# TRABAJOS PRESENTADOS EN LA REUNION MONOGRAFICA SOBRE BIOSEDIMENTACION, CELEBRADA EN LA UNIVERSIDAD DE OVIEDO EN FEBRERO DE 1992

## *Presentación y Nota del Editor*

En Febrero de 1992 y bajo el auspicio de la Comisión de Estratigrafía de la Sociedad Geológica de España, tuvo lugar en la Universidad de Oviedo una Reunión Monográfica sobre Biosedimentación, presidida por los doctores J.C. García Ramos, M. Valenzuela y C. Suárez de Centi. En dicha Reunión se presentan un total de 13 comunicaciones orales y tuvo su colofón con dos visitas a diversos afloramientos de formaciones del Devónico y Jurásico de Asturias. Los resúmenes de las ponencias presentadas fueron publicados en el número 12 (1993) de Geogaceta. En el presente volúmen de la Revista de la Sociedad Geológica de España se recogen cuatro de los trabajos presentados en la Reunión, el primero de ellos correspondiente a la conferencia impartida por el Dr. G. Leonardi, de la Universidad de Venecia, y los tres restantes a trabajos remitidos por varios autores participantes en la Reunión. El Comité Editorial de la Sociedad Geológica de España lamenta el retraso producido en la publicación de dichos trabajos, retraso motivado por diversas causas y que ha supuesto una cierta anomalía en el proceso normal de edición, y confía en que con dicha publicación queden satisfechos los compromisos de nuestra Sociedad con los autores que han depositado en ella su confianza.

# PROBLEMATICA ACTUAL DE LAS ICNITAS DE DINOSAURIOS

G. Leonardi

*Via A. Modigliani, 2 80078 Monterusciello- NA Italia*

**Resumen:** Se presenta una discusión sobre las novedades metodológicas en el campo del estudio de las huellas de pisada fósiles, las de dinosaurios en particular. Se describen las características de la icnología actual de tetrápodos, la cual cuantifica los datos, trabaja con interdisciplinaridad, estandariza a nivel internacional los métodos y términos, aplica el estudio de las huellas de pisada a la investigación del paleoambiente y del comportamiento, biomecánica, fisiología y sociología de los animales fósiles. Se discuten en detalle los problemas de la icnotaxonomía, del valor de las subtrazas, del paleoambiente, de sus aplicaciones a la Geología, del estudio del comportamiento de los dinosaurios y de su sociología a partir de sus huellas de pisada.

**Palabras clave**: Icnología de dinosaurios, dinosaurios, metodología, taxonomía, subtrazas, comportamiento.

**Abstract:** A discussion on the methodology novelties in the field of the fossil tracks, with special regard on the dinosaurian tracks, is presented. One describes the characteristics of the modern tetrapod ichnology, which quantifies the data, works with interdisciplinarity, standardizes methods and terms at an international level, applies the study of the tracks to the investigation of the paleoenvironment, behaviour, biomechanics, phisiology and sociology of the trackmakers. The ichnotaxonomy, the meaning of the undertracks, the paleoenvironment, the application of the tetrapod ichnology to the geosciences, the study of the dinosaurian behaviour are detailedly discussed.

**Key words**: Ichnology (dinosaurs), dinosaurs, methodology, taxonomy, subtracks, behaviour.

Leonardi, G. (1997): Problemática actual de las icnitas de dinosaurios. *Rev. Soc. Geol. España*, 10 (3-4): 341-353.

Tanto España como Italia son dos ejemplos muy típicos en los que se puede apreciar la utilidad de la icnología de tetrápodos. En estos países prácticamente no han aparecido esqueletos de los grandes reptiles continentales, y si no fuese por las huellas de los mismos, el registro de los dinosaurios sería muy escaso. Sin embargo, en España por ejemplo se conoce hoy en día la presencia de una importante cantidad de formas de dinosaurios terópodos, saurópodos y ornitópodos. Así, en España se pueden citar: la interesante y rica icnofauna de dinosaurios de Asturias, descubierta, estudiada y publicada por García-Ramos, Valenzuela y Suárez de Centi; la riquísima icnofauna de La Rioja, descrita e ilustrada ampliamente por el grupo icnológico catalán y riojano de Casanovas-Cladellas, Pérez-Lorente y colaboradores, y por el grupo de Moratalla, Sanz y Jiménez; la presencia de huellas de dinosaurios en los Prepirineos en la región de Tremp, Lérida y cercanías, también estudiado por el grupo catalán.

## Motivos del nuevo interés por la icnología

La paleoicnología de los dinosaurios, como toda la de tetrápodos, se ha desarrollado enormemente en los últimos 15 años. Después de suscitar interés, y sobre todo curiosidad, en la segunda mitad del siglo pasado (hay un gran número de publicaciones de esta época, incluso importantes), la icnología de tetrápodos ha conocido cerca de setenta años de oscuridad, en los que fueron muy escasas las publicaciones sobre el tema. Hace 25 años sólamente, cuando comencé a trabajar en este campo, había sólo una docena de especialistas en huellas de tetrápodos en todo el mundo. Hoy en día, sólo en el campo de los dinosaurios, existen por lo menos cien especialistas distribuidos por todos los continentes.

Años atrás un icnólogo veía cómo se le rehusaba la publicación de sus artículos en revistas especializadas, porque se decía que la icnología no era seria, que era filosofía o ficción científica. Actualmente es un campo científico reconocido y estimado, y los geólogos y paleontólogos deben tener en cuenta los datos que les proporcionamos.

Cambió la imagen, pero es que cambió también la icnología. Quitando algunas excepciones (Soergel, 1925), hasta los años 70 la mayoría de las publicaciones icnológicas de tetrápodos eran meras descripciones morfológicas, no siempre con ilustraciones, en las cuales solamente se le daba a las huellas una clasificación,

un nombre casi siempre nuevo y una tentativa de atribución. Generalmente no hacían referencia a la paleogeografía, al paleoambiente de depósito, a la tafonomía, o al comportamiento de los animales.

Hoy en día, la icnología de tetrápodos es un campo de la ciencia que merece respeto porque presenta las siguientes características:

*Cuantificación de los datos*, con amplio uso de la estadística. La icnología de nuestro tiempo es una ciencia exacta. Son muy importantes trabajos como el de Moratalla *et al.* (1988), que aplican el análisis multivariante a las huellas de pisada. La inclusión de la representación gráfica de los datos en las ilustraciones de las publicaciones ha sido también muy útil.

*Interdisciplinaridad.* Actualmente los icnólogos trabajan con los geólogos, o son ellos mismos geólogos. Por ello logran encuadrar ampliamente las icnitas tanto en las formaciones rocosas como en el paleoambiente, en la paleoecología, paleoclimatología y en la paleogeografía. Las huellas de pisada se volvieron no sólo curiosidades y registros de faunas, sino también testigos de paleoambientes (en el sentido más amplio) y de ambientes de depósito.

*Atribución.* Esta se hizo más exacta, y la comparación entre faunas e icnofaunas se hace con rigor, gracias también a obras sistemáticas de amplio espectro como la de Haubold (1971). Se ha avanzado mucho desde el tiempo de los Ornithichnites.

*Documentación precisa.* Las publicaciones actuales abundan en ilustraciones, incluso con mapas de localización, levantamiento de superficies con huellas, de asociaciones animales, ilustraciones de pistas y huellas con dibujos y fotografías, reconstrucciones ambientales y de los autores de las pistas, tablas, representación gráfica de los datos. Trabajos de documentación completa, como el del equipo catalán sobre las huellas de La Rioja publicado en 1990, son extremadamente útiles para los otros icnólogos.

*Aplicación al comportamiento* individual y social y a la fisiología: como, por ejemplo, al problema de la homeo o heterotermia. Es ésta una de las contribuciones más originales e importantes de nuestra ciencia. Incluso la representación artística de los dinosaurios, la realización de réplicas, el montaje de esqueletos, muchos conceptos sobre la vida de los dinosaurios, han cambiado radicalmente en los últimos años gracias sobre todo a la icnología.

*Aplicación a la prospección minera y petrolífera*: en ocasiones (Alonso, 1987).

*Estandarización internacional de términos y métodos* (Leonardi, 1987).

Es por este camino por donde debe caminar la icnología de tetrápodos, y se pueden descubrir nuevas aplicaciones. Un evento importante de la icnología de tetrápodos, y más especialmente de dinosaurios, que lanzó internacionalmente el cambio descrito, fue el «I Simposio Internacional de huellas de dinosaurios» realizado en Alburquerque (Nuevo Méjico, EEUU, Mayo de 1986), en donde se reunieron más de cien especialistas del ramo. El volumen que reunió las comunicaciones del Simposio es un texto muy útil e importante para los icnólogos, juntamente con los recientes manuales de Thulborn (1990), más técnico, y Lockley (1991), más divulgativo.

## Taxonomía y confusión

Uno de los problemas, cuando se trabaja con huellas fósiles, es el de la taxonomía. Esta palabra derivada del griego significa «reglas del orden». Pero tal como van las cosas, muchas veces se tiene la impresión de que se hacen nuevos taxones, tan sólo con el deseo de multiplicar los nombres y aumentar la confusión, o para evitar la molestia de comparar la pista que se estudia con el holotipo más próximo, cosa que, sobre todo en el campo de las huellas, hay que hacer posiblemente con un examen personal de la pieza. También se hacen nuevos taxones para eternizar el nombre de su autor como creador de taxones, por un ingenuo orgullo intelectual. Hay realmente personas que no creen haber dado una contribución a la ciencia si no impusieron nuevos nombres. Por eso doy con agrado mis felicitaciones a los icnólogos de España, que sistemáticamente se abstuvieron de la tentación de crear inútilmente nombres nuevos. Hay casi más icnogéneros que géneros de dinosaurios. Sin embargo, si hay un campo de la ciencia en donde es importante ser «*lumpers*» y no «*splitters*», éste es el de la icnología. De hecho, las huellas y pistas son extremadamente variables, tanto por su propia naturaleza como por la del sustrato. Las pistas no son huesos que obedecen a las leyes de la genética, y que dentro de la misma especie, y eventualmente del mismo sexo e intervalo de edad, son virtualmente iguales.

Las características de las huellas y de las pistas dependen de múltiples factores:

- forma de los pies, y éste es sin embargo un factor que responde a causas genéticas y evolutivas.
- forma de caminar y en general del comportamiento del autor, y éste es un factor que presenta variaciones importantes también en la misma pista.
- condiciones del sustrato, que pueden cambiar, y cambian, a lo largo de la misma pista.
- preservación diversa de distintos tramos de la pista (Casanovas-Cladellas *et al.* 1989).

Por eso se necesita mucha prudencia al crear nuevos taxones, porque hay el riesgo de:

- hacer varios icnotaxones para la misma forma, sólo porque se encuentra en países distantes o en terrenos distintos.
- multiplicar los icnotaxones porque no se conoce la bibliografía (caso muy común).
- crear diversos icnotaxones para partes distintas de la misma pista en tramos diferentes.
- instituir nomina nuda o nomina vana sobre material que no está suficientemente descrito ni ilustrado, o ilustrado tan sólo con dibujos primitivos, o sobre material conservado in situ en lugares inaccesibles, sin de-

positar ni una huella original ni un calco en instituciones científicas; instituir nuevos nombres para subtrazas o sobre material de mala calidad de preservación, caso también muy común.

- instituir icnotaxones para huellas aisladas sin la descripción de los parámetros de la pista, con el resultado de presentar diagnosis incompletas, dificultando más tarde la atribución a este taxón de otros especímenes (se puede hacerlo tan sólo en casos excepcionales y muy seguros).

El caso de los terópodos es muy típico. Estos dinosaurios carnívoros bípedos alcanzaron rápidamente la estructura típica de su pie ya en el Triásico, y desde entonces desarrollaron muy poco esta parte del cuerpo, que era ya perfecta para sus funciones. Encontramos hoy en día el pie de los terópodos perfectamente conservado en los pies de muchos pájaros, por ejemplo el pollo o el ñandú. En mi opinión, todas las huellas de terópodos podrían clasificarse en diez o doce géneros, pero hay muchísimos (decenas), y se siguen creando otros nuevos sin motivo, de forma que es urgente una revisión y una mayor prudencia.

Otro problema es el de la elección de un nuevo nombre. Creo que hay que evitar nombres que recuerden formas lineanas. Aunque estemos razonablemente seguros de la atribución, es mejor abstenerse y elegir nombres de otro tipo. En caso contrario, continuaremos gozando de nombres como *Dicynodontipus* que es atribuido a cinodontes, *Hadrosaurichnus* que pertenece casi seguramente a carnosaurios, *Varanopus* que hoy en día es atribuído a cotilosaurios, *Pteraichnus* que es actualmente atribuído, con razón, a cocodrilos. Está claro que los especialistas que instituyeron estos taxa estaban seguros, en su época, de que el nombre era correcto.

## Subtrazas

Es un problema de todas las huellas, e importante también para las de los dinosaurios. Cuando se le pregunta a un icnólogo cómo es posible que una estructura tan lábil como una huella grabada en el fango o en la arena se preserve por millones de años, y cómo, sobre todo, puede preservarse en los primeros tiempos sin ser destruída por la intemperie, inundaciones y mareas, generalmente responde que las huellas que se salvan y llegan hasta nuestras manos son las que fueron grabadas en el final de la estación de las lluvias, en clima semiárido. Después del paso del animal no hubo más lluvias ni inundaciones; una vez que se secaron las huellas, el fango se endureció, y cuando de nuevo volvió a llover, el agua no logró destruir o dañar las huellas, las cuales fueron, como toda la superficie de la capa, cubiertas por otros materiales posiblemente de granulometría distinta. Los sedimentos fueron impregnados por los fluidos diagenéticos convirtiéndose en roca sedimentaria.

Esta respuesta clásica es parcialmente correcta y a veces corresponde a la realidad, pero no se aplica en

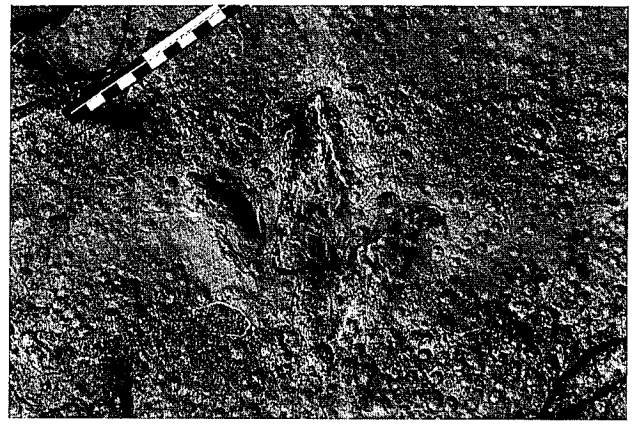

**Figura 1.**- Huella de un pequeño carnosaurio del Cretácico inferior, Formación Sousa, localidad Piau, municipio de Sousa, estado de Paraíba, Brasil. Después del paso del animal llovió, notándose los pequeños cráteres de las gotas de lluvia, tanto en la huella como en el terreno que la rodea.

muchos casos, como por ejemplo a la preservación de huellas en climas templados y/o lluviosos, en dunas desérticas o costeras y en ambiente de playa marina. En estas condiciones ambientales, la teoría anterior no funciona.

Lo cierto es que gran parte de las huellas fósiles no son las que se imprimieron en la superficie de la interfase sedimento/aire, sino que son subtrazas, es decir, la impresión del rastro en las láminas o capas subterráneas, que se han deformado también bajo el peso del animal autor de la pista. Esta teoría la ha presentado y subrayado el prof. Adolf Seilacher, de Tübingen, en el I Simposio de huellas de dinosaurios de Alburquerque (Nuevo Méjico, EEUU), suscitando algún escepticismo. Personalmente estoy de acuerdo en buena parte con él.

En efecto, tan sólo en casos relativamente raros encontramos las huellas de superficie, o sea, las huellas *sensu stricto*. Por cada huella en sentido estricto hay varias por debajo de ella, en las láminas y capas inferiores. Para demostrar que se trata de una huella s.s. habría que probar que:

1) Hay la impresión de la piel, escamas, placas óseas, cerdas u otras estructuras dérmicas, caso muy raro. Sin embargo, hay una por lo menos en Cantabria (C.S.I.C., 1990). Claro que la ausencia de estas estructuras no demuestra por sí sola que tenemos una subtraza, ya que muchas veces fueron borradas por el movimiento del pie o por la erosión de la lámina superficial, o quizás el pie estaba sucio de fango y no dejó impresión de los detalles.

2) Existen estructuras de colapso del fango o arena a dentro de la huella.

3) Hay relación demostrable entre las huellas y las marcas de gotas de lluvia. Por ejemplo, el pie del animal aplastó los pequeños cráteres de los *rain-drops*, o entonces llovió uniformemente sobre las huellas y sobre toda la superficie de la capa (Fig. 1).

4) Probablemente en el caso en que las grietas de

**Figura 2.**- *Sousaichnium pricei* Leonardi, 1979. Pista semibípeda atribuida a iguanodóntides del Cretácico Inferior, Formación Sousa, localidad Passagem das Pedras, Sousa, Paraíba, Brasil. Las grietas de contracción han sido controladas por el relieve de las huellas.

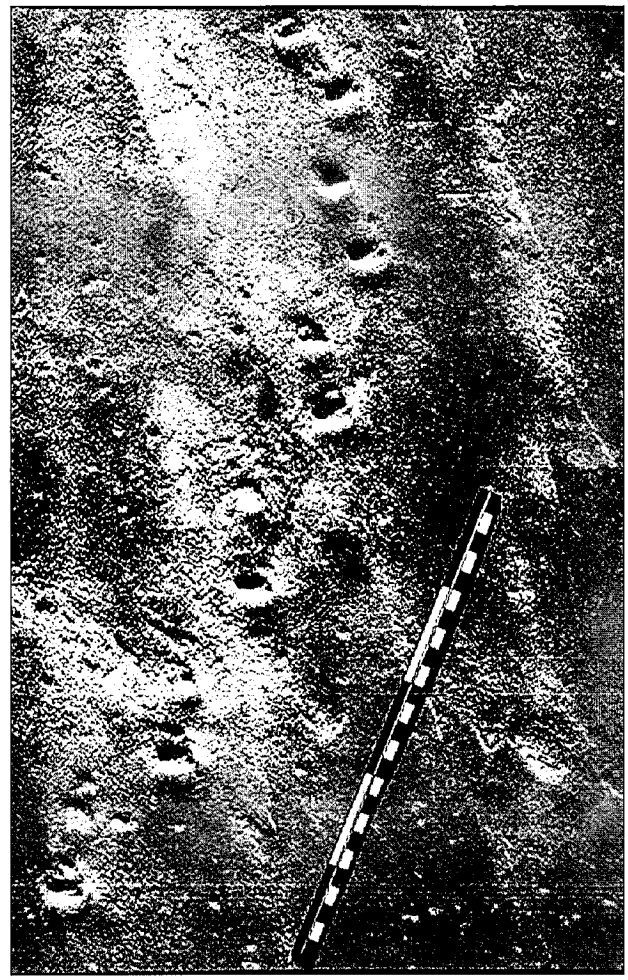

**Figura 3.**- *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981. Pista atribuída a mamíferos primitivos del Jurásico Inferior, areniscas eólicas de la Formación Botucatu, de la cantera Sao Bento, Araraquara, Sao Paulo, Brasil. Las medias lunas que acompañan las huellas representan la arena que el autor de la pista, en este caso, empujó para abajo subiendo una duna transversal, e indica el buzamiento original de los foresets de la paleoduna.

contracción del fango (*mud cracks*) han sido controladas por las huellas. En este caso la lámina que observamos es por lo menos próxima a la superficie original (Fig. 2).

5) Hay medias lunas de arena caídas en la dirección del buzamiento de los *foresets*, en el caso de huellas en dunas desérticas. En este caso seguramente las medias lunas no han podido formarse por gravedad en el subsuelo (Fig. 3).

6) Si las huellas son grabadas claramente, con cantos y esquinas vivas y son muy detalladas, entonces estaremos seguros de que estamos muy próximos a la superficie original (Fig. 4).

7) Y hay el caso, por ejemplo, de muchas de las huellas de dinosaurios de Asturias, que son contramoldes naturales que se encuentran como hiporrelieves en la base de capas gruesas de arenisca cuyo techo es plano (Fig. 5).

Es un desafío importante y urgente para los icnólogos y los sedimentólogos el estudiar este fenómeno, sea en el laboratorio o en el campo, y esclarecer mejor los casos de verdaderas huellas *s.s.*

El fenómeno de las subtrazas explica la preservación de las huellas en todos los ambientes; en la playa, el mar pudo destruir las huellas en la superficie de la arena, pero no en las láminas y capas profundas, en donde las huellas ya estaban grabadas fuera de su alcance. Igualmente, en las dunas del desierto el viento pudo borrar o dañar las huellas grabadas en la arena superficial, pero no las que ya estaban a salvo bajo la superficie. Lo mismo se puede decir para otros ambientes no semiáridos.

El fenómeno es importante y debe ser tenido en cuenta porque también explica otros hechos:

1) Además de las dos dimensiones en superficie (x e y), un paleoicnólogo debe interesarse por la tercera dimensión (z), la profundidad, que para él corresponde en realidad a la dimensión tiempo. Un animal, al dejar grabada su huella en la superficie contemporánea de una capa, graba también varias subtrazas en capas a

**Figura 4**.- Una hermosa huella de carnosaurio del Cretácico Inferior, Formación Sousa, localidad Sítio Saguim, Sousa, Paraíba, Brasil. La buena calidad de los detalles morfológicos indican que se trata de uma verdadera huella y no de una subtraza.

**Figura 5**.- Base de una gruesa capa de arenisca de la Formación Lastres (Kimmeridgiense) con grandes y profundas huellas de dinosaurios, predominantemente saurópodos, que se presentan como hiporrelieves convexos. Puerto de Lastres, costa de Asturias. Las lutitas en donde habían sido grabadas las huellas, en el fondo de un canal abandonado, fueron erosionadas por el mar formándose una gruta. Al centro se observa un típico par (set) mano-pie de saurópodo.

**Figura 6**.- Profunda huella de saurópodo en la Formación Morrison (Jurásico Superior) del Purgatory River, Colorado, USA. Foto: cortesía Prof. Martin G. Lockley.

unos 5-10 cm de profundidad, incluso hasta medio metro o más si es un gran dinosaurio (Fig. 6), y con eso graba su huella en capas que quizás podían tener entonces varios años; estas subtrazas pueden hallarse hoy en día en la misma capa rocosa junto con verdaderas huellas *s.s* de otros dinosaurios que ya habían muerto. Así puede ocurrir que unas huellas y las subtrazas de otras estén en la misma capa sin ser contemporáneas. Como consecuencia, lo que los icnólogos llamamos icnopoblación o icnoasociación puede ser sólo en sentido amplio, no en sentido estricto. Algunos o muchos años pueden ser insignificantes en la escala geológica del tiempo, pero es un intervalo importante si se quiere interpretar, desde el punto de vista de la ecología y sociología, la interrelación entre dinosaurios (cf. Lockley, 1991).

2) Los dinosaurios cuadrúpedos distribuían su peso entre las manos y los pies dependiendo de dos factores: a) el peso relativo del tren delantero (que incluye el cuello y la cabeza) y el tren trasero (incluída la cola), y b) el área de la superficie relativa de la mano y del pie (palma y planta).

Por ejemplo, saurópodos de cuello largo y pesado (el *Mamenchisaurus*) y con manos relativamente pequeñas, dejarían huellas muy profundas con las manos y menos profundas con los pies. Como resultado, las manos producirían subtrazas en capas más profundas, a donde no llegaría la deformación producida por los pies. Es éste probablemente el origen de las pistas con solamente mano de saurópodos del Cretácico Inferior de Bandera County en Texas (Bird, 1985) y de Marruecos (Yshigaki, 1989), que habían sido interpretadas como pistas de seminatación en aguas someras, de dinosaurios cuya parte posterior y cola flotaban.

Evidentemente ocurre lo contrario con los dinosaurios que son más pesados en la parte trasera, de cuello corto y patas delanteras ligeras, como es el caso de la huella *Agialopus*, atribuida a terópodos primitivos cuadrúpedos.

**Figura 7**.- Dos pistas paralelas de carnosaurios de distintas dimensiones. Es difícil decidir si ambas son sincrónicas o si sucede que la pequeña es una verdadera pista y la grande una subtraza. Formación Cayenta o más probablemente Moenhave; Tuba City, Arizona, USA.

**Figura 8**.- Pista de ornitópodo bípedo primitivo en la Formación de los Calcari Grigi di Noriglio, del Liásico de Rovereto, Trento, Italia, en ambiente de plataforma carbonática.

3) Estadísticamente, y sobre todo en el Jurásico y Cretácico, se han encontrado pocas huellas de dinosaurios de pequeñas dimensiones. Hay quienes interpretan este hecho como señal de una rareza proporcional de los dinosaurios jóvenes (yo mismo lo hice). Es posible que sea así, y en algunos casos hay motivos para pensarlo. Pero no hay duda de que hay un sesgo en favor de las pisadas grandes, dado que los dinosaurios de mayor tamaño marcaban huellas no sólo en la superficie, sino también en las capas del subsuelo, resultando así que cada individuo grababa virtualmente varias huellas superpuestas con una sola pisada, mientras que los dinosaurios de pequeñas dimensiones, más ligeros, dejaban su impresión tan sólo en la superficie, en donde la probabilidad de preservación era mucho menor. Además hay otro sesgo a tener en cuenta, el de la menor probabilidad de que el icnólogo, geólogo o aficionado encuentren las huellas pequeñas, que son menos evidentes (Fig. 7).

Es posible que el mismo sesgo sea responsable de la gran escasez de huellas de mamíferos primitivos, y también, en muchas regiones, de la gran escasez de las de aves.

4) A causa del distinto predominio funcional de algunas partes de las huellas sobre otras, por ejemplo de los dedos sobre la palma o planta, o de los dedos centrales sobre los extremos, una subtraza está frecuentemente incompleta, porque en ella se graban tan sólo las partes predominantes del pie. Por eso, con frecuencia la subtraza es distinta, tanto de la verdadera huella como del pie del autor. Es el caso por ejemplo del *Tridactylichnium leonardii* Conti *et al.*, 1977, en el Pérmico Superior, que fué instituída en honor del Prof. Piero Leonardi, y que habría sido la huella tridáctila más antigua de tecodonte bípedo. Hoy en día, en nuestra opinión, pensamos que se trata tan sólo de una subtraza de una pista cuadrúpeda con huellas pentadáctilas, pero con predominancia funcional en los dedos centrales, una pista de tipo rincosauroide muy común en el Pérmico Superior. Con eso hay el peligro de entender mal las huellas y de multiplicar los taxones sin necesidad. En las subtrazas hay que considerar también el hecho de que las dimensiones son más grandes y relativamente desproporcionadas, y que es más fácil que puedan faltar huellas en la pista.

5) Es evidente que las medidas tomadas sobre subtrazas tienen un valor muy relativo, sobre todo para la anchura de los dedos. Cuanto más profunda sea la subtraza, más aproximado será el valor de las medidas en comparación con las de la huella original. El aspecto general de la huella será evidentemente muy distinto. Así es posible, por ejemplo, que muchas huellas atribuidas a ornitópodos sean en realidad subtrazas de terópodos.

## Huellas, ambientes y ecología

Una de las contribuciones mayores que la nueva paleoicnología, incluso de dinosaurios, puede dar a las Ciencias de la Tierra es que las huellas fósiles son testigos de los paleoambientes hasta en sus más mínimos detalles, proporcionando datos que otras ciencias difícilmente pueden aportar.

Un ejemplo sería el caso de Italia. Por primera vez se comunicó internacionalmente el reciente descubrimiento (Lanzinger y Leonardi, 1991; Leonardi y Lanzinger, 1992), de pistas de dinosaurios en el Lías del Trentino (Alpes nororientales). Hasta ahora se han encontrado cerca de 250 pistas o pisadas aisladas individuales de terópodos, saurópodos y ornitópodos primitivos (Figs. 8 y 9). Por el momento no han aparecido huesos de dinosaurios en Italia, pero se habían hallado pistas en el Noriense de los Dolomitas (Mietto, 1985). Actualmente se están descubriendo huellas de dinosaurios en muchos otros niveles del Noriense de la misma región, algunos de los cuales se han publicado recientemente (Mietto, 1991).

Estos terrenos con huellas del Noriense y del Lías son atribuidos a plataformas carbonatadas muy parecidas a las de las Bahamas, y los geólogos postulan la Plataforma de Trento, aislada al este y al oeste por cuencas profundas, alargada de sur a norte durante unos 200 km, o por lo menos desde Verona a Bolzano, como continuación del promontorio africano o de la placa «Apulia» en comunicación con Africa, y no postulan un verdadero continente en el Trentino, sino tan sólo extensiones de plataformas aisladas. Actualmente, el hallazgo de numerosas pistas de dinosaurios en varios niveles del Noriense y del Lías, con concentraciones populacionales altas, hace reconsiderar todo el problema del paleoambiente. Plataforma sí, sin duda, pero no se puede admitir que grandes asociaciones de dinosaurios, numéricamente abundantes (y de grandes dimensiones en el Lías) pudiesen vivir exclusivamente en la plataforma. A donde irían durante la pleamar? Quizás a pequeñas islas, pero, dónde encontrarían su alimentación los herbívoros, animales de hasta 2 toneladas de peso? Hay que revisarlo todo y posiblemente postular la presencia de un continente, o a lo menos de una gran isla, de la cual la plataforma de Trento era no un promontorio, sino una franja marginal.

Es clásico también un caso del Terciario pirenaico: durante el mismo congreso sedimentológico internacional se presentaron dos trabajos sobre la misma formación terciaria de flisches: en uno se la describía como una formación de mar profunda, de hasta 500 metros, mientras que en el otro se publicaban huellas de pájaros en la misma unidad. Está claro que, en este caso, la presencia de huellas de tetrápodos continentales cambia completamente el panorama paleoambiental (cfr. Mangin, 1962).

**Figura 9**.- Otra pista de surópodo en la misma localidad y formación.

La presencia de pistas de tetrápodos, y particularmente de dinosaurios, proporciona datos sobre:

a) Paleombiente en general. Además de los casos citados arriba, se puede citar la afinidad de los mamíferos y terápsidos con los ambientes áridos; de los saurópodos con los ambientes húmedos, sobre todo los costeros; de los ornitópodos con las latitudes altas, y de los saurópodos con las bajas (Leonardi, 1989).

b) Fase transgresiva (generalmente sin huellas) y regresiva (en donde aparecen las huellas); nivel del agua, contenido en agua de los sedimentos, nivel freático, y en general sobre los ciclos sedimentarios (Lockley, 1991).

c) Posición y dirección de la línea de costa. Lockley (1991) describe muy bien los diferentes tipos de yacimientos de huellas que indican la posición de la línea

**Figura 10**.- Una pista cuadrúpeda atribuída a Ceratopsia, Ligabueichnium bolivianum Leonardi, 1984, con la disminución gradual de la profundidad de sus huellas, denuncia la posición de la antigua línea de costa marina. Formación El Molino, Maastrichtiense, localidad de monte Huayllas, municipio de Toro-Toro, Potosí, Bolivia.

de costa marina, de lagos, lagunas y ríos (Fig. 10); también, de la dirección regional de lagos y ríos controlados por el estilo tectónico de la región en la época (Godoy y Leonardi, 1985; Leonardi, 1984, 1989).

d) Profundidad más precisa de la lámina de agua, en el caso de huellas seguras de seminatación.

e) Buzamiento original de los *foresets* de las dunas fósiles, tanto en regiones tectónicamente deformadas o en lajas aisladas (Leonardi, 1979) (cfr. Fig. 3).

f) Dirección de la corriente en huellas de seminatación, como en el caso de los trilobites.

g) Indicaciones sobre minerales (boratos, cfr. Alonso, 1987), así como sobre el petróleo, en este último caso como consecuencia de los estudios sobre líneas de costa, etc.

h) En el campo tectónico, sobre la polaridad de las capas, en el caso de situaciones estructurales complejas.

i) Datos sobre muchos otros detalles, y hay campo para nuevas aplicaciones sobre las mil y una utilidades de la icnología de tetrápodos.

Se podría hablar mucho más sobre la interrelación entre grupos de dinosaurios, y entre éstos y otros organismos con el ambiente.

## Comportamiento

Quizás la máxima contribución de la icnología de tetrápodos sean los datos que proporciona en las áreas de la postura, biomecánica, comportamiento individual y social (sociología), y de la fisiología de los autores de las pistas.

Los esqueletos son animales muertos, mientras que las pistas son señales de la actividad de animales vivos. Las asociaciones de esqueletos o de huesos aislados son tanatocenosis, mientras que las icnoasociaciones, con las limitaciones explicadas anteriormente al hablar de las subtrazas, son casi biocenosis. Así, resulta que la icnología no es tan sólo una ciencia que completa los datos proporcionados por la osteología, sino que es una ciencia alternativa que suministra datos sobre los animales que no pueden hallarse en otros campos.

a) *Posición del cuerpo.*

Las ideas sobre la postura de los dinosaurios han sido completamente revolucionadas por los estudios icnológicos, aunque en muchos casos un examen menos preconcebido de los esqueletos habría dado también buenos resultados. Un ejemplo es el caso de los iguanodontes de Bernissart (Bélgica), que en su posición de hallazgo eran claramente cuadrúpedos. La clásica posición de canguro de los dinosaurios bípedos, con tres puntos de soporte, se ha cambiado a una posición más dinámica, con el cuerpo casi paralelo al suelo y sólo dos puntos de soporte; la cola, tanto en los bípedos como en los cuadrúpedos está siempre levantada, ágil y nerviosa, siendo así rarísimo el caso de rastros de cola de dinosaurios.

b) *Biomecánica.*

A partir de las huellas se pueden decir muchas cosas en este campo. Se ha evidenciado que los dinosaurios, incluso los cuadrúpedos, caminaban con las patas muy juntas bajo el cuerpo, con un andar eficiente y elegante, de forma muy adelantada, produciendo pistas muy estrechas. También en las reconstrucciones artísticas o de esqueletos se ha acabado la posición que Wade (1989) llama de «síndrome del cosaco» (los cosacos danzan con las piernas muy abiertas).

c) *Comportamiento individual.*

*Forma de andar.* Se ha escrito recientemente mucho sobre la manera de andar de los dinosaurios (Leonardi, Lima y Lima, 1987), encontrándose una buena síntesis en Thulborn (1990). Los dinosaurios bípedos andaban generalmente al paso, con un ángulo de paso muy alto en los terópodos y menos alto o medio en los ornitópodos (que eran más grandes y más pesados). En el caso de pistas rápidas no se puede hablar propiamen-

te de galope para los bípedos, aunque con alguna frecuencia se encuentran pistas irregulares, con un paso largo y uno corto alternados que, más que a animales cojos, pueden ser atribuidas a animales que andaban rápidos pero con las piernas algo bloqueadas, en una especie de trote; algunos investigadores hablan de galope bípedo cuando el animal realizaba tiempos con el cuerpo completamente levantado fuera del suelo, como se puede demostrar cuando la longitud de la zancada es más largo que la suma de las longitudes estimadas de las dos piernas.

En los andares de los bípedos la cola tenía sin duda un lugar importante, se movía algo serpenteante de izquierda a derecha para contrabalancear el cambio de pie, y de arriba a bajo para contrabalancear el movimiento del cuerpo.

No hay registros seguros de dinosaurios saltadores. El caso de *Saltosauropus latus*, del Jurásico superior de Francia, que se interpretaba como una pista ancha de dinosaurio saltador, se ha resuelto ya reinterpretándola como pista de una tortuga marina en seminatación. Otros casos de saltadores tampoco son tan seguros. Una andadura especial, hasta ahora testimoniada tan sólo en los bípedos, es la natación, grabada en los sedimentos con huellas de seminatación (Coombs, 1980; Godoy y Leonardi, 1985).

Los dinosaurios cuadrúpedos andaban también generalmente al paso, y parece muy dudoso hablar de galope y trote, incluso como hipótesis, ya que los grandes mamíferos generalmente no galopan y no hay motivos icnológicos para sustentar esta hipótesis. La pista es más ancha que la de los bípedos, aunque en los saurópodos es más estrecha de lo que se podría esperar, lo que demuestra un andar muy avanzado.

Un caso más común de lo que se piensa es el de los dinosaurios semibípedos. Muchos ornitópodos tienen este tipo de desplazamiento, que en algunos casos se reconoce porque hay tan sólo algunas huellas de las manos, a veces de manera constante; por ejemplo una huella de mano cada dos o tres pasos de pie (Fig. 2). Pero el fenómeno se puede descubrir también en el caso más común de pistas semibípedas completas. Las manos de los verdaderos cuadrúpedos son, en general, grandes en relación a los pies, y muy regulares en su posición; por el contrario, en los cuadrúpedos opcionales y en los semibípedos, las manos son muy pequeñas e irregularmente apoyadas, lo que implica una función exploratoria más que un soporte verdadero. Las huellas de las manos de estos dinosaurios son generalmente incompletas, ya que con frecuencia apenas apoyaban la punta de los dedos.

Un caso interesante es el de los cambios de andar. Las pistas pueden indicar aceleración o deceleración, principalmente si los datos de la longitud de la zancada o del ángulo del paso se representan en un diagrama de secuencia que presenta gráficamente el fenómeno; los diagramas de secuencia indican que a menudo los dinosaurios tenían una «velocidad de crucero» que era probablemente su velocidad óptima, desde el punto de vista de la proporción entre la energía gastada y el alcance del objetivo. Hay pocos casos de cambio entre paso y carrera, paso y parada y de nuevo paso (*Anomoepus* Bird, 1985). Existen ejemplos de giros, pero son raros, ya que normalmente los dinosaurios, como todos los animales, iban en busca de algún objetivo en una dirección determinada.

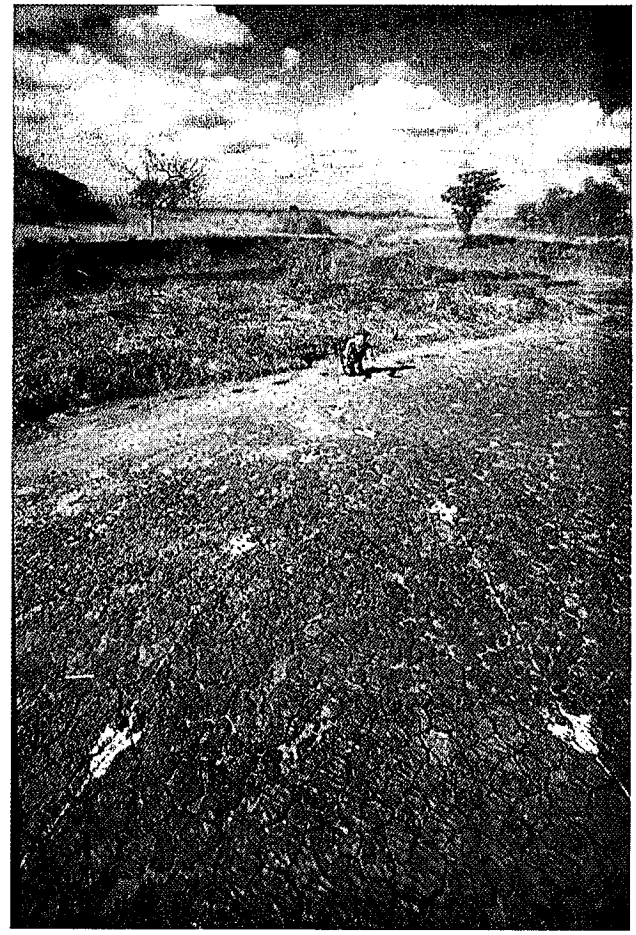

**Figura 11**.- Dos pistas de carnosaurios corredores, *Moraesichnium barberenae* Leonardi, 1979, grabadas en el fondo de una laguna de ambiente semiárido. Formación Sousa, Cretácico Inferior; localidad Passagem das Pedras, Sousa, Paraíba, Brasil. Las pistas de dinosaurios que atestiguan un rastro de carrera son relativamente raras en el mundo. Foto: Cortesía de Franco Capone, Milano, Italia.

*Velocidad*. El estudio de la velocidad de los dinosaurios es siempre más frecuente. Al contrario de lo que se piensa, era muy raro que superaran los 4-5 km/h, siendo muy poco frecuentes los casos de velocidades de hasta 40 km/h. Hay un ejemplo raro e interesante de un nivel con una pequeña población de terópodos (5) formada por verdaderas pistas (no subtrazas), en la cual tres individuos andaban al paso con zancadas de 2 m, y dos individuos corrían a toda velocidad con zancadas de 5 m (Leonardi, Lima y Lima, 1987) (Fig. 11). El tema de la velocidad es muy técnico y complejo y no puede ser desarrollado aquí

**Figura 12.**- La falda rocosa en dip slope del Cerro Huayllas en los alrededores de Toro-Toro, Potosí, Bolivia, presenta una icnoasociación de aproximadamente 60 pistas paralelas de carnosaurios dirigidas hacia el Norte (izquierda) y cruzadas por dos pistas paralelas de Ceratopsia. Formación El Molino, Maastrichtiense.

con detalle. Una síntesis completa y actualizada, con tablas muy útiles, es la de Thulborn (1990). Los resultados del estudio de la velocidad de los dinosaurios en base a la icnología lleva a importantes afirmaciones en el campo de la fisiología, afirmaciones que en mi modesta opinión contradicen frontalmente las hipótesis que ahora están de moda. Se ha afirmado que los dinosaurios eran homeotermos y que su forma de andar y velocidad eran parecida a la de los mamíferos. La icnología indica claramente que eran heterotermos y que no disponían de energía suficiente como para desarrollar velocidades altas de crucero. Es muy posible que como los caimanes, cocodrilos y los lagartos actuales, pudiesen realizar en caso de necesidad breves tramos con velocidad muy rápida, pero lo normal era sin duda el paso.

*Direcciones*. Generalmente, los dinosaurios no se desplazaban para pasear. Al andar, tenían objetivos de supervivencia tales como búsqueda de comida, caza, defensa, traslado (la verdadera migración es dudosa en los reptiles) y fuga. Por eso, es interesante estudiar en el campo sus direcciones de marcha, representándolas gráficamente en diagramas circulares (Godoy y Leonardi, 1985). En muchos casos se puede descubrir que hay pasillos preferenciales, a veces verdaderas «autopistas de dinosaurios», de sentido único (el caso de los 60 terópodos de Toro-Toro en Bolivia, Leonardi, 1984; Fig. 12), o de sentido doble. En otros casos hay tendencias bimodales, trimodales, tetramodales (bidireccionales, tridireccionales, tetradireccionales).

Sin embargo, hay que distinguir los casos de pistas asociadas gregariamente y pistas independentes. Pero cuando las pistas siguen direcciones preferenciales en ambos los casos, hay que postular para ello un motivo. Se descubrió que los dinosaurios estaban fuertemente influenciados en la dirección de su marcha, como es obvio, por el paisaje, ríos, lagos y vegetación hasta el punto de que las direcciones preferenciales de los animales pueden ser un testigo útil de la dirección de playas y otras características del paisaje (Leonardi, 1989). Lo mismo se ha demostrado para los grandes mamíferos actuales (Laporte y Behrensmeyer, 1980). Las direcciones pueden ser comparadas con los datos direccionales proporcionados por elementos sedimentológicos, como las marcas de oleaje, completando así el panorama. En algunos casos se ha podido demostrar que las direcciones de los dinosaurios estaban influenciadas incluso por las grandes líneas tectónicas regionales, ya que éstas controlaban el paisaje y éste a los dinosaurios (Godoy y Leonardi, 1985). Existen también casos de direcciones aparentemente al azar, pero son más frecuentes los casos de direcciones preferenciales.

A veces la preferencialidad de las direcciones es constante en el tiempo a través de los niveles, indicando una constancia del paisaje y de la paleogeografía, o sufre entonces una evolución en el tiempo y en los niveles sucesivos, indicando probablemente una evolución de aquéllos.

Por lo menos en un caso, el sentido unidireccional de un gran número de pistas asociadas se interpreta correctamente como influenciado por la presencia de algún otro animal: en el caso de la Lark Quarry en el Queensland, la llegada de un gran carnosaurio causó la fuga colectiva de gran número de pequeños dinosaurios herbívoros y carnívoros (Thulborn y Wade, 1984).

*Comportamiento social* (sociología). Hasta hace pocos años los dinosaurios se representaban siempre solos, aislados. En algunos casos, casi siempre en Europa, las pistas confirmaban esta imagen. Pero en otros, las pistas están asociadas de una forma que evidentemente postula la existencia frecuente de manadas de herbívoros y jaurías de carnívoros. Inicialmente Bird (1941) señaló la asociación de doce pistas paralelas de saurópodos en la superficie de un mismo nivel; más tarde, él mismo publicó otra localidad con 23 pistas paralelas en manada (Davenport Ranch, Texas, USA; Bird, 1944).

La atención sobre el gregarismo en los dinosaurios fue sin embargo alertada en un trabajo de Ostrom (1972), en el cual señalaba no sólo pistas paralelas en Connecticut (USA), sino en otras localidades. A partir de entonces aparecieron muchas asociaciones de este tipo, y el gregarismo de muchos dinosaurios está fuera de discusión. Por lo menos para América Latina, el orden de gregarismo decreciente es así: saurópodos, ornitisquios cuadrúpedos, terópodos y ornitópodos (Leonardi, 1989).

Algunas de estas asociaciones «gregarias» han sido descubiertas y publicadas por el autor de este trabajo, como por ejemplo las de Toro-Toro (Bolivia), en una capa del Cretácico Superior de ambiente costero que presenta cerca de 60 pistas paralelas, casi todas de terópodos, todas con rumbo norte. La distribución regular casi a distancias fijas, así como también la homogeneidad de las dimensiones, hace pensar en una gran

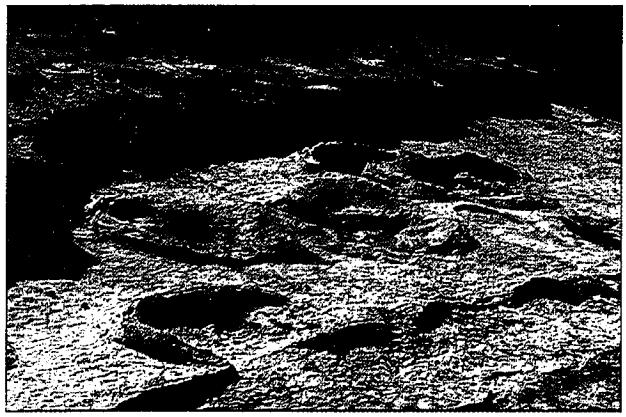

**Figura 13.**- Huellas de saurópodos pertenecientes a una gran icnoasociación que comprende ocho pistas de saurópodos y 32 de carnosaurios, todas paralelas. Los carnosaurios cruzaron el terreno después de los saurópodos, pisando en sus huellas. Formación El Molino, Maastrichtiense; Toro-Toro, vado de la carretera Toro-Toro-Anzaldo por el río Rodeo; Potosí, Bolivia.

población que se desplaza al largo de la orilla del mar. La misma laja presenta, con otra dirección casi ortogonal, dos pistas paralelas de grandes ornitisquios cuadrúpedos, probablemente ceratopsios, que salían del mar subiendo a la playa (Fig. 12). En la misma localidad, otro sustrato rocoso muestra, en un frente de 200 m, ocho pistas paralelas (pertenecientes a dos jóvenes y seis adultos) de saurópodos también dirigidos rumbo al norte, y asociadas a ellas, 32 pistas de carnosaurios que pasaron después de los saurópodos (sus huellas pisaban en las grandes huellas de los saurópodos y en sus rebordes) en la misma dirección, quizás persiguiéndolos, pues el estado de impresión de las huellas es exactamente el mismo (Leonardi, 1984) (Fig. 13).

En Sousa (Cretácico inferior, Brasil), también hallé tres manadas de saurópodos (7, 8 y 15 individuos) (Fig. 14), asociadas en dos casos con huellas de carnosaurios. Los ejemplos se podrían multiplicar, estando bien descritos en la bibliografía. Los más famosos son quizás las pistas de saurópodos del Purgatory River (Jurásico del Colorado, USA), las pistàs de ornitópodos del Peace River en el Cretácico de Canada (Currie, 1989), y las pistas también de ornitópodos del Cretácico de Corea; la extraordinaria asociación de pistas de minidinosaurios de la ya citada Lark Quarry (Cretácico de Australia), y para finalizar, algunas asociaciones de pistas de saurópodos de Asturias (Fig. 15).

No siempre, sin embargo, pistas paralelas asociadas indican el paso de una manada u otro grupo organizado de dinosaurios. Puede tratarse simplemente de un «pasillo» preferencial por el cual pasaron en tiempos distintos, individuos aislados en la misma dirección. He aquí algunos criterios para reconocer con probabilidad verdaderos grupos gregarios:

a) El espaciamiento regular entre las pistas, con una distancia que pemitiera a los animales no atropellarse, y además andar unos cerca de otros en la manada; en cambio otros grupos andaban más bien en fila india.

**Figura 14.**- Huellas someras de una manada de 15 saurópodos en ambiente de abanico aluvial. Formación Antenor Navarro, Cretácico Inferior; localidad de Serrote do Letreiro, Sousa, Paraíba, Brasil.

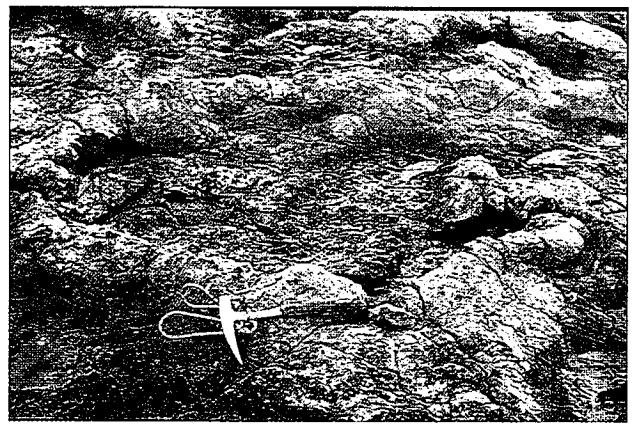

**Figura 15.**- Icnoasociación de huellas de saurópodos que atestigua, por el pisoteado de una elevada concentración de animales dirigidos en la misma dirección, el paso de una manada de enormes dinosaurios. Formación Tereñes, Kimmeridgense; Playa de la Griega, Colunga, costa de Asturias.

b) Misma situación de profundidad, rebordes y aspecto general de las huellas.

c) Análoga velocidad calculada a partir de los parámetros de la pista.

d) Análogos cambios de velocidad, de dirección de las pistas y/o de profundidad de las huellas.

La sociología de los dinosaurios a partir de sus huellas estudia no sólo los grupos organizados de herbívoros y su estructura sino también la relación y la interacción entre las diversa formas y grupos. Es un estudio sin duda fascinante.

## Desafíos

Me gustaría dejar, planteados al término de esta revisión sobre las icnitas de dinosaurios, unos desafíos, tanto a los icnólogos de España como a mí mismo. Anteriormente se ha dicho que es un desafío, el definir exactamente cuándo una huella es confiable como tal en sentido estricto, y cuando es, por el contrario, una subtraza.

- Es urgente e interesante hallar pistas de ornitisquios cuadrúpedos. Ya se conocen algunas de ceratópsides y de anquilosaurios, pero son pocas; en cambio no se conoce ninguna de estegosaurio. Tendrá mucha gloria el icnólogo que las descubra primero.

- Es interesante el problema de la absoluta ausencia de huellas de mamíferos en los yacimientos con abundantes huellas de dinosaurios. Hay huellas de mamíferos en formaciones de ambiente árido y sobre todo desértico, y por eso propuse que posiblemente los dinosaurios se aseguraban el monopolio de las regiones fértiles. Pero es sólo una hipótesis y hay otras posibilidades que deben ser explotadas. Además del doble sesgo de que hablaba antes, hay que controlar en detalle, con la lupa, en capas que presentan verdaderas huellas de dinosaurios si no hay huellas de mamíferos y de otros pequeños animales. Porque, al menos en mi experiencia personal, se tiene la impresión, sobre todo en el Jurásico y Cretácico, que los dinosaurios realmente saturasen el ambiente, y de hecho no se encuentran huellas ni de lagartos, cocodrilos, tortugas ni nada más.

- Ya cité el desafío de la revisión de las huellas de terópodos. Si hay alguien que se proponga hacerlo y de reconducir todas las huellas de terópodos a una docena o poco más de géneros, hará un excelente trabajo. Naturalmente hay que hacerlo viajando por el mundo, bajo el amparo de una organización internacional y examinando personalmente todos los holotipos. Es una revisión necesaria y urgente.

- Creo que hay que revisar muchas huellas y rastrilladas de ornitópodos, incluso en España. Es probable que se descubra que muchas pistas bípedas son de hecho cuadrúpedas o semibípedas, con manos muy pequeñas y ligeras. Muchas veces son casi invisibles. Tengo la impresión que casi todos los grandes ornitópodos eran cuadrúpedos, al menos opcionales.

- Es extraño que en Europa, en los tres períodos del Mesozoico, no haya prácticamente pistas asociadas que demuestren comportamento gregario. Es un reto interesante descubrirlas.

- Un importante desafío para los icnólogos europeos es realizar urgentemente una síntesis de los datos sobre las pistas fósiles de Europa a nivel continental, o al menos de las pistas de dinosaurios. Los resultados serán sin duda interesantes y permitirán la comparación con otras placas continentales.

- Hay la posibilidad de estudiar, a nivel de España o de Europa, la relación que existe entre las huellas de dinosaurios herbívoros y el polen, para proporcionar datos sobre la alimentación vegetal de los dinosaurios y una eventual vicariancia entre ornitisquios y saurópodos desde el punto de vista geográfico-ambiental y del de la vegetación. Una hipótesis a confirmar es las relaciones hadrosaurios/arbustos (incluso angiospermas) y saurópodos/árboles (coníferas).

Mi agradecimiento cordial a los amigos doctores César Suárez de Centi, Marta Valenzuela y José Carlos García-Ramos del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo por la revisión crítica de este manuscrito y por haberme mostrado la maravillosa icnofauna de dinosaurios de Asturias, así como por la colaboración e invitación a participar en la Reunión Monográfica sobre Biosedimentación celebrada en Oviedo del 20 al 22 de Febrero de 1992 en donde fue presentada esta conferencia.

## Bibliografia

Alonso, R.N. (1987): Valoración icnoavifaunística de ambientes boratíferos. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia*, I: 586-597.

Bird, R.T. (1941): A Dinosaur walk into the Museum. *Natural History*, 47(2): 74-81.

Bird, R.T. (1944): Did Brontosaurus ever walk on land?. *Natural History*, 53(2): 61-67.

Bird, R.T. (1985): *Bones for Barnum Brown. Adventures of a Dinosaur Hunter*. Texas Christian Univ. Press. 225 p.

Casanovas Cladellas, M.L., Fernández Ortega, A. Pérez Llorente, F. y Santafé Llopis, J.V. (1989): Huellas fósiles de Dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de La Virgen del Campo. *Ed. Instituto de Estudios Riojanos, Ciencias de la Tierra*, 12, 190 p.

Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N. y Nicosia,U. (1977): Tetrapod footprints of the «Val Gardena Sandstone» (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning. *Palaeontographia Italica*, 70: 91 p.

Coombs, W.P.Jr. (1980): Swimming ability of Carnivorous Dinosaurs. *Science*, 207: 1198-1199.

C.S.I.C. (1990): *Dinosaurios*. Museo Nacional de Ciencias Naturales e Iberduero, Madrid, 113 p.

Currie, Ph.J. (1989): Dinosaur Tracksites of Western Canada. En: *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D. y M.G.Lockley, Eds.) Cambridge Univ. Press, 1989. 454 p

García-Ramos, J.C. y Valenzuela, M. (1977): Huellas de pisada de vertebrados (Dinosaurios y otros) en el Jurásico Superior de Asturias. *Estudios Geológicos*, 33: 207-214.

García-Ramos, J.C. y Valenzuela, M. (1979): Estudio e interpretación de la icnofauna (vertebrados e invertebrados) en el Jurásico de la costa asturiana. *Cuadernos de Geología*, 10:

13-22.

Gillette, D.D. y Lockley, M.G. (1989): *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge Univ. Press. 454 p.

Godoy, L.C. y Leonardi, G. (1985): Direções e comportamento dos dinossauros da localidade de Piau, Sousa, Paraíba (Brasil), formação Sousa (Cretáceo inferior). En: *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. Brasil, DNPM. Série «*Geologia*», 27: 65-73.

Haubold, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium. En: *Handbuch der Paleoherpetologie* (Kuhn, O., Ed.). Stuttgart, Fischer. viii+124 p.

Lanzinger, M. y Leonardi, G. (1991): Piste di dinosauri nel Giurassico inferiore ai Lavini di Marco (Trento). En: *Dinosaurs. Il mondo dei dinosauri*. Trento, Museo Tridentino di Scienze Naturali. 107 p.: 88-94.

Laporte, L. y Behrensmeyer, A.K. (1980): Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya. *Jour. Sed. Petrology*, 50: 1337-1346.

Leonardi, G. (1980): On the discovery of an abundant Ichnofauna (Vertebrates and Invertebrates) in the Botucatu Formation s.s. in Araraquara, Sao Paulo, Brazil. *An. Acad. bras. Ciências*, 52(3): 559-567.

Leonardi, G. (1984): Le impronte fossili dei dinosauri. En: *Sulle orme dei dinosauri.*, (Bonaparte, J.F. *et al.*, Eds.), Venezia, Erizzo. 335 p.: 161-186.

Leonardi, G., (Ed.) (1987): *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Brasil, DNPM. 117 p.

Leonardi, G. (1989): Inventory and Statistics of the South American Dinosaurian Ichnofauna and its Palaeobiological Interpretation. En: *Dinosaur Tracks and Traces*, (Gillette, D.D. y Lockley, M.G., Eds.), Cambridge Univ. Press, 1989. 454 p.

Leonardi, G., Lima, C.V. de y Lima, F.H. de (1987): Os dados numéricos relativos às pistas (e suas pegadas) das Ichnofaunas dinossaurianas do Cretáceo inferior da Paraíba e sua interpretação estatística. I-Parámetros das pistas: 377-394; II-Parámetros das pegadas: 395-417; III-Estudo estatístico: 419-444. En: *Anais do X Congresso brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro*, 19-25 Jul. 1987. (Moura, J.A. y Gilson, H.M.N. Coords.), *Soc. bras. Paleont.*, 1987.

Leonardi, G. y Lanzinger, M. (1992): Dinosauri nel Trentino: venticinque piste fossili nel Liassico di Rovereto (Trento, Italia). *Paleocronache*, 1992(1), 13-24.

Lockley, M.G. (1991): *Tracking Dinosaurs. A new look at an ancient world*. Cambridge Univ. Press, 238 p.

Mangin, J.Ph. (1962): Traces de pattes d'oiseaux et flute-casts associés dans un «Facies Flysch» du Tertiaire Pyrénéen. *Sedimentology*, 1:163-166.

Mietto, P. (1985): Piste di dinosauri nella Dolomia Principale (Triassico Superiore) del Monte Pelmetto (Cadore). *Memorie Società Geologica Italiana*, 30 (1985): 307-310.

Mietto, P. (1991): Impronte di Dinosauri nel Triassico Superiore delle Dolomiti. En: *Dinosaurs. Il mondo dei Dinosauri*. Museo Tridentino di Scienze Naturali, 1991, 83-87.

Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez, S. (1988): Multivariate Analysis on Lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between Ornithopods and Theropods. *Geobios*, 21(4): 395-408.

Ostrom, J.H. (1972): Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeogr. Paleoclimatol. Palaeoecol.*, 11: 287-301.

Soergel, W. (1925): *Die Fährten der Chirotheria. Eine palèobiologische Studie*. Jena, G. Fischer, 1925. vii+92 p.

Thulborn, T.[=R.A.] (1990): *Dinosaur Tracks*. London, Chapman & Hall. 410 p.

Thulborn, R.A. y Wade, M. (1984): Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Mem. Queensland Mus.*, 21(3): 413-517.

Valenzuela, M., García-Ramos, J.C. y Suárez de Centi, C. (1986): Los dinosaurios de Asturias a partir de sus huellas. *Astura*, 5: 66-71.

Wade, M. (1989): The stance of Dinosaurs and the Cossack Dancer Syndrome. En: *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D. y M.G.Lockley, Eds.). Cambridge Univ. Press, 73-82.

Yshigaki, S. (1989): Footprints of Swimming Sauropods from Morocco. En: *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D. y M.G.Lockley, Eds.). Cambridge Univ. Press, 83-86.

*Manuscrito recibido el 23 de Julio de 1992*
*Aceptado el manuscrito revisado el 20 de Diciembre de 1992*