculada por Soergel, a partir del tamaño de la zancada y la pisada, en aproximadamente 3 pies (1 m), con una cola de longitud comparable. Darle una longitud total de 8 pies (2,5 m) a la cabeza y al cuello, le pareció probable. Soergel concluyó que el productor de las huellas fue un reptil tecodonte, seudosuquio, miembro de un grupo ancestral a ambos, los *Crocodylia* y los dinosaurios.

En ese tiempo, no se conocía a ningún seudosuquio de tamaño tan grande. Sin embargo, en el lapso de una década, Friedrich von Huene describió de Brasil el género *Prestosuchus*, en efecto aún mayor que el productor de huellas postulado por Soergel, el cual

tenía una longitud de 15 pies y 6 pulgadas (4,7 m) exactos (véase von Huene, 1942). Más tarde, en 1965, Bernard Krebs reportó del Triásico de Suiza a un candidato ideal como productor de huellas, el reptil pseudosuco *Ticinosuchus*. La restauración del *Ticinosuchus* que realizara, es tan semejante a la del *Chirotherium* hecha por Soergel, que esto demuestra sin duda alguna la posibilidad de reconstruir un animal solamente a partir de sus huellas (figura 7).

PISADAS COMO EVIDENCIA DE CRIATURAS QUE AUN NO SE DESCUBREN

Desde los primeros descubrimientos, las pisadas fósiles han sido importantes como indicadores de la presencia de animales en tiempos cuando, y en lugares donde, los restos óseos no han sido encontrados. Las circunstancias bajo las cuales se preservan los huesos no coinciden con aquéllas favorables para la preservación de las pisadas. Los restos osteológicos, por lo general, perduran cuando ha habido una acumulación inmediata de sedimentos, que sepulta los huesos suficientemente rápido para prevenir su destrucción por medio de animales en busca de alimento o por ataque bacterial, de algas, de hongos y otros organismos que inducen la putrefacción. Las pisadas para perdurar, requieren un período de exposición moderadamente largo, permitiendo así la completa desecación del sustrato antes que sea invadida por aguas que las sepultan bajo nuevo sedimento; y que el sustrato sea saturado y el corte rellenado. Todos los restos de animales muertos que se encuentran en las orillas de un río recientemente inundado, los cuales no han sido destruidos ni removidos por animales durante ese intervalo de inundación, pueden ser transportados por las aguas fluviales y ser sepultados en algún lugar río abajo.

Es cierto que resulta posible considerar circunstancias bajo las cuales tanto los huesos como las pisadas pueden preservarse en el mismo estrato; pero éste es un evento tan extraordinario que no puedo recordar ningún ejemplo. Por el contrario, existen muchos casos en los cuales las pisadas han proporcionado la primera prueba de la existencia de vertebrados de un período o una región en particular.

A veces, el descubrimiento de pisadas ha conseguido poner en tela de juicio ideas preconcebidas. Cuando William Logan exhibió pisadas de los *Coal Measures* del Pennsylvaniano de Nueva Escocia a la Sociedad Geológica de Londres el 23 de marzo de 1842, demostró por primera vez la existencia de vertebrados terrestres durante el período Carbonífero (figura 8). Esta idea fue tan novedosa que nadie la creyó. No se publicó nada sobre su hallazgo en los trabajos de la Sociedad y tampoco se dio crédito a su descubrimiento. La aceptación de esta desconcertante revelación se produjo sólo cuando se hallaron huesos de vertebrados terrestres, dos años después en los

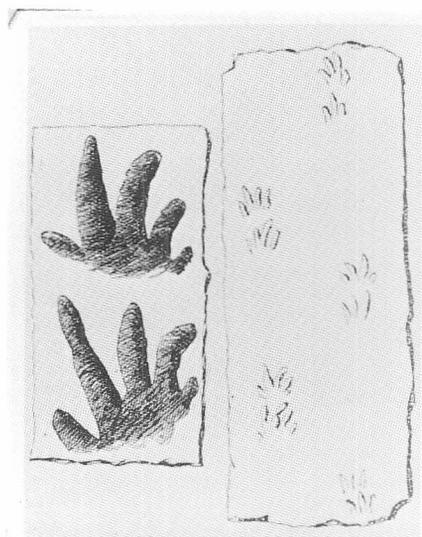


Figura 8. Pisadas de vertebrados (*Hylopus logani* Dawson) de los *Coal Measures* de Nueva Escocia. Estas proporcionan la primera evidencia conocida de vida terrestre en el Carbonífero. Una ilustración de J. William Dawson, *Algunos puntos notables de la ciencia de la tierra*, Londres 1893 (izquierda x 1,6; derecha x 0,4).

Coal Measures de Alemania y de Estados Unidos (véase Sarjeant y Mossman, 1978).

A veces las pisadas llenan un vacío mayor en el historial osteológico. En los estratos del Paleozoico superior están abundantemente representados por restos óseos, pequeños anfibios de varios tipos, y también se los conoce con baja frecuencia en el Jurásico; aún así, entre esos dos períodos, sus restos óseos se desconocen. Sin embargo, ya que sus pisadas se encuentran en estratos del Triásico, sabemos con seguridad que hubo anfibios muy pequeños, tipo salamandra, durante ese intervalo estéril (véase Sarjeant, 1975: 303).

En Brasil y en el norte de la Argentina, la Formación Botucatu se extiende sobre una gran área, es un depósito terrestre cuya edad va del Triásico Superior al Jurásico Inferior, que no ha proporcionado huesos todavía. Sin embargo, a partir de sus abundantes pisadas, es posible saber que dinosaurios pequeños y grandes, otros reptiles, y en particular, protomamíferos, estuvieron presentes en abundancia (véase Leonardi y Sarjeant, 1986; también figura 9).

En el Cretácico Inferior de América del Norte, los dinosaurios bípedos y herbívoros afines a *Iguanodon* están ampliamente representados por fósiles, mientras que en el Cretácico Superior abundan los hadrosaurios. Es evidente que el segundo grupo de dinosaurios debió haber descendido del primer grupo, pero no se conocen registros óseos de formas interme-

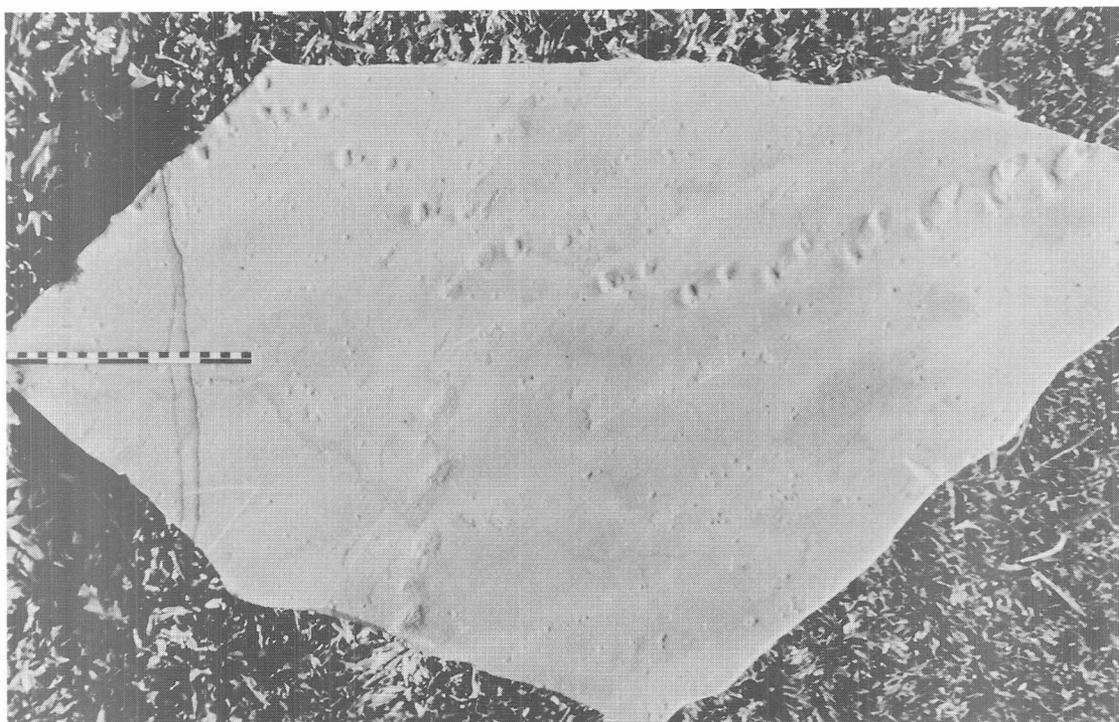


Figura 9. El rastro de un protomamífero (*Brasilichnium elusivum* Leonardi) de la Formación Botucatu de Brasil (Fotografía: G. Leonardi). Escala en centímetros.

días entre ambos grupos. No obstante, en el Cañón del Río Peace de la región oriental de la Columbia Británica, una superabundancia de pisadas demuestra que los dinosaurios con una estructura intermedia del pie fueron frecuentes durante el Cretácico Medio. En la misma región, las pisadas fósiles proporcionaron la primera evidencia de que aves zancudas ya se encontraban en el Cretácico medio (Currie, 1981) y, más recientemente, acerca de la presencia de marsupiales de aquel tiempo (Sarjeant y Thulborn, 1986). Ambos grupos no fueron representados por restos óseos hasta mucho después en el Cretácico, aunque el carácter de dichos restos implica un origen anterior. Las huellas de los marsupiales, además, proporcionan la primera evidencia de casos de sindactilia (una reducción y fusión parcial del segundo y el tercer dígito del pie posterior, aparentemente utilizado para el peinado del pelo) entre mamíferos mesozoicos (figura 10).

A veces las pisadas nos demuestran características morfológicas presentes en los pies, que no pueden ser determinadas a partir de los huesos. Una pisada del Triásico Superior de Nottinghamshire, Inglaterra, es la única evidencia directa que tenemos de la presencia de una amplia membrana interdigital en los reptiles crocodyliformes (Sarjeant, 1967, 1995). El estudio detallado de la pisada de un hadrosaurio de Alberta (Canadá) demostró que esos dinosaurios te-

nían, como los elefantes, una almohadilla bajo sus pies que los ayudaba amortiguar su enormes pesos (Langston, 1960). Y ¿recuerdan el diseño de las escamas de las pisadas de *Chirotherium*? (p. 34) Tales detalles no pueden ser determinados en los restos fósiles por ningún otro medio.

PISADAS COMO EVIDENCIA DEL COMPORTAMIENTO LOCOMOTOR

En todo caso, el punto más importante sobre las pisadas, es que éstas registran la acción dinámica del productor. A partir de los huesos, podríamos deducir cómo el animal pudo haberse comportado, pero sus pisadas nos llevan mucho más allá, porque nos demuestran como se estaba comportando.

Algunos reptiles vivientes, como los lagartos de cola flagelante (*whiptail lizards*) del sur de los Estados Unidos, se desplazan en cuatro patas mientras caminan o corren a paso lento. Sin embargo, mientras corren rápidamente, se mueven sólo con los miembros posteriores, la parte anterior del cuerpo la llevan cargando sin tocar el suelo y la larga cola sirve como contrapeso.

Un comportamiento comparable es evidente ya desde el Pérmico Superior, época para la cual huellas de Texas muestran la presencia de un reptil que se

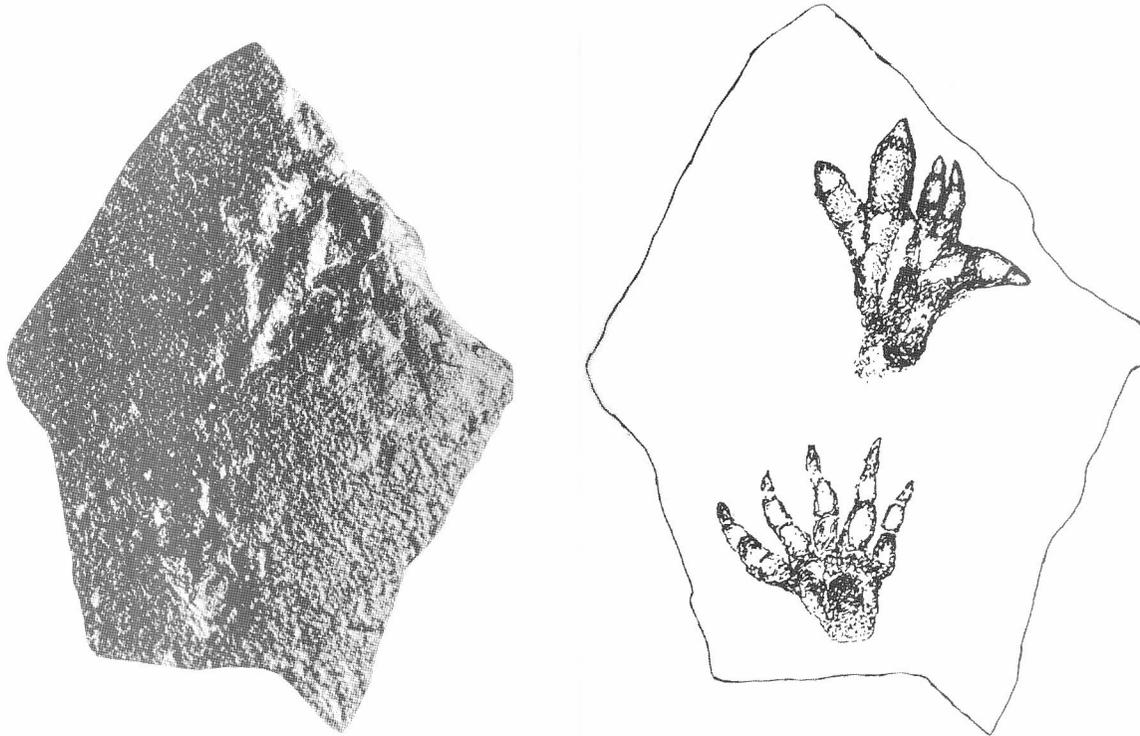


Figura 10. La pisada marsupial más antigua que se conoce (*Duquettichnus kooli* Sarjeant y Thulborn) del Cretácico medio de la Columbia Británica. Esta pisada es muy parecida a la de la zarigüeya de cola cerdosa de Australia (según Sarjeant y Thulborn, 1986) (x 0,6).

movía apresuradamente, sólo con sus pies posteriores. Para sorpresa, únicamente utilizaba dos dígitos, la impresión de uno de ellos (probablemente el dígito IV) era más grande y profunda que la otra (posiblemente el dígito III), de los cuales sólo se imprime la falange del extremo inferior (figura 11). Esencialmente, el pequeño productor de las huellas corría con un solo dígito, como lo hicieron los caballos muchos millones de años después.

En la época en que Roy Moodie describió estas huellas de Texas (1930), y hasta 40 años después cuando yo las volví a describir (1971), no se conocía ningún reptil bípedo del Pérmico, aunque la morfología osteológica de los Younginiformes sugirió la posibilidad de tal comportamiento. Sin embargo, en 1982 Robert Carroll y Pamela Thompson asignaron al Pérmico Superior un reptil bípedo tipo saurio de Sudáfrica. Ya que el Océano Atlántico aún no existía en ese entonces, Sudáfrica estuvo suficientemente cerca de Texas; y una vez más (como con el *Chirotherium*) el descubrimiento de una pisada anticipó ampliamente a uno hecho por medio de huesos!

Las pisadas también pueden servir para corroborar que la deducción basada sólo en huesos es correcta. Por medio de su osteología, se concluyó que los ripidistios, un grupo que comprende a los prime-

ros peces de agua dulce, debieron haber podido usar las aletas (las que tenían radios espinosos) para arrastrarse laboriosamente de una laguna a la otra, sobre los bancos de un río en estiaje. Un rastro de las *Old Red Sandstones* de la Isla de Hoy, Islas de Orkney, Escocia, demuestra exactamente este comportamiento, porque exhibe un ancho surco central formado por el arrastre del abdomen del pez, con impresiones alternas de las aletas en ambos lados (véase Wilson *et al.* 1935: 141; también Sarjeant, 1974: 282-283; figura 5).

En el otro extremo de la evolución de los vertebrados terrestres, las huellas impresas en la ceniza volcánica que se depositó en el llano de Laetoli, en Tanzania, hace unos 3.500.000 años, muestran que nuestros ancestros, los *Australopithecus*, las primeras formas humanas, pudieron caminar con postura erecta, del mismo modo que ya había sido interpretado a partir de sus esqueletos (Leakey y Hay, 1979).

Las pisadas también pueden servir para dirimir un tema controvertido. Algunos zoólogos pensaron que el trote de los caballos fue un tipo de marcha enseñada por los seres humanos. Sin embargo no fue así, puesto que rastros del caballo *Hipparion* del Plioceno, hallados en la superficie de lava blanda de Laetoli muestran precisamente esta marcha (Renders,

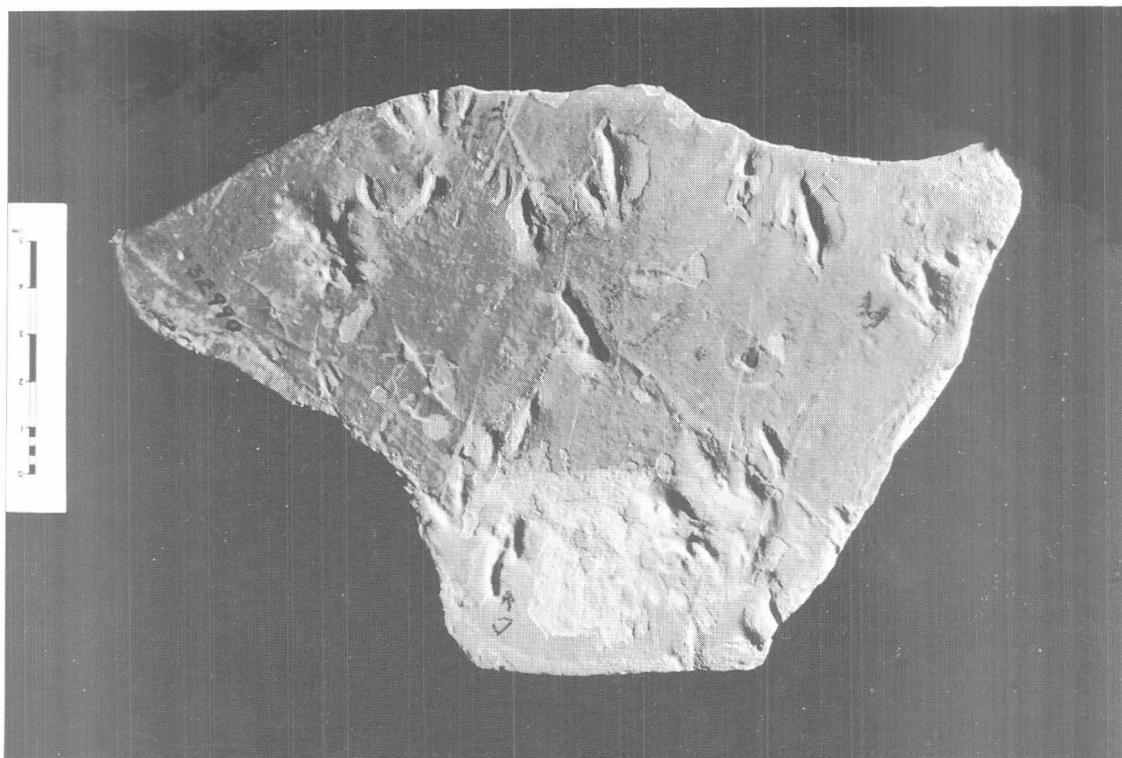


Figura 11. *Moodieichnus didactylus* (Moodie, 1930) Sarjeant 1971; impresiones de un reptil, efectuadas al correr rápidamente en forma bipedal, marcando un dígito principal y uno subsidiario del pie posterior. Pérmico Superior, Texas, Estados Unidos.

1984) y, desde entonces, nadie más proclamó que los *Australopithecus* domesticaron al caballo!

Las pisadas pueden ser utilizadas inclusive para contradecir suposiciones escasamente fundamentadas. Por ejemplo, durante mucho tiempo se creyó que los dinosaurios herbívoros, al ser perseguidos por animales de caza, se refugiaban en ríos y lagos, donde los terópodos (dinosaurios carnívoros) no podían seguirlos. En efecto, generalmente se ha considerado que la mayoría los dinosaurios herbívoros fueron esencialmente acuáticos, a pesar de la falta de modificaciones apropiadas en su esqueleto. Ese tipo de teorías erróneas son muy difíciles de refutar, ya que raramente se encontrará evidencia directa de la habilidad de nadar. Sin embargo, por casualidad, estratos del Jurásico Inferior de Rocky Hill, Connecticut (Estados Unidos) muestran ejemplos de rastros de garras que sólo pudieron haber sido hechas por los movimientos de natación de los pies posteriores de un terópodo de gran tamaño, tal vez un megalosaurio (Coombs, 1980). Los ríos y lagos, entonces, no eran refugios, a menos que los herbívoros hubieran asumido el riesgo de poder nadar más rápido que los carnívoros, y de eso no tenemos ninguna evidencia!

Durante mucho tiempo los paleontólogos supusieron, que los enormes dinosaurios saurópodos de

cola y cuello largo del Jurásico y Cretácico, fueron demasiado pesados para haber podido caminar sobre la tierra; como las ballenas de gran peso que necesitan ser sostenidas por la fuerza de empuje del agua. Esta hipótesis contradice completamente las características de la anatomía ósea: los enormes miembros en forma de pilar y el magnífico diseño de las vértebras, combinado con una superficie máxima de inserción para los músculos (y, por lo tanto, una capacidad máxima de tensión) diseñados con el más mínimo peso; son adaptaciones osteológicas que sólo tienen sentido en el caso que los dinosaurios se desplazaran usualmente en tierra firme. A pesar de ésto, la teoría mencionada influyó durante mucho tiempo.

La evidencia conclusiva que forzó el abandono de dicha teoría, provino de las huellas de saurópodos estudiadas y reunidas por Roland T. Bird de los arroyos West Verde y Paluxy, Texas. Estas mostraron a saurópodos, a veces vadeando en profundidades de agua escasas como para que sus cuerpos resultaran totalmente sumergidos, otras veces caminando a través de los bancos de arena completamente emergidos (Bird, 1944; 1954; 1985: 162-189). Evidentemente, estos dinosaurios pudieron sostenerse perfectamente en el aire. Además fueron caminadores eficientes, que dejaban tras ellos una pista angosta y una zancada de

hasta 11 pies (3,3 m; Farlow *et al.*, 1989). La gran cola era arrastrada sólo muy raramente y, por lo general, se llevaba sin tocar el piso, como se podría suponer para estos veloces animales.

PISADAS COMO EVIDENCIA DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL

Estas huellas de Texas también sirvieron para alcanzar otra conclusión muy importante. En base a las abundantes acumulaciones de huesos en localidades como la Cantera de Howe en Wyoming, hubo razones para sospechar que los saurópodos vivieron en manadas (véase Bird, 1985: 47-59). Las huellas de Texas lo demostraron sin ninguna duda; los saurópodos se trasladaban juntos, en la misma dirección y al mismo tiempo (Bird, 1944; 1954; 1985: 162-163). Además, los saurópodos que integraban la manada eran de varios tamaños, trasladándose juntos los jóvenes y los adultos (un indicio del comportamiento social de los dinosaurios que, por ser marcadamente innovador, no se creyó durante mucho tiempo). Aún así, como con otras deducciones de Bird, esto se confirmó por hallazgos subsecuentes de huellas de saurópodos y, en particular, por el descubrimiento de más de 100 pistas en Purgatory Valley, suroeste de Colorado (Lockley *et al.*, 1986), las cuales demuestran sin lugar a dudas, la eficiencia como peatones y la conducta de manada de los saurópodos.

El comportamiento social de otros dinosaurios está siendo puesto de manifiesto con frecuencia creciente, mediante una variedad de huellas halladas en otras localidades. Los dinosaurios bípedos herbívoros, cuyas huellas se encuentran en gran abundancia en el Cañón del Río Peace de la Columbia Británica, fueron marcadamente sociales. Los individuos jóvenes vivían en rebaños hasta alcanzar cierto tamaño, momento en el cual se unían a las manadas de animales más maduros. En dichas manadas, los dinosaurios repentinamente caminaban uno al lado del otro, muy raramente se cruzaban entre sí, cambiaban de dirección juntos, casi con la delicada coordinación que muestra una hilera de soldados al marchar (Currie y Sarjeant, 1979; Sarjeant, 1981; Currie, 1983). Cuando uno de los dinosaurios se tropezaba, los tres que caminaban junto a éste se desviaban hacia un costado antes de dar un paso, evitando así una colisión.

Si los dinosaurios herbívoros pastaban en manadas, otros dinosaurios carnívoros más pequeños debieron haber cazado en grupo. Esto se demostró en el Triásico Superior y Jurásico Inferior de Massachusetts (Ostrom, 1972); también es evidente en las huellas del Cretácico medio de Cañón del Río Peace. Es posible imaginar a estos carnívoros de menor tamaño como a los lobos del mundo de los dinosaurios. El más grande de los terópodos, el tiranosaurio, cazaba como los tigres, en pareja o solo (Sarjeant, 1981: 171).

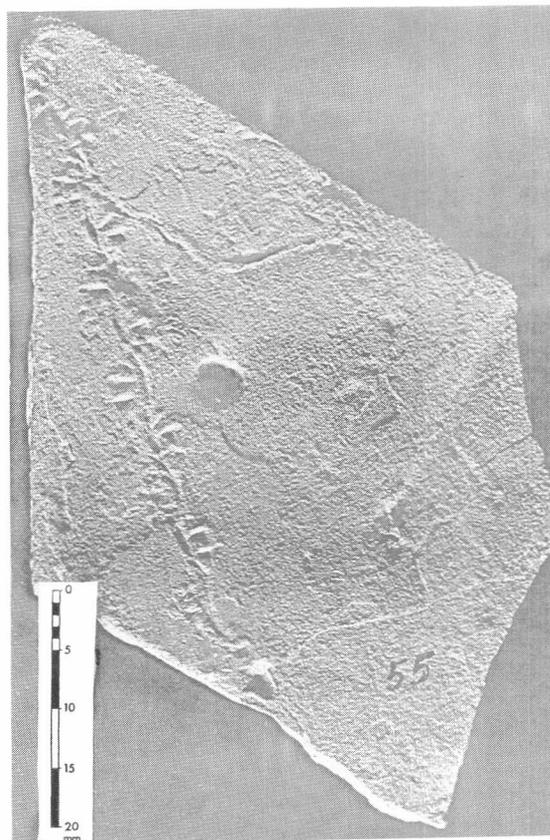


Figura 12. Rastro de un anfibio larval (*Oklahomaichnus millsii* Sarjeant 1976) de los estratos del Pennsylvaniano (Carbonífero Superior) de Oklahoma, Estados Unidos.

PISADAS Y EL COMPORTAMIENTO INDIVIDUAL

Por último, las pisadas de los vertebrados pueden dar un tipo de información que no es posible obtener a partir de los huesos. La vieja idea que los dinosaurios eran criaturas lentas para moverse y para pensar, como autómatas mal programados, ha perturbado el pensamiento de los paleontólogos durante mucho tiempo; por lo que poder determinar la velocidad real de su movimiento es un extra inesperado. Más aún, tal inferencia se puede realizar sin dificultades por medio del estudio de las huellas. Utilizando una relación formulada por Alexander (1976), es posible demostrar que el dinosaurio bípedo herbívoro se movía normalmente a una velocidad que se extiende de un paso tranquilo de alrededor de 2 millas (3 kilómetros) por hora, a un paso veloz de 5,6 millas (9 kilómetros) por hora. Parece ser que los carnívoros eran más rápidos para moverse que los herbívoros, normalmente se desplazaban a una velocidad variable entre aproximadamente 4 y 5,5 millas

(6 y 9 kilómetros) por hora, pero adquirirían una velocidad de 10 millas (16 kilómetros) por hora al correr (igual a la velocidad más rápida obtenida por un atleta). Demathieu (1984) ha empleado su técnica para calcular la velocidad de desplazamiento a saltos de los dinosaurios en lugar de aquella de la carrera; determinando velocidades de aproximadamente 4 a 8 millas (6 a 13,2 kilómetros) por hora.

Otra manera en la cual las pisadas pueden utilizarse, es en el estudio de los cambios de las medidas del pie, durante la ontogenia. Hace más de treinta años, Richard S. Lull (1953) demostró, al delinear las pisadas en diagramas cartesianos, cómo pueden ser analizados tales cambios morfológicos; sin embargo, se ha hecho muy poco trabajo en este campo. Las primeras pisadas de hadrosaurio del Cañón del Río Peace, citadas anteriormente (p. 40), muestran una relación inversa entre el ancho relativo y la razón longitud del pie y grado de madurez del dinosaurio (Currie y Sarjeant, 1979: 113). Las huellas de anfibios larvales, incluyendo también las huellas fósiles del vertebrado más pequeño que se haya encontrado, se han registrado en el Pennsylvania de Oklahoma (Sarjeant, 1976; figura 12). Tales huellas prometen dar un conocimiento detallado sobre el progreso de los vertebrados que no se puede obtener por medio de huesos.

Existe la esperanza de poder usar pisadas como medio para calcular el número de animales de una especie en particular, en una región determinada. Una fórmula, para este propósito, que ha sido desarrollada y aplicada con mucho éxito, se ha utilizado para determinar el número de elefantes actuales en planicies aluviales. Como Lockley *et al.* (1986) lo señalaran, esta metodología puede emplearse, con igual éxito, para determinar el número de dinosaurios, merced al análisis de yacimientos donde las pisadas se encuentren en abundancia.

De ser un estudio detestado por aquellos paleontólogos de vertebrados que se educaron con los dogmas de la anatomía comparativa, la Paleoicnología (el estudio de huellas fósiles) se ha convertido en uno de los principales medios para establecer muchas características de animales extinguidos hace mucho tiempo. La Paleoicnología nos proporciona una ventana por la cual podemos asomarnos al pasado y ver en acción a esos animales.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Srta. Victoria del Rosario Topete Pérez por haber traducido el documento original en inglés aún no publicado, y también al Dr. Lois Marie Jaeck (Departamento de Lenguas Modernas de la Universidad de Saskatchewan) por haberlo adaptado.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261: 129-130. London.
- ANONIMO 1828. Diary for the month of February. *London Magazine* 10: 360-361. London.
- ANONIMO 1962. The slow march of a Purbeck *Iguanodon*. *New Scientist* 271: 186. London.
- BEASLEY, H. C. 1890. A visit to Warwick. *Transactions of the Liverpool Geological Association* 10 (Session 1889-1890): 27-30. Liverpool.
- BECKLES, S. H. 1851. On supposed casts of footprints in the Wealden. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 7: 117. London.
- _____ 1852. On the Ornithoidichnites of the Wealden. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 8: 396-397. London.
- BINNEY, E. W. 1856. On the Permian character of some of the red sandstones and breccias of the south of Scotland. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 12: 138-140. London.
- BIRD, R. T. 1944. Did *Brontosaurus* ever walk on land? *Natural History* 53: 61-67. New York.
- _____ 1954. We captured a "live" *Brontosaurus*. *National Geographic Magazine* 105: 707-722. Washington.
- _____ 1985. *Bones for Barnum Brown. Adventures of a dinosaur hunter*. Edited by V.T. Schreiber. Texas Christian University Press, viii + 225 p. Fort Worth, Texas.
- BUCKLAND, W., 1836. *Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, vol. 1*. Bridgewater Treatise, Nº 6. Pickering, xvi + 225 p. London.
- CARROLL, R. L. y THOMPSON, P. 1982. A bipedal lizard-like reptile from the Karroo. *Journal of Paleontology* 56: 1-10. Lawrence.
- CHARIG, A. J. y NEWMAN, B. H. 1962. Footprints in the Purbeck. *New Scientist* 285: 234-235. London.
- COOMBS, W. P. 1980. Swimming ability of carnivorous dinosaurs. *Science* 207: 1198-1200. Washington
- CURRIE, P. J. 1981. Bird footprints from the Gething Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of northeastern British Columbia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1: 257-264. Lincoln, Nebraska.
- _____ 1983. Hadrosaur trackways from the Lower Cretaceous of Canada. *Acta Palaeontologica Polonica* 28: 63-73. Warsaw.
- _____ y SARJEANT, W. A. S. 1979. Lower Cretaceous dinosaur footprints from the Peace River Canyon, British Columbia, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28: 103-115. Amsterdam.
- DEMATHEU, G. R. 1984. Utilisation de lois de la mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des vertébrés tétrapodes du passé. *Géobios* 17: 439-446. Lyon.
- DUNCAN, H. 1831. An account of the tracks and footprints of animals found impressed on sandstone in the quarry of Corncockle Muir, Dumfries-shire. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 11: 194-209. Edinburgh.
- FAIRHOLME, G. 1833. *A general view of the geology of Scripture: in which the unerring truth of the inspired narrative of the early events in the World is exhibited and distinctly proved by the corroborative testimony of physical facts on every part of the Earth's surface*. Ridgway; Key and Biddle, 439 p. London; Philadelphia.

- FARLOW, J. O., PITTMAN, J. G. y HAWTHORNE, J. M. 1989. *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous sauropod footprints from the U.S. Gulf Coastal Plain. En: Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (Eds.) *Dinosaur tracks and traces*: 371-497. Cambridge University Press, Cambridge.
- GORDON, Mrs. 1894. *The life and correspondence of William Buckland, D.D., F.R.S., sometime Dean of Westminster, twice President of the Geological Society, and first President of the British Association*. Murray, xvi + 288 p. London.
- HARKNESS, R. 1850a. On the position of the impressions of footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfries-shire. *Annals and Magazine of Natural History* ser. 2, 6: 203-208. London.
- _____ 1850b. Notice of a tridactylous footprint from the Bunter Sandstone of Westonpoint, Cheshire. *Annals and Magazine of Natural History* ser. 2, 6: 440-442. London.
- HAUBOLD, H. 1971. *Ichnia tetrapodorum et reptiliorum fossilium*. Handbuch der Paläoherpetologie, pt. 18. Gustav Fischer, VII + 124 p. Stuttgart, Alemania y Portland, U.S.A.
- HITCHCOCK, E. 1845. An attempt to name, classify and describe the animals that made the fossil footmarks of New England. *Proceedings, American Association for the Advancement of Science*, 6th meeting: 23-25. New York.
- HUENE, F. von 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Godwanalandes, Ergebnisse der Sauriergrabun in Südbrasilien 1928/29*. Beck, 3 y 4: 161-332. Munich.
- HUMBOLDT, A. von 1835. Note sur les empreintes de pieds, etcetera, de Hildburghausen. *Annales des Sciences Naturelles*, ser. 2, 4. Paris.
- JONES, T. R. 1862. [Letter on Hastings Sands footprints]. *Literary Gazette*, new ser. 8: 281. London.
- KAUP, J. F. 1835. [Mitteilung über Tierfährten von Hildburghausen]. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1835: 327-328. Stuttgart.
- KIRCHNER, H. 1941. Versteinerte Reptilfährten als Grundlage für ein Drachenkampf in einem Heldenlied. *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft* 93: 309. Berlin.
- KREBS, B. 1965. *Ticinosuchus ferox* n.g. n.sp., ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 81: 1-411. Basel.
- LANGSTON, W., Jr. 1960. A hadrosaurian ichnite. *Natural History Papers, National Museum of Canada*, 4: 1-9. Ottawa.
- LEAKEY, M.D. y HAY, R.L. 1979. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278: 317-323. London.
- LEIDY, J. 1858. Remarks concerning *Hadrosaurus*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 1858: 215-218. Philadelphia.
- _____ 1859. Account of the remains of a fossil extinct reptile recently discovered at Haddonfield, New Jersey. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 1859: 1-16. Philadelphia.
- LEONARDI, G. 1979. A comparative glossary of vertebrate ichnology in Portuguese and the history of this science in Brazil. *Cadernos Universitários Universidade Estadual de Ponta Grossa* 17: 1-55. Ponta Grossa, Brasil.
- _____ y SARJEANT, W. A. S. 1986. Footprints representing a new Mesozoic vertebrate fauna from Brazil. *Modern Geology* 10: 73-84. Reading.
- LINK, --. 1835. Sur les traces des pieds d'animaux inconnus à Hildburghausen. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences* 1: 235. Paris. (Se desconoce el nombre del autor).
- LOCKLEY, M. G., HOUCK, K. J. y PRINCE, N. K. 1986. North America's largest dinosaur trackway site. Implications for Morrison Formation paleoecology. *Bulletin of the Geological Society of America* 97: 1163-1176. New York.
- LOGAN, W. E. 1842. On the coal-fields of Pennsylvania and Nova Scotia. *Proceedings of the Geological Society of London* 3: 707-712. London.
- LULL, R. S. 1953. Triassic life of the Connecticut Valley. *Connecticut State Geological and Natural History Survey, Bulletin* 81:1-336. Hartford.
- MATLEY, C. A. 1912. The Upper Keuper (or Arden) Sandstone Group and associated rocks of Warwickshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 68: 252-280. London.
- MIALL, L.C. 1874. Report of the Committee...on the Labyrinthodonts of the Coal Measures. *Reports of the British Association for the Advancement of Science, Bradford meeting, 1873*: 225-249. London.
- MILLER, H. 1847. *First impressions of England and its people*. Nimmo, xx + 368 p. Edinburgh.
- MOODIE, R. L. 1930. Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas II. *Journal of Geology* 38: 548-565. Chicago.
- MURRAY, J., IV. 1919. *John Murray III 1808-1892. A brief memoir*. Murray, ix + 106 p. London.
- OSTROM, J.H. 1972. Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 8: 287-301. Amsterdam.
- OWEN, R. 1842. Description of parts of the skeleton and teeth of five species of the genus *Labyrinthodon* (*Lab. leptognathus*, *Lab. pachygnathus* and *Lab. ventricosus*, from the Cotton-end and Cubbington Quarries of the Lower Warwick Sandstone; *Lab. jaegeri*, from Guys Cliff, Warwick; and *Lab. scutulatus*, from Leamington), with remarks on the probable identity of the *Cheirotherium* with this genus of extinct Batrachians. *Transactions of the Geological Society of London*, ser. 2, 6: 515-543. London.
- RENDERS, E. 1984. The gait of *Hipparion* sp. from fossil footprints in Laetoli, Tanzania. *Nature* 308: 179-181. London.
- SARJEANT, W. A. S. 1967. Fossil footprints from the Middle Triassic of Nottinghamshire and Derbyshire. *Mercian Geologist* 2: 327-341. Nottingham.
- _____ 1971. Vertebrate tracks from the Permian of Castle Peak, Texas. *Texas Journal of Science* 22: 343-366. San Marcos, Texas.
- _____ 1974. A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles. *Palaeo-*

- geography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 16: 1-III + 265-378. Amsterdam.
- _____ 1975. Fossil tracks and impressions of vertebrates. En: Frey, R. W. (ed.) *The study of trace fossils*: 283-324, Springer-Verlag. New York.
- _____ 1976. Track of a small amphibian from the Pennsylvanian of Oklahoma. *Texas Journal of Science* 27: 107-112. San Marcos, Texas.
- _____ 1981. In the footsteps of the dinosaurs. By their tracks you shall know them. *Explorers' Journal* 59: 164-171. New York.
- _____ 1995. A restudy of some supposed dinosaur footprints from the English Midlands. *Mercian Geologist* [en prensa], Nottingham.
- _____ y MOSSMAN, D. J. 1978. Vertebrate footprints from the Carboniferous sediments of Nova Scotia: a historical review and description of newly discovered forms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 23: 279-306. Amsterdam.
- _____ y THULBORN, R.A. 1986. Probable marsupial footprints from the Cretaceous sediments of British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences* 23: 1223-1227. Ottawa.
- SICKLER, F. K. L. 1834. *Sendschreiben an Dr. J.F. Blumenbach über die höchst merckwürdigen, vor einigen Monaten erst entdeckten Reliefs der Fährten urweltlicher grosser und unbekannter Thiere in den Hessberger Sandsteinbrüchen bei der Stadt Hildburghausen*. Schulprogramm des Gymnasiums Hildburghausen, 16 p. Hildburghausen, Alemania.
- SOERGEL, W. 1925. *Die Fährten des Chirotheria. Eine paläobiologische Studie*. Gustav Fischer, VII + 92 p. Jena, Alemania.
- SWAINE, J. 1962. *Iguanodon* footprints. *New Scientist* 276: 1. London.
- TAGART, E. 1846. On markings in the Hastings Sand near Hastings, supposed to be the footprints of birds. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 2: 267. London.
- VOIGT, F.S. 1835. [Thierfährten im Sandstein von Hildburghausen]. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1835: 322-326. Berlin.
- VOIGT, F.S. 1836. Weitere Nachrichten über die Hessberger Thierfährten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1836: 165-174. Berlin.
- WATSON, D. M. S. 1914. The *Cheirotherium*. *Geological Magazine* 1 (Dec. 6): 395-398. London.
- WILLIAMSON, W. C. 1867. On a *Cheirotherian* footprint from the base of the Keuper Sandstone of Daresbury, Cheshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 23: 56-57. London.
- WILSON, G. V., EDWARDS, W., KNOX, J., JONES, R. C. B. y STEPHENS, J. V. 1935. The geology of the Orkneys. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain, Palaeontology*, vii + 205 p. London.

Original recibido el 29 de junio de 1993

Aceptado el 30 de junio de 1995