

PALEOICNOLOGIA DE DINOSAURIOS

José Ignacio CANUDO SANAGUSTIN
y Gloria CUENCA BESCÓS

INDICE

Introducción

El inicio de la Paleoicnología de dinosaurios

La conservación de las icnitas

- Medio sedimentario
- Propiedades del substrato
- Subimpresiones
- Otras conservaciones

La morfología de las icnitas

- Anatomía
- El substrato
- Comportamiento
- La conservación como subimpresiones

El estudio de las icnitas de dinosaurios

- Documentación y excavación de yacimientos con icnitas de dinosaurios
- Describiendo icnitas y rastros de dinosaurios
- Midiendo icnitas y rastros de dinosaurios
- Variación en la morfología de las icnitas
- Ilustrando icnitas de dinosaurio

Principales tipos de icnitas de dinosaurios

- Grandes terópodos. “Carnosaurios”
- Pequeños terópodos “Coelurosaurios”
- Ornitomimidos
- Saurópodos
- Prosaurópodos
- Pequeños ornitópodos
- Iguanodóntidos
- Hadrosáuridos

El tamaño deducido a partir de las icnitas

Modo de andar de los dinosaurios

- Dinosaurios bípedos
- Dinosaurios semibípedos
- Dinosaurios cuadrúpedos

Calculando la velocidad de los dinosaurios

- Velocidad relativa
- Métodos de calculo de la velocidad absoluta
- La velocidad de los dinosaurios

La asociación de icnitas de dinosaurios

- Asociación de icnitas de dinosaurio sin orientación aparente
- Asociación con dos direcciones preferentes
- Asociación con un solo sentido.

Megayacimientos

- Estructura de las comunidades de dinosaurios

INTRODUCCIÓN

El registro fósil de dinosaurios contiene dos tipos de información. Uno es el resultado de la fosilización de las carcasas tras la muerte, generalmente son las partes duras del esqueleto, como los huesos y los dientes. Una segunda son las evidencias de la actividad vital (*Trace fossils*) de los dinosaurios. Ambos tipos de restos son complementarios, uno representa la evidencia de la anatomía y los segundos nos dan claves para interpretar el comportamiento y los hábitats de estos organismos. Utilizando las dos evidencias podemos situar a los dinosaurios como unos organismos vivos, que comían, corrían, se reproducían etc. Hay numerosas evidencias de su actividad o icnofósiles, siendo en ocasiones diferenciar entre un icnofósil y el que no es. Por ejemplo la impresión de la piel de un dinosaurio, si se produjo en vida del organismo sería un icnofósil, y si fue posterior a la muerte no lo sería. Podemos simplificar, y de manera arbitraria vamos a considerar a las pisadas (icnitas), excrementos (gastrolitos), nidos y marcas de alimentación como icnofósiles, ya que en ningún caso pueden interpretarse como restos directos.

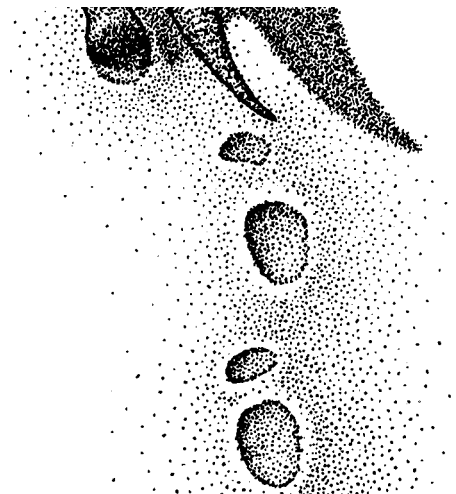


Fig. 1. Icnitas de un saurópodo. Un dinosaurio cuadrúpedo abundante en el Jurásico - Cretácico.

Las icnitas son los icnofósiles de dinosaurios más comunes. Un dinosaurio

tiene un esqueleto que potencialmente puede transformarse en un resto fósil, sin embargo durante su vida puede producir numerosas pisadas que potencialmente pueden llegar fosilizar. Además las icnitas no pueden transportarse de un lugar a otro y por tanto nos están dando una información directa sobre el ambiente que vivían los dinosaurios que las produjeron. Por estas dos razones el número de hallazgos y de estudio de nuevos yacimientos de icnitas ha crecido en los últimos años, y la paleoicnología de dinosaurios es una rama que se ha convertido en un complemento imprescindible para interpretar su biología (Thulborn,1990; Lockley & Hunt,1995; Moratalla *et al.*, 1997; Leonardi,1997). La morfología de una icnita de dinosaurio (y, en general, la de un tetrápodo) está fuertemente influida por cuatro factores: conservación, anatomía de los autópodos, substrato, y locomoción. Uno de los principales objetivos de la paleoicnología debe ser el análisis de la interacción entre estos factores, lo que permitirá, en la medida de lo posible identificar al productor e interpretar la información paleobiológica y paleoecológica que de ellas se puede deducir (Moratalla *et al.*, 1997). El objetivo de este tema es mostrar como las icnitas de dinosaurios pueden ser utilizadas en la reconstrucción de los dinosaurios y de sus hábitats.

EL COMIENZO

Las icnitas de dinosaurios son tan espectaculares que es difícil suponer que han pasado desapercibidas hasta el siglo pasado (cuando empiezan a estar documentadas). La tradición oral de las localidades donde se encuentran indica que siempre se han conocido y lo equivocado, evidentemente, era la interpretación que solía ser más o menos acertada (pisadas de aves) o mítica, en muchos casos relacionada con la religión (la burra de Jesucristo por ejemplo). Sin embargo las primeras documentaciones sobre dinosaurios no son de icnitas sino de restos directos y son del siglo XVII (Halstead, 1970; Delair &

Sarjeant, 1975; Buffetaut, 1980). Bastantes años más tarde es cuando icnitas de dinosaurios fueron "descubiertas".

El primer descubrimiento documentado se produjo en 1802, cuando Pliny Moody trabajando en su granja de South Hadley (Massachusetts, EUA) extrajo una laja con pequeñas icnitas (Steinbock, 1989). Este curioso objeto produjo amplias discusiones en la familia hasta que se decidió utilizarlo como un ornamento en parte delantera de la puerta de la granja. Durante siete años sirvió de objeto ornamental, hasta que un cierto Dr. Dwight hizo una primera interpretación como las pisadas del "cuervo de Noah". En 1839, el ejemplar fue adquirido por el profesor Edward Hitchcock del Amherst College de Massachusetts quien estaba realizando un estudio intensivo de las icnitas de las areniscas del "Connecticut Valley", algunos de los ejemplares los obtenía de las lajas utilizadas en la pavimentación de las calles de una localidad de la región llamada Greenfield. Recogió más de 20.000 icnitas que fue agrupando en el un edificio neoclásico llamado "Appleton Cabinet" incluido en el "Amherst College. Esta exposición se puede como el primer museo de icnitas de dinosaurios. En su primer trabajo de 1836, considero que estas pisadas estaban producidas por pájaros antediluvianos, reptiles y mamíferos. Eventualmente Hitchcock las clasificaba con la combinación de dos nombres, el icnogénero y la icnoespecies y las agrupaba con el código de nomenclatura zoológica. Además definió el término icnolitológica que posteriormente se redujo a icnología (Steinbock, 1989; Thulborn, 1990).

Hitchcock (1858) nunca acepto que algunas de sus icnitas pudieran ser de dinosaurio, una de las razones es que era un grupo desconocido en Norteamérica durante la primera parte del siglo XIX, de hecho hasta 1856 no se descubrieron los primeros huesos de dinosaurio (Leidy, 1856). El 31 de Diciembre de 1867, Cope afirmo que la mayoría de las areniscas de Connecticut las

habría producido dinosaurios terópodos (Cope, 1867). Es importante esta fecha, ya que únicamente unos días más tarde, Huxley, el renombrado e influyente defensor de la evolución argumento que algunas icnitas con tres grandes dedos del "Wealden" (Cretácico inferior) del sur de Inglaterra eran muy parecidas a las que pudo producir el dinosaurio *Iguanodon*, del que se habían encontrado abundantes restos (Thulborn, 1990). Se habían interpretado correctamente las icnitas de dinosaurios, y a partir de ese momento los descubrimientos multiplicaron en los cinco continentes en sedimentos desde el Triásico superior al Cretácico superior (Maastrichtiense superior). En la última década se han publicado monografías donde se sintetiza la importancia y el uso de las icnitas de dinosaurios en Paleontología en particular y en las ciencias geológicas en general (Gillette & Lockley 1989; Thulborn, 1990; Lockley & Hunt, 1995).

LA CONSERVACION DE LAS ICNITAS

La conservación de una estructura frágil como es la pisada de un dinosaurio se tiene que producir una serie de acontecimientos favorables. Una primera aproximación podría ser que las huellas se han conservado gracias a que inmediatamente después del paso del dinosaurio se ha depositado encima un nuevo sedimento de granulometría diferente, que ha conservado las pisadas de procesos destructores como puede ser la acción del oleaje, tormentas o la lluvia. De este modelo simplificado se deduce que de una icnita puede estar conservada como epirrelieve cóncavo (**impresión**) o como hiporrelieve convexo (**molde**), y ambos son válidos para el estudio de la icnita. Los términos como relieve positivo o negativo que es común en la literatura icnológica son ambiguos y pueden traer confusión.

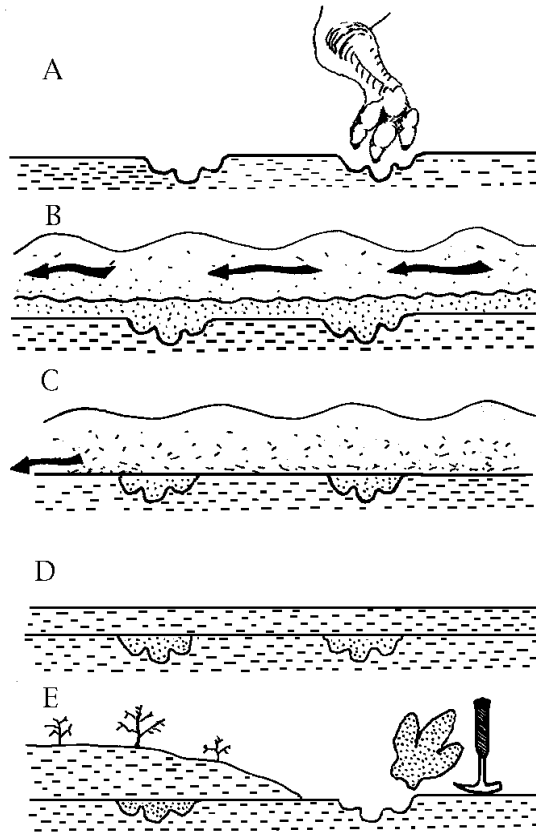


Fig. 2 Modelo simplificado de producción y conservación de impresión y moldes de icnitas de dinosaurios (Lockley & Hunt, 1995)

Son muchos los procesos que pueden intervenir en la conservación de una icnita, por lo que es necesario estudiar cada icnita para conocer dichos procesos que pueden separarse del modelo simplificado y casi con toda seguridad requieren de modelos genéticos más complejos.

MEDIO SEDIMENTARIO

Las icnitas pueden producirse en medios continentales o marinos someros, pero todos requieren un sedimento húmedo. Son más comunes en ambientes con acumulación periódica o cíclica de los sedimentos. Las icnitas se suelen producir en los periodos con interrupción de la sedimentación en los que el substrato está al aire libre o cubiertas por una pequeña columna de agua. Estas condiciones pueden deducirse por la presencia de estructuras sedimentarias como rizaduras, grietas de desecación, marcas de

gotas de lluvia, cristales de evaporitas, bioturbación, mallas de algas, etc. (Tucker & Burchette, 1977; Courel *et al.*, 1979). Incluso las rocas pueden tener icnitas fósiles con un marcado color rojo, como resultado de la oxidación de los minerales de hierro, mientras los sedimentos húmedos estaban expuestos al aire (Thulborn, 1990). En un medio con sedimentación periódica no significa que necesariamente han de conservarse las pisadas, ya que tienen que darse otros factores favorables. Un ejemplo clásico es el lago Turkana, donde Laporte & Behrensmeyer (1980) encuentran que únicamente hay una estrecha banda alrededor del lago en el que se conservan las huellas, ya que fuera de ella, otros factores como el oleaje lo impiden.

Los sedimentos que contienen abundantes icnitas suelen contener escasos restos directos, y al contrario. Posiblemente sea consecuencia que fosilizan bajo diferentes circunstancias. Por ejemplo la fosilización de una carcasa requiere un rápido aporte de sedimento que lo más sencillo es que destruya las icnitas recién formadas. Además las icnitas pueden conservarse al aire libre durante largo tiempo, pero las carcasas son rápidamente destruidas por los carroñeros. También habría que añadir que las icnitas no pueden transportarse, sin embargo en muchos yacimientos son el resultado de una acumulación por el transporte de los huesos.

Consolidación y enterramiento:

En la conservación de las icnitas es tan importante el tipo de enterramiento como la velocidad. Si las icnitas son expuestas al viento y al sol durante unos pocos días puede consolidarse lo suficiente para que en la siguiente inundación puedan conservarse (Hunt, 1975). El tiempo ideal que tienen que sufrir las pisadas para consolidarse puede depender de muchos factores incluyendo la textura del substrato, profundidad de las huellas y las condiciones climáticas. En un caso extremo se han citado pisadas de équidos producidas en el

valle de la Muerte (California, EUA) en el siglo XIX y que eran visibles en la década de los setenta (Hunt, 1975).

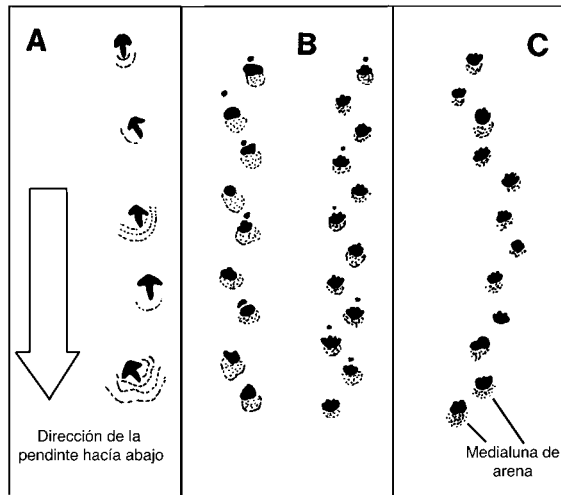


Fig. 3 Icnitas producidas bajando facies arenosas de dunas. Las medialunas de arena se encuentran en la parte anterior de cada icnita. A) Jurásico inferior de EUA. B) Jurásico de Brasil y C) *Brasilichnium* (de Lockley & Hunt, 1995).

Paleopendiente

Muchas de las icnitas de dinosaurios se han impreso en sedimentos normalmente depositados en capas horizontales. El substrato sería virtualmente plano si obviamos los pequeños accidentes del relieve como pueden ser las rizaduras o los canales. Pero esto no es cierto para las areniscas eólicas, las cuales pueden estar depositadas en dunas. Los dinosaurios necesitaban moverse hacia arriba o hacia abajo para desplazarse por ellas. Ha existido una cierta polémica, ya que se ha considerado que únicamente se conservaban las huellas producidas cuando los organismos que subían por las dunas (Reiche, 1938, Mckee, 1947). Sin embargo otros autores no encuentran una significativa relación entre icnitas y la pendiente inicial de las dunas (Braud, 1979; Leonardi & Godoy, 1988). Parece que la relación entre la conservación de la icnita y la pendiente del substrato necesita estudios de mayor profundidad.

Propiedades del substrato

Consistencia del substrato: Si el substrato es demasiado seco o demasiado húmedo no se produce la impresión de las huellas. Unas condiciones ideales son en las que haya una consistencia media, en las que se conserven impresas estructuras delicadas como son las escamas, conforme más nos alejamos de estas condiciones ideales las impresiones irán perdiendo detalle hasta únicamente conservarse estructuras circulares en los sedimentos demasiado húmedos o demasiado secos. Icnitas de dinosaurios se han encontrado en gran variedad de substratos, alguno de los cuales son a priori poco adecuados para la conservación como son dunas, carbones, sedimentos conchíferos, cenizas volcánicas e incluso nidos de dinosaurios (Parker & Rowley, 1989; Ferrusquia-Villafranca *et al.*, Zhao, 1979). Por tanto aunque pueden existir unas condiciones teóricas de consistencia del substrato, las icnitas pueden encontrarse localmente en medios sedimentarios que aparentemente son poco adecuados. Las icnitas pueden estar en parte o totalmente cubiertas de un reborde de sedimento. Este **rodete** se desarrolla mejor en las icnitas de los animales más grandes y pesados y su estructura depende de la consistencia del substrato. En un sedimento cohesivo como es la arcilla húmeda tiende a formarse entre la impresión de los dedos y alrededor del margen del pie. En sedimentos menos cohesivos como es la arena, el impacto del productor sobre el substrato es diferencial, de manera que hay un desplazamiento del sedimento hacia un lado, que posteriormente tiende a situarse en su posición original (Thulborn, 1990). La presencia de rodete puede ser de gran importancia para poder diferenciar verdaderas icnitas de dinosaurios con depresiones circulares producidas por cargas diferenciales del sedimento o subimpresiones.

Lámina de agua - Humedad del substrato: Las diferencias en la

conservación relacionadas con la lámina de agua están bien documentadas. Cuando un dinosaurio se desplaza por una costa atraviesa sedimentos firmes expuestos al aire, y sedimentos bajo el agua, las diferencias de conservación entre ambas situaciones son obvias (Sarjeant, 1988). Incluso se ha observado cuando un grupo de dinosaurios se desplazaban juntos, los que lo hacían más cerca del agua, las icnitas eran más profundas (Currie, 1983). Llegando a un punto, en el que la humedad del substrato puede hacer colapsar la depresión y no conservarse la pisada. También se conocen yacimiento con icnitas en la que la acumulación se ha producido a lo largo de un día o unas semanas mientras que el substrato se iba secando y se convertía en más firme. En esta situación las icnitas producidas en primer lugar son más profundas que las últimas (Thulborn, 1990), y cuando el substrato pierde totalmente la humedad no se produce la impresión de las huellas.

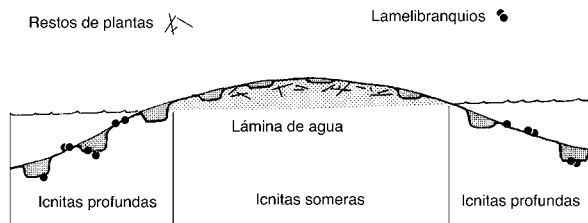


Fig. 4: Sección esquemática en un rastro del Jurásico superior de EUA, donde se observa la relación entre la profundidad de la icnita de dinosaurio, la topografía del substrato y la posición de la lámina de agua (Lockley, 1986a)

Plasticidad del substrato: La icnita puede quedar desfigurada cuando el sedimento se adhiere al pie del dinosaurio y además tener un mayor tamaño que el pie. El barro adherido al pie puede desprenderse en pequeños bultos, de manera que quedan fragmentos entre las pisadas. Cuando la plasticidad tiene un valor elevado, el barro puede llegar a ser una trampa mortal para los dinosaurios, como se ha sugerido para Tendaguru, un yacimiento africanos con los saurópodos *Brachiosaurus* o *Torniera*

(Russell *et al.*, 1980). Incluso en sedimentos que no tenga una elevada plasticidad, este efecto puede ser importante cuando se producen precipitaciones y se forma una fina película que en el desplazamiento del dinosaurio se levanta fácilmente. El otro extremo es la ausencia de adherencia al substrato como puede ser en unas áreas desérticas, en este caso lo que se produce son desplomes de los bordes de la impresión, de manera que se pierden los detalles de la icnita. Cuando el desplazamiento es sobre arenas de duna se suelen producir pequeños derrumbes en la parte posterior del pie, dando una morfología característica en forma de cresta (Leonardi, 1980).

Textura del substrato: Las icnitas mejor conservadas se encuentran en sedimentos de grano fino como arcillas y calizas. Razonablemente buena conservación se encuentran en areniscas, perdiendo calidad conforme el tamaño de grano es mayor o hay un substrato irregular con acumulación de restos de plantas o de conchas. Incluso se han citado en materiales tan gruesos como conglomerados. Los sedimentos con un grano grueso, especialmente areniscas tienden a ser más resistentes a las condiciones medioambientales que las arcillas. En consecuencia son más abundantes las icnitas en areniscas que arcillas (Thulborn, 1990).

Homogeneidad del substrato: Los substratos no suelen ser homogéneos y es una de las razones por que varía la conservación de las icnitas, incluso en un pequeño rastro de pocos metros. Variaciones en la profundidad de la icnita suele estar presente cuando atraviesan antiguas líneas de costa. En las partes con un substrato relativamente firme, el dinosaurio produce una icnita más somera, mientras que en las áreas con lámina de agua, la icnita es más profunda (Lockley, 1986). Las situaciones pueden ser diversas, como que la superficie este seca y formando una costra, y por debajo se encuentre el sedimento húmedo. La rotura o no de la

costra superficial puede suponer la impresión o no de las huellas, que puede estar condicionada por el peso de los dinosaurios (Thulborn & Wade, 1984).

Subimpresiones

Cuando el autópodo pisa en el sedimento produce una alteración en el mismo que se propaga a las láminas sedimentarias subyacentes. Este fenómeno da lugar a una columna de (estructura de carga) provocada por la pisada. De este modo, un mismo evento dinámico puede producir diversas impresiones apiladas unas sobre otras con un origen biogénico común (**subimpresiones** o “undertracks”). Solamente el nivel sedimentario donde el organismo pisa constituye la **icnita real**.

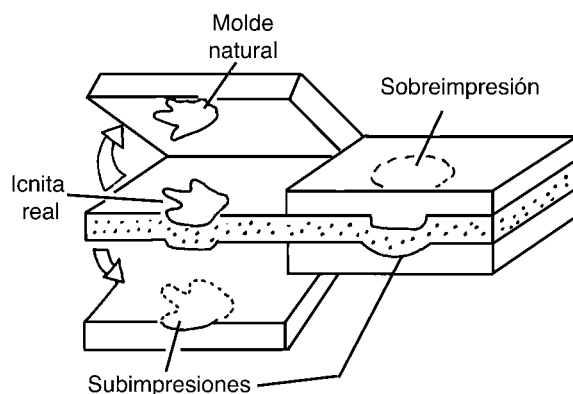


Fig. 5. Esquema de relación entre las diferentes tipos de conservación de una icnita (Lockley & Hunt, 1995)

La existencia de las subimpresiones permiten interpretar algunos aspectos de la conservación de las icnitas. Un organismo puede pisar un sedimentos cuando las condiciones para la conservación de sus huellas no son adecuadas (por ejemplo un substrato muy húmedo), y a pesar de que las huellas originales sean borradas, las subimpresiones formadas pueden conservarse. Tenemos dos consecuencias inmediatas la subimpresión queda fuera del alcance de los agentes destructivos más inmediatos, lo que aumenta la posibilidad de conservación en el registro fósil. La

segunda es que el número de subimpresiones que nos vamos a encontrar en el registro fósil es teóricamente superior al de las huellas verdaderas (Lockley, 1991; Lockley & Hunt, 1995; Moratalla *et al.*, 1997). En muchas ocasiones puede haber importantes problemas para diferenciar una icnita real de una subimpresión. Se han descrito algunos criterios que permiten su diferenciación (Leonardi, 1997). Así las icnitas reales pueden presentar:

a) Impresiones de la piel, escamas, placas óseas u otras estructuras dérmicas. La ausencia de estas estructuras no demuestra por sí sola que tenemos una subimpresión, ya que pueden estar borradas por el movimiento del pie o por la erosión de la lámina superficial, o incluso puede haber factores tan simples como que el pie del dinosaurio estaba sucio de barro y en consecuencia no quedaron impresos los detalles.

b) Estructuras de colapso del barro o arena dentro de la huella

c) Presencia de rodetes de barro

d) Relación demostrable entre las huellas y las marcas de gotas de lluvia. Por ejemplo, una icnita afectando los pequeños cráteres de las marcas de gotas de lluvia.

e) Grietas de desecación afectadas por las icnitas. En este caso la icnita es la real o una subimpresión más cercana a la superficie.

f) La presencia de medias lunas de arena deslizadas en la dirección del buzamiento de los *foresets* en el caso de las icnitas producidas en dunas.

g) Presencia en las icnitas de claros caracteres morfológicos.

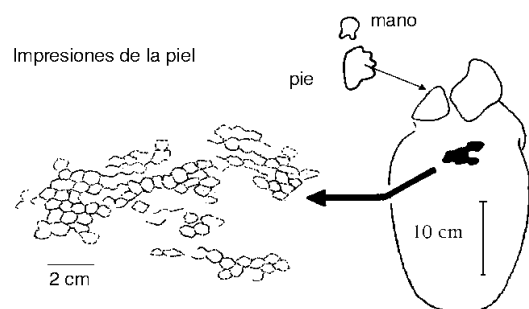


Fig.6 Icnita de saurópodo con impresiones de piel. Miembro Tidwell de la Formación Summerville, Utah, EUA (Lockley & Hunt., 1995).

Estadísticamente, y sobre todo en el Jurásico y Cretácico, se han encontrado pocas icnitas de dinosaurios de pequeñas dimensiones. Se puede interpretar como una escasez de los dinosaurios pequeños y/o juveniles. Es posible que puede ser así en algún caso, pero no hay duda que hay un sesgo de las pisadas grandes, dado que los dinosaurios de mayor tamaño marcaban huellas no solo en la superficie, sino también en las capas del subsuelo, resultando así que cada individuo producía huellas y subimpresiones con misma pisada. Los dinosaurios de pequeñas dimensiones, más ligeros, dejaban su impresión tan sólo en la superficie, en donde la probabilidad de conservación era mucho menor. Además cuando actúan los procesos erosivos es difícil diferenciar una pequeña icnita de una depresión producida por la erosión (Leonardi, 1997).

OTRAS CONSERVACIONES

Formación de moldes: La acumulación cíclica de niveles arcillosos y arenosos puede favorecer la conservación de las pisadas. La pisada se puede producir en la arcilla. La entrada de nuevos sedimentos más gruesos produce un molde de areniscas que es más fácil que se conserve que las icnitas de la arcilla. De hecho en las condiciones medioambientales actuales es fácil que se destruya la icnita real en arcilla, y que se conserve el molde en la arenisca como sucede en el Weald (Cretácico inferior) del sur de Inglaterra (Delair & Sarjeant, 1985).

Conservaciones invertidas: Hay casos excepcionales de conservación, en los que la topografía está invertida y la icnita real se encuentra conservada como epirrelieve convexo, mientras que el molde es hiporrelieve cóncavo. Couriel & Demathieu (1984) citan varios mecanismos que pueden producir un relieve de este tipo:

a) Sedimento adherido a la planta del pie del animal que al elevar el pie forma una elevación.

b) El impacto del pie comprime una columna de sedimento que aguanta mejor la erosión que el resto del sedimento

c) El impacto del pie comprime una columna de sedimento que durante la diagénesis está comprimida que el resto del sedimento

d) El arena eólica acumulada en pequeñas elevaciones aprovechando el relieve de una pisada

Los casos de relieve invertido son raros. Couriel & Demathieu (1984) citan ejemplos en el Triásico de Francia y los denominan *Counter-relief* (**Contrarelieve**). También pueden estar el relieve invertido por la erosión actual de un substrato litificado (Tucker & Burchette, 1977).

LA MORFOLOGÍA DE LAS ICNITAS

El proceso de identificación del dinosaurio productor de la icnita puede ser complicado ya que la morfología icnológica es consecuencia del autópodo responsable, y de factores diferentes a los orgánicos de difícil evaluación: velocidad de progresión, equilibrio, condiciones del substrato (grado de compactación, humedad), azares de conservación, etc. Se puede simplificar la cuestión, considerando que la morfología de una icnita depende de cuatro factores principales: anatomía, substrato, etología y conservación como subimpresiones (Moratalla *et al.*, 1997).

ANATOMIA

Una icnita individual aporta información sobre la anatomía autopodial y, por consiguiente sobre el productor de la misma, aunque la identificación del dinosaurio responsable está también basada en ciertos caracteres del rastro. La

morfología autopodial varía según las especies. Sin embargo, el pie es una estructura orgánica fuertemente adaptada a la locomoción, lo que sugiere que diferentes especies de dinosaurios puedan haber presentado una construcción autopodial relativamente similar, haciendo difícil la distinción morfológica de sus respectivas icnitas. Por ejemplo, las de los terópodos están típicamente formadas por impresiones digitales esbeltas y de terminación distal afilada. Sin embargo ornitópodos de pequeño tamaño poseen falanges ungueales más afiladas que, por ejemplo, un gran ornitópodo de estructura autopodial graviportal, como es *Iguanodon bernissartensis*. Si aplicamos simplemente criterios de morfología digital, estas pequeñas huellas de ornitópodos podrían ser interpretadas erróneamente y atribuidas a terópodos. Existen además otras variaciones morfológicas causadas por factores estrictamente anatómicos: Cambios de forma durante la ontogenia y patologías. Las primeras son difíciles de comprobar en el registro fósil aunque se conocen yacimientos donde existe un amplio rango de tamaños para el mismo morfotipo icnológico (Moratalla, 1993; Lockley, 1994; Lockley & Hunt, 1995). En cuanto a las patologías: mutilación/deformación (Abel, 1935; Ishigaki, 1986) y alternancia de pasos cortos y largos (cojera) (Lockley *et al.*, 1994).

Un ejemplo de la dificultad en reconocer los productores de las huellas son las icnitas tridáctilas, que en algunos casos es uno de los problemas más complicados de la Paleoicnología. Esta distinción se ha llevado a cabo fundamentalmente en base a caracteres métricos y no métricos (Moratalla *et al.*, 1988). A pesar de la amplia utilización de caracteres discretos (morfología digital, la terminación distal de los dedos, forma del talón, etc.) como posteriormente se explica, también hay propuestas significativas que han tendido a utilizar los caracteres métricos (variables e índices), con los que se han empleado diversos tipos de análisis multivariante

(Moratalla *et al.*, 1988; Weems, 1992). Estas variables e índices están basados en el contorno de la icnita, y en pocos casos han proporcionado resultados satisfactorios, con dudosos valores umbrales discriminatorios. La razón de esta dificultad proviene de que la icnita es una estructura tridimensional cuyo análisis topográfico puede llegar a ser realmente complejo y sofisticado.

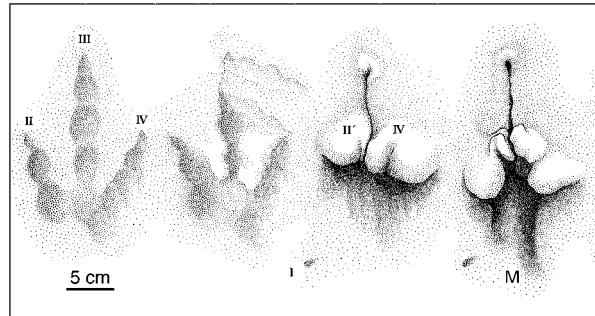


Fig. 7 Variación de icnitas de terópodos según la consistencia del sustrato. Triásico de Groenlandia (Gatesy *et al.*, 1999).

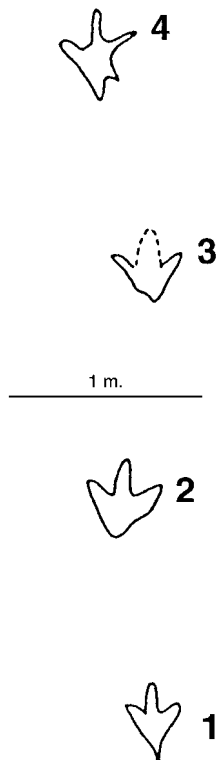
EL SUBSTRATO

Como hemos visto anteriormente el sustrato condiciona la conservación de las icnitas y en consecuencia tiene una profunda significación. El grado de humedad, cohesión y textura del sedimento es importante para el registro de los caracteres morfológicos (Leonardi, ed. 1987; Lockley & Hunt, 1995; Moratalla *et al.*, 1997). Las condiciones ideales están relacionadas con un elevado grado de plasticidad. Existen también características extrínsecas a la composición del sustrato, como por ejemplo, posibles alteraciones locales, inclinación, obstáculos ocasionales etc. La interacción de estos factores producirá una ampliavariabilidad (Moratalla *et al.*, 1997). La valoración de la misma no es un problema de fácil resolución. Aquí parece necesaria la observación y estudio de eventos actuales que permitan estimar su importancia relativa. La ventaja, en este caso, es la posibilidad de experimentación con formas actuales en condiciones cambiantes y controladas de diferentes tipos de sustratos. La extrapolación de estas

experiencias al registro fósil sería indudablemente una importante herramienta interpretativa en este aspecto (Moratalla *et al.*, 1997).

Fig. 8: Esquema del rastro LCA-R34 de los Cayos. Obsérvese la variabilidad existente en las distintas impresiones producidas por el mismo animal. (Moratalla *et al.*, 1997).

Un buen ejemplo de la importancia del substrato es el ejemplo de los Cayos A (Moratalla *et al.*, 1997). Las diferentes morfologías de este rastro, debidas probablemente a un modo de apoyo diferencial durante el desplazamiento y/o a diferencias locales en las condiciones del substrato, no parecen consecuencias de



cambios en las condiciones cinéticas de la locomoción, ya que las medidas obtenidas "in situ" para pasos y zancadas proporcionan valores relativamente constantes a lo largo de la misma. Igual sucede con la dirección del movimiento, ya que el patrón del rastro es recto (Moratalla *et al.*, 1997).

EL COMPORTAMIENTO

El comportamiento del organismo es importante para la morfología de la huella que produce. Dollo (1883) documentó un ejemplo famoso de la morfología icnológica dependiendo de que el animal estuviese parado, andando o corriendo. Además de la velocidad de progresión, es importante el equilibrio, la realización de un giro y el modo de apoyo del autópodo sobre el substrato (Moratalla *et al.*, 1997).

CONSERVACION E SUBIMPRESIONES

La morfología de las subimpresiones dependerá de la presión ejercida, de las características de cada lámina y de la distancia del nivel de la icnita real. En otras palabras la pérdida de información de la morfología de la huella será directamente proporcional a la distancia sedimentaria a la impresión original. Cuanto más nos alejamos de la misma más difuminada estará la impresión, los bordes serán menos netos, la pendiente cerca del contorno tenderá a ser más suave y el tamaño será algo mayor. (Moratalla *et al.*, 1997). Podemos encontrar dos tipos de subimpresiones. Cuando el substrato está laminado, compuesto de láminas sucesivas de sedimento de una composición similar. Al pisar el organismo puede producir una penetración de sucesivas capas de sedimento. Si abrimos el sedimento sucesivamente por las capas más profundas, la icnita es cada vez más incompleta. Si el sedimento es más plástico se produce una columna de deformación. La icnita se va haciendo cada vez más somera y más difuminada. La morfología de las deformaciones subyacentes a la icnita real dependerá de la presión ejercida, de las características de cada lámina y de la distancia al nivel de la icnita real (Thulborn, 1990).

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 subimpresión suele

estar incompleta, porque en ella quedan marcadas las partes predominantes del pie y con frecuencia la subimpresión es distinta. Con ello hay el peligro de interpretar mal las huellas y de multiplicar los taxones sin necesidad. En las subimpresiones hay que considerar también el hecho de que las dimensiones son más grandes y relativamente desproporcionadas, y que es más fácil que puedan faltar icnitas en un rastro (Leonardi, 1997).

ESTUDIO DE LAS ICNITAS DE DINOSAURIO

Las icnitas reflejan la anatomía de los autópodos de su productor, y en el caso de los dinosaurios tienen las suficientes diferencias en sus autópodos que permite hacer identificaciones, al menos aproximadas del productor. Hay diferentes tipos de evidencias que pueden tener valor para identificar del productor de una icnita de dinosaurio. La distribución del rastro nos puede indicar que un productor es bípedo o cuadrúpedo y las dimensiones nos dan una aproximación del tamaño del cuerpo. El registro fósil conocido de dinosaurios también puede ayudar en la interpretación de las icnitas. La asociación con otros organismos fósiles pueden darnos claves sobre el comportamiento del productor, y éste ser un elemento más en la interpretación. Un factor importante en la interpretación del estudio de los icnitas de dinosaurio son las variaciones que se pueden encontrar en un único rastro. Por esta razón hay que describir y medir cada icnita de manera individual. A posteriori se puede realizar una estadística elemental o más compleja como son correlaciones o análisis de la varianza (Moratalla *et al.*, 1988).

DOCUMENTANDO YACIMIENTOS CON ICNITAS DE DINOSAURIOS

Las técnicas básicas de investigación en icnitas de dinosaurios prácticamente no han

cambiado en los últimos 150 millones de años. Tradicionalmente se han encontrado muchas icnitas en los trabajos de extracción de arenisca y caliza o en las minas de carbón. Ambas actividades han disminuido en los últimos años en Europa y Norteamérica y además los métodos de extracción son más agresivos, por lo que el trabajo de búsqueda de nuevos yacimientos de icnitas se centra en cortes naturales en acantilados, ríos etc., o en cortes artificiales como son las carreteras, en cualquiera de estos casos la superficie de exposición es generalmente menor que la que puede ofrecer una explotación de roca.

Como regla general hay que evitar extraer icnitas de los yacimientos, intentando alterarlo lo menos posible, pero es conveniente realizar moldes como posteriormente se explica. Si el yacimiento es de gran interés y se necesita excavar, suele ser más efectivo la utilización de pequeños equipos que son más funcionales y tienen un menor coste económico. Al descubrir las icnitas pueden contener parte de la matriz que hay que extraer con sumo cuidado, por la fragilidad que pueden tener las icnitas. En muchos museos hay icnitas de dinosaurio, pero hay que tener en cuenta que en algunos casos han sido reconstruidas o incluso "talladas" por razones meramente expositivas.

Por las propias características de los yacimientos de icnitas es fundamental documentar perfectamente la forma, tamaño, número, distribución y toda la información geológica del estrato que las contiene. En general estos yacimientos se van estudiar en el campo, por lo que es imprescindible una toma exhaustiva de datos. En primer lugar se realiza la limpieza del nivel icnológico, con ayuda de escobas y cepillos. Se dibuja el contorno de cada icnita, se describe, se fotografía y se realiza los moldes. La ventaja de la realización de los moldes es que las icnitas pueden estar en lugares de difícil accesibilidad o en proceso de destrucción por la acción de los agentes erosivos. Además los moldes artificiales

pueden revelar detalles de la estructura que aparentemente no son visibles en un estudio de campo y en tercer lugar los moldes se pueden duplicar fácilmente en el laboratorio y se pueden realizar las copias necesarias tanto para la investigación, como para la exposición.

Tradicionalmente los moldes se han realizado con yeso, para lo cual hay que tener en cuenta algunas recomendaciones. Se realiza el molde de cada icnita por separado dejando al menos 5 cm alrededor del contorno. Esta superficie se individualiza (por ejemplo con cartón) de manera que no se derrame el yeso líquido más que únicamente donde queremos hacer el molde. Es importante que no se formen burbujas y poner una capa de desmoldeante en la superficie de la icnita para que no sufra deterioro en el proceso de extracción del yeso. El uso de escayolas o yesos finos como los utilizados por los dentistas encarecen el proceso, pero se consigue una mejor calidad. Si la icnita es grande es necesario reforzar el molde con una estructura de madera. Los moldes en yeso son económicos y fáciles de realizar con un poco de experiencia, pero son pesados y frágiles, necesitando un especial cuidado en el transporte, y además no se pueden hacer sobre superficies inclinadas.

Para evitar estos problemas en la actualidad se suelen hacer el látex. En la industria cada día se van ofreciendo nuevos productos con diferentes propiedades de manera que se pueden adaptar a las condiciones climáticas o del sustrato que tengamos en cada yacimiento. Su principal ventaja es que los moldes realizados con látex son ligeros y fáciles de transportar y además pueden hacerse sobre superficies inclinadas. La técnica es sencilla, se van aplicando capas sucesivas con una brocha hasta que tenemos un grosor adecuado para su manipulación. Una vez seco se puede poner talco sobre la superficie del látex para evitar deterioros cuando lo enrollamos para el transporte. Con esta metodología se pueden hacer de grandes superficies con

muchas huellas. Hay que tener en cuenta que el látex puede tener una vida corta si no lo guardamos en un sitio obscuro.

DESCRIBIENDO ICNITAS Y RASTROS DE DINOSAURIOS

A continuación se describen los caracteres que se usan en la descripción de la forma de una icnita que se han tomado fundamentalmente en Thulborn (1990).

Número de impresiones de los dedos:

Las icnitas de los dinosaurios suelen ser tridáctilas o con la impresión de los tres dedos. También pueden ser tetradáctilas (4 dígitos) o pentadáctilas (5). También se han descrito didáctilas (2) o monodáctilas (1) pero son extremadamente raras en dinosaurios.

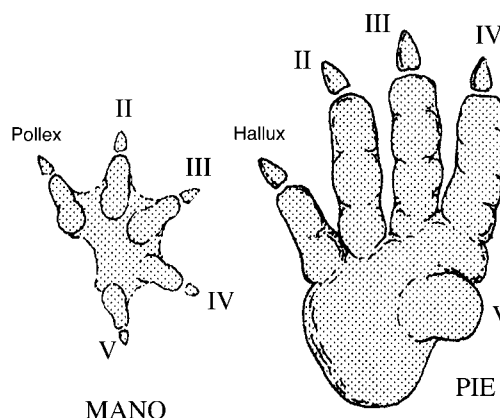


Fig. 9: Numeración convencional de los dedos de los pies y de las manos derechas (Thulborn, 1990).

En icnitas pentadáctilas, los cinco dedos se identifican por convenio con números romanos, siendo el I el que se encuentra en posición más medial (o interna). El dedo I del pie también se le llama **hallux** y el I de la mano **pollex**. Los dinosaurios tetradáctilos tienen la ausencia del dedo V, mientras que los tridáctilos les falta el I y el V. No se ha encontrado relación entre el número de dedos del pie y de la mano. Dinosaurios con tres dedos en el pie, pueden tener dos en la mano como *Tyrannosaurus*, o cinco como *Iguanodon*.

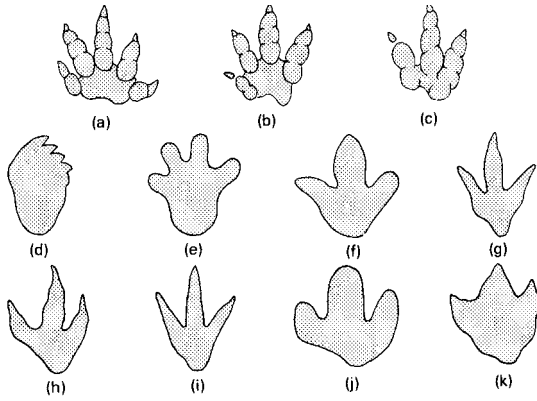


Fig. 10: Variación en el número, tamaño, forma de las impresiones de los dedos de los dinosaurios (Thulborn, 1990).

Tamaño de las impresiones de los dedos: El dedo III suele ser el mayor y el que tiene un papel primordial en la sustentación del peso de los dinosaurios (dedo principal). El II y el IV son más pequeños y más grandes que el I y el V. Los dinosaurios con este patrón son **mesaxónicos** o que el dedo III es el eje estructural principal del pie o de la mano. Las icnitas **ectaxónicas** es cuando la impresión del dedo principal es el IV o el V, que es típico en lagartos, pero muy raro en dinosaurios. Si el principal es el I o el II, las icnitas se describen como **entaxónicas** (como las impresiones producidas por el pie humano) también son raras en dinosaurios.

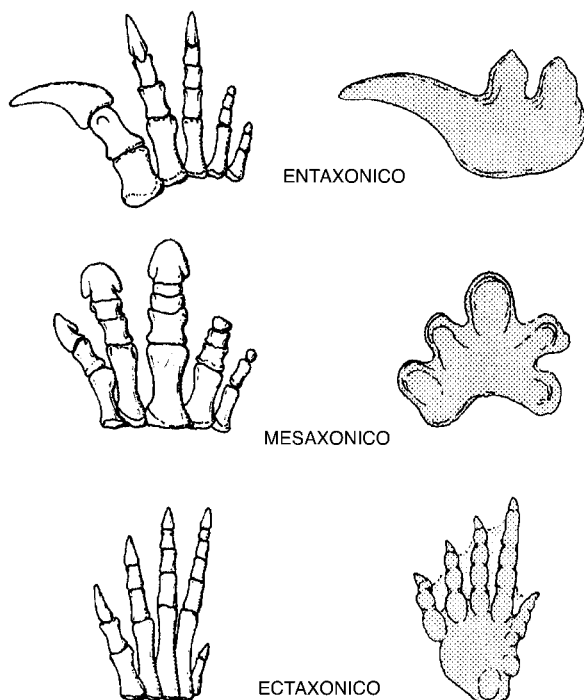


Fig. 11. Simetría de las icnitas (Thulborn, 1990)

Forma de las impresiones de los dedos:

La forma de la impresión de los dedos en una icnita suele ser uniforme. Pueden variar de rectos a curvos, siendo muy raras los sinuosos. El contorno de los dedos pueden variar de U a V con los extremos puntiagudos. En ocasiones tienen engrosamientos que pueden indicar la presencia de almohadillas. En icnitas profundamente impresas, estos engrosamientos pueden estar solo separados por ligeras constricciones, pero estas mismas icnitas, cuando el dinosaurio no marca tan profundamente puede estar representado por engrosamientos bien separados. En la punta de la impresión de los dedos puede haber señales de garras que pueden variar de forma, incluso presentar una marca redondeada separada del resto de la icnita. La garra de los carnívoros tiende a ser afilada, mientras que la de los herbívoros es más roma.

Distribución de las impresiones de los dedos:

La impresión de los dedos se distribuye en un patrón más o menos simétrico en los que uno de ellos puede estar más separado de los otros, e incluso estar opuesto, lo que no implica que sea oponible con una función para agarrar. En las icnitas de los pies de los dinosaurios, el dedo opuesto es el hallux, pero en las manos, a veces es el V. El grado en el cual divergen la impresión de los dedos se cuantifica con el ángulo interdigital; para lo cual se necesita definir un eje o la línea media en la que interseccionan dos dedos. Cuando son rectos es fácil, pero cuando son curvos hay cierto grado de arbitrariedad y tener un dudoso valor. Pequeñas variaciones en los ángulos interdigitales pueden tener una gran importancia, por lo que es común dar valores medios aproximados. Además es útil añadir la medida del ángulo de separación entre la impresión del dedo más externa y la más interna.

Metápodos: Generalmente los dinosaurios son digitígrados y por tanto los metápodos no están en contacto con el substrato excepto en su extremo distal, donde los dedos se irradian. En consecuencia, las icnitas de los dinosaurios tienen la impresión de los tres dedos unidos por el extremo distal de los metápodos. En algunos casos podemos tener sólo la impresión de los dedos sin el extremo distal y por tanto están aislados. En el otro extremo se conocen icnitas plantígradas donde la impresión del metápodado dan una icnita anormalmente alargada.

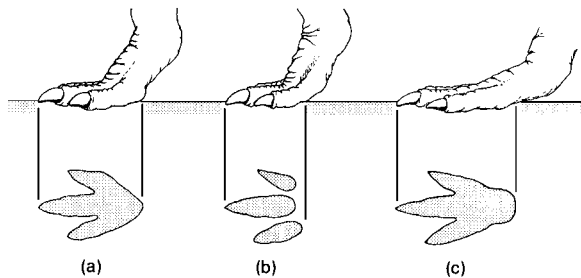


Fig. 12. Forma de la icnita en relación con la postura del pie. a) Postura digitígrada normal. b) digitígrada elevada. c) Plantígrada. (Thulborn, 1990).

Membranas interdigitales: Este es un término que puede producir una cierta confusión, ya que membrana interdigital es cualquier estructura que una la base de los dedos adyacentes. Por ejemplo los dedos humanos tienen membrana interdigital, así como en muchas de las icnitas de dinosaurios. Sin embargo en la literatura suele aparecer con un sentido diferente, para describir pies con amplias membranas interdigitales como las de un pato. Este tipo de membranas interdigitales son raras en los dinosaurios.

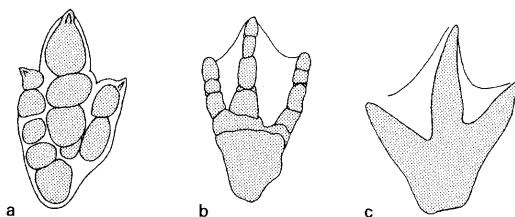


Fig. 13. Ejemplos de membrana interdigital en icnitas de dinosaurios (En Thulborn, 1990)

Engrosamiento de los impresiones de los dedos: La fórmula de las falanges de un pie o de una mano es el número de falanges contadas desde el dedo más interno al más externo. En los dinosaurios bien conservados la fórmula de las falanges es diagnóstica. Durante mucho tiempo se ha considerado que los engrosamientos de los dedos en icnitas bien conservadas tenían relación con la fórmula de las falanges. En consecuencia el número de engrosamientos nos indica el número de falanges y sus tamaños relativos.

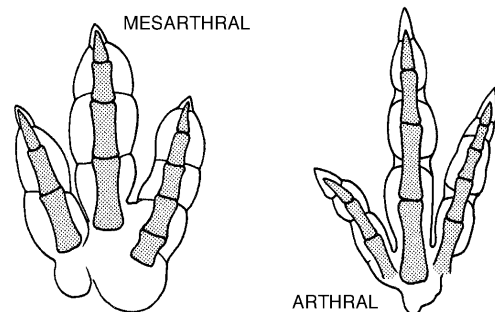


Fig. 14. Relación entre los engrosamientos de las impresiones de los dedos y las almohadillas (Heilmann, 1927; Baird, 1954).

La posición de estos engrosamientos respecto a las falanges es polémica en los dinosaurios. Hay dos posibilidades, una es cuando la unión de las falanges coincide con la constricción que separa los engrosamientos (**posición mesarthral**), otra es cuando está en una posición más variable y la unión de las falanges se encuentra fuera de la unión de los engrosamientos (**posición arthral**).

Las dos posiciones se han encontrado en los pájaros actuales, en los que el número de almohadillas puede tener variar entre individuos de la misma especie. Teniendo en cuenta estas salvedades se pueden describir los engrosamientos que se encuentran en icnitas bien conservadas de muchos dinosaurios. Generalmente en la impresión del dedo II se encuentran dos, que corresponderían con dos uniones entre

dos falanges. Tres engrosamientos en el III son coherentes con una serie de cuatro falanges, y por tanto hay correspondencia entre engrosamientos y falanges, al menos en algunas icnitas. También es normal que existan engrosamientos "extras", como la frecuente presencia de un engrosamiento en la impresión del dedo IV. Aunque hay que tener cuidado con las interpretaciones erróneas a partir de una conservación deficiente o de desniveles del substrato, como son las rizaduras (Thulborn, 1990).

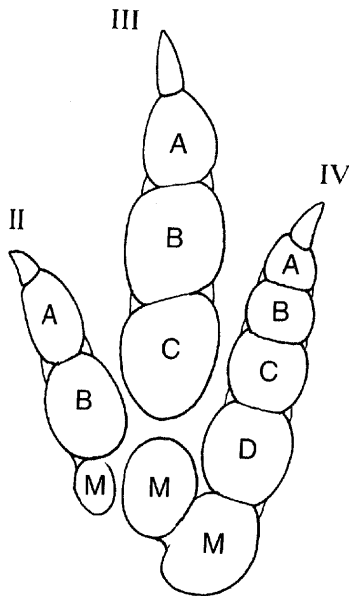


Fig. 15. Numeración de los engrosamientos de los dedos en dinosaurios bípedos. El esquema considera el máximo número de engrosamientos (Thulborn, 1990)

Presencia de arañazos: El pie del dinosaurio puede arañar el substrato produciendo profundos y distintivos surcos. Se han descrito tres procesos distintos para la presencia de arañazos. En algunos casos las uñas pueden producir arañazos en toda la superficie de la icnita al producirse el movimiento del pie (Fig.). Esta estructura se denomina retroarañazos. El dinosaurio puede resbalarse en un substrato deslizante y producir marcas de deslizamiento. Una tercera posibilidad es cuando el dedo más largo produce rasguños fuera de la icnita, que suelen ser cortos aunque hay documentados bastantes largos (Thulborn &

Wade, 1984). En la actualidad hay una tendencia a que algunos organismos produzcan arañazos, por lo que su presencia puede utilizarse como un carácter diagnóstico de los icnotaxones (Thulborn, 1990).

Rotación de las icnitas: Las icnitas pueden estar giradas hacia la línea media del rastro o al contrario. En la literatura paleoicnológica se describen como rotación positiva o negativa indistintamente las dos posibilidades (Leonardi, 1979; Thulborn, 1990), por lo que si se utiliza esta terminología es necesario especificar hacia donde están giradas. En rastros de dinosaurios cuadrúpedos pueden estar girados de manera independiente las manos y los pies.

MIDIENDO ICNITAS Y RASTROS DE DINOSAURIOS

El estudio paramétrico de una pista incluye dos tipos de medidas: las de las icnitas individuales y las del rastro.

Medidas en las icnitas individuales: Existen diferentes métodos de medir las dimensiones de las icnitas, lo que dificulta en ocasiones comparar entre distintos descubrimientos. Para evitar interpretaciones erróneas es necesario especificar claramente como se han obtenido las medidas de las icnitas, indicándolo gráficamente con la ayuda de un pequeño esquema. Es recomendable que cada icnita se mida separadamente, ya que puede ocupar mucho tiempo, la extendida práctica de medir una "icnita representativa" de un rastro puede ser errónea, ya que suele seleccionarse la mejor conservada o la más grande, que obviamente no tiene porque ser la más representativa. Las medidas más usuales son las siguientes:

1) *Longitud máxima de la icnita (FL):* Distancia entre el punto más posterior del contorno del talón y el punto más anterior del contorno del dedo III (dedo central). La longitud del pie está medida a lo largo o paralela al eje principal. En el caso de un

dedo curvo es necesario especificar si la medida se ha realizado en línea recta o curva. Cuando la icnita tiene la impresión de los metápodos o del hallux puede o no incluirse (siempre que se indique).

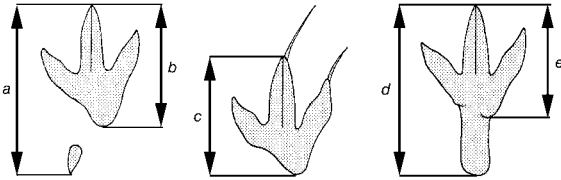


Fig. 16. Diferentes medidas de la longitud de los dedos

2) *Anchura máxima de la icnita (FW)*: Máxima diferencia entre los puntos más mesial y distal de los dedos II y IV. Esta longitud no tiene porque coincidir con la anchura de la punta del dedo más interno al más externo ("span").

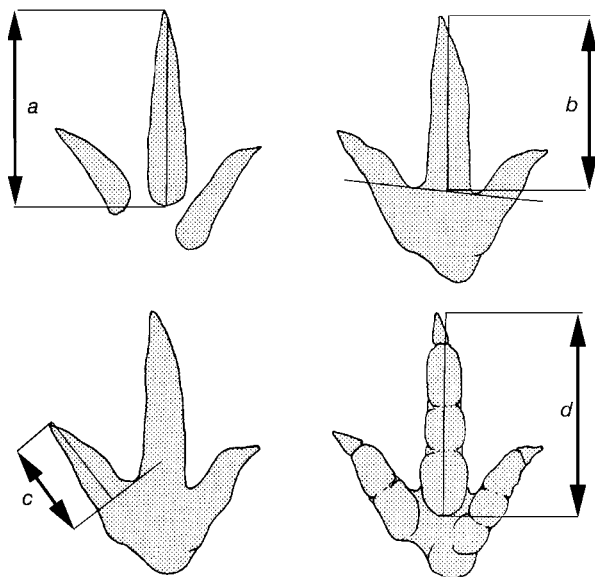


Fig. 17. Diferentes medidas en la longitud de la impresión de los dedos.

3) *Longitud de los dedos al talón*: Hay muchas recomendaciones para medir la longitud de las impresiones de los dedos, algunas de las cuales es difícil de aplicar en icnitas mal conservadas. En las icnitas sin impresión del metápodo o con la impresión de las almohadillas es fácil medir cada impresión (**Longitud real**). En general la unión del talón con el metápodo es un área

mal conservada lo que dificulta la medida. En estos casos, por convenio se pueden medir dos longitudes distintas. Una es la **Longitud mínima** o distancia entre el área más anterior de la impresión del dedo y el área interdigital (hypex), que siempre será menor que Longitud real. Otra posibilidad es medir la **Longitud al talón** o distancia entre el área más posterior del contorno del talón y el contorno de la región distal de la impresión de los dedos II y I. Esta distancia será mayor o igual que Longitud real.

4) *Anchura máxima de la impresión de los dedos*: Se puede considerar como la máxima anchura perpendicular al eje digital, que en muchos casos se encuentra en su parte posterior (área interdigital).

5) *Distancia entre el talón y el área interdigital*:

6) *Ángulos interdigitales*. Ángulo α : ángulo formado por los ejes de desarrollo de los dedos II y III. Ángulo β : ángulo formado por los ejes de desarrollo de los dedos III y IV

7) *Profundidad máxima de la impresión de los dedos y del talón*

8) *Área de la icnita*: Tradicionalmente el área de una icnita se podía determinar sobreponiendo un papel milimetrado y contando el área que ocupaba. Este método es efectivo, pero muy lento sobre todo cuando hay un número considerable de icnitas. En la actualidad se puede realizar con programas de ordenador que permiten realizar el proceso a partir de una fotografía realizada perpendicularmente a la icnita con su escala.

Medidas en los rastros: Podemos definir un **rastro** a la serie de icnitas correlativas resultantes de la impresión autopodial de un tetrápodo en progresión, que esta compuesto al menos por dos veces consecutivas la impresión del mismo autópodo. Para un bípedo consiste en una alineación de tres huellas consecutivas. En

dinosaurios bípedos son necesarias al menos tres icnitas consecutivas. Cuando son cuadrúpedos son necesarios por lo menos seis, tres consecutivas de los pies y tres consecutivas de las manos. Cuando se posee este mínimo número se puede realizar interesantes medidas que se describen a continuación. Algunas de las cuales toman como referencia el eje medio, que es una línea ideal que separa en dos partes iguales al rastro.

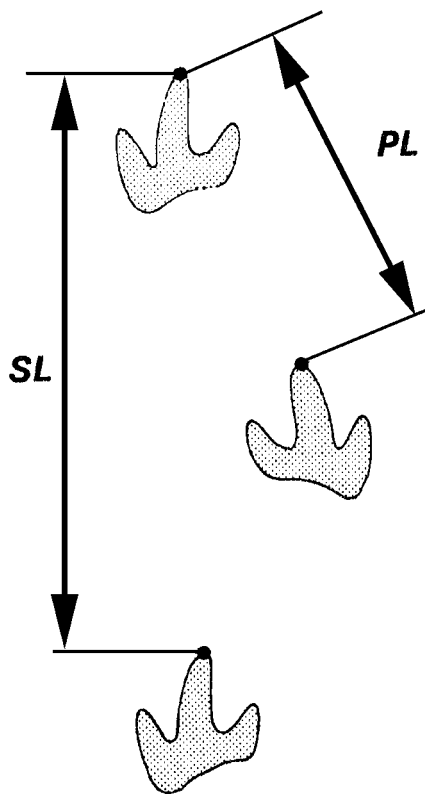


Fig. 18. Medidas en un rastro.

1) *Longitud de la zancada (SL)*: La zancada en estudios sobre locomoción de organismos actuales es un ciclo completo del movimiento de un autópodo. Esta medida se puede medir directamente en las icnitas. Se puede definir como la distancia entre puntos homólogos correspondientes a las icnitas correlativas de un mismo autópodo. La toma de medidas se puede hacer desde el punto central de la icnita (difícil de definir) o el talón siempre que se trate de un área bien conservada. Generalmente lo más práctico es usar como punto homólogo la punta del dígito

principal ya que suele estar bien definida. En los trabajos icnológicos de dinosaurios se suele usar la relación *Longitud de la zancada / Longitud de la icnita individual (SL/FL)*.

2) *Longitud de paso (PL)*: Es la distancia existente entre dos icnitas consecutivas de autópodos alternos. Puede ser medida de dos formas distintas. Una es la distancia entre dos puntos homólogos (Pb). La otra es la distancia entre puntos homólogos tomada sobre la proyección al eje de progresión (E) de la traza (Pa). En principio parece evidente que las dos formas son aceptables, pero es claro que siempre ($P_a < P_b$), lo que implica que se puede llegar a conclusiones no comparables dependiendo del método de medida de paso. En rastros con las icnitas distribuidas en una línea recta, la longitud del paso es aproximadamente la mitad que la zancada. En rastros más anchos donde las icnitas se distribuyen en un patrón en zigzag, la longitud de paso es mayor. En los trabajos icnológicos se suele usar la relación *Longitud de paso / Longitud de la icnita individual (PL/FL)*.

3) *Angulo de paso (ANG)*: Es el ángulo formado entre dos puntos homólogos de tres huellas sucesivas. Con mediciones de dos pasos sucesivos (PL_a y PL_b) y la zancada se puede calcular el ángulo de paso con la siguiente fórmula:

$$\cos \text{ANG} = \frac{(PL_a)^2 + (PL_b)^2 - (SL)^2}{2 \times (PL_a) \times (PL_b)}$$

El ángulo de paso más estrecho se acerca a los 180° . En restos pequeños, el ángulo de paso puede medirse directamente con un portaángulos, aunque en muchos casos es más conveniente calcularlo con la fórmula anterior. En restos cuadrúpedos, el ángulo de paso de los pies puede variar respecto al de las manos

4) *Anchura del rastro (TW)*: Hay tres medidas para describir la anchura del rastro. Una es la distancia máxima entre los puntos laterales del contorno de dos icnitas

sucesivas respecto al eje perpendicular a la dirección de progresión (*anchura externa, TWe*). Si la medición la realizamos en el punto más medial (*anchura interna, TWi*). Una tercera posibilidad es medir *la anchura del patrón de angulación*. Las dos primeras se pueden medir directamente en el rastro, pero la tercera se puede calcular a partir de las medidas del paso y de la zancada. Primero calculando el ángulo de divergencia (D) del paso (PLa) y de la zancada (SL) medido en una icnita con la siguiente fórmula:

$$\cos D = \frac{(PLa)^2 + (SL)^2 - (PLb)^2}{2 \times (PLa) \times (SL)}$$

El ángulo de divergencia (E) de la anchura del rastro y PLa puede calcularse con la fórmula:

$$E = 180^\circ - (D + 90^\circ)$$

A partir de aquí es fácil obtener cualquiera de los lados del triángulo a partir de un trigonometría sencilla.

VARIACION EN LA MORFOLOGIA DE UNA ICNITA

Debido a todos los factores que anteriormente se han explicado es difícil que existan dos icnitas idénticas, incluso las de un mismo individuo a lo largo del mismo rastro varían en su forma y tamaño, pudiendo existir importantes diferencias entre dos icnitas seguidas. La misma especie puede producir distintas icnitas según sea edad, sexo, comportamiento. Es importante diferenciar que características morfológicas están producidas por el autópodo y cuales son el resultado de la interacción con el substrato. La correcta interpretación de las icnitas es el resultado de la diferenciación de ambos efectos.

En una situación ideal, el número de impresiones se corresponde con el número de dedos del productor, sin embargo esto no es del todo cierto, ya que algunos dedos

pueden quedar sin imprimirse. Como regla general se puede apuntar que el número de impresiones indica el número mínimo de dedos del productor. Uno o más dedos pueden faltar porque sean más pequeños o más cortos. Pueden existir estructuras que hagan que dos dedos estén juntos y aparentemente sólo tener una impresión de uno solo. Dependiendo del substrato puede quedarse sin imprimir alguno de los dedos, por no descartar una malformación. Una situación anómala es la presencia de más impresiones que dedos, y suele ser el resultado de una sobreimpresión de más de una huella o de la errónea interpretación de las desigualdades del terreno como de un impresión (Farlow, 1987; Olsen & Galton, 1984). Los ángulos interdigitales varían notablemente en las icnitas de dinosaurios, lo que implica que en el movimiento, los dedos pueden desplazarse ligeramente según las propiedades del substrato. Los dedos de muchos dinosaurios están relativamente libres lo que hace que para el mismo productor el ángulo interdigital se más ancho en un substrato firme o más estrecho en uno más húmedo (Currie & Sarjeant, 1979).

La superficie de contacto con el suelo del autópodo debería situarse paralela al substrato en un situación ideal y producir una icnita de la misma longitud. El pie suele tocar el substrato con un ángulo produciendo una icnita más pequeña de el tamaño del pie original. En casos extremos puede tocar el substrato en posición prácticamente vertical produciendo una icnita formada por una serie de marcas puntuales. Como hemos apuntado el comportamiento puede ser un factor importante ya que hay dinosaurios que son digitígrados cuando andan, pero cuando corren las icnitas solo tienen las partes finales de los autópodos (Thulborn, 1990).

ILUSTRANDO ICNITAS DE DINOSAURIOS

La transferencia de información anatómica desde el autópodo hasta el

contorno icnológico (el objeto del análisis) puede resultar difícil. Se pueden producir dos tipos diferentes de pérdida de información

1) La primera es intrínseca de la icnita que queremos estudiar. Como hemos visto hay numerosos factores que influyen en la producción y conservación de una icnita, factores que además influyen en la pérdida de información respecto a una "icnita ideal".

2) La segunda esta realizada con la toma de datos en el yacimiento. La dificultad proviene de la simplificación de una compleja estructura tridimensional, como es una icnita en una silueta lineal. Este paso, aparentemente simple, está dificultado ocasionalmente por factores de conservación que impiden observar nítidamente el contorno, a veces difuso. A su vez, está generado por la relativa interpretación del propio paleoicnológico, y lleva consigo un pequeño porcentaje de subjetividad (Moratalla *et al.*, 1997; Thulborn, 1990).

En el trabajo cotidiano se asumen estas dos dificultades, y por tanto el contorno de una icnita es una interpretación personal que puede variar ligeramente dependiendo del investigador. La ilustración con fotografías puede ayudar a evitar esta subjetividad, sobre todo teniendo en cuenta que a partir de fotografías pueden realizarse restitución tridimensional de la icnitas con el ordenador. Hay muchos programas comerciales que pueden ayudar en este estudio. Por este camino en un futuro cercano se podrá afinar más en el dibujo de las icnitas.

PRINCIPALES TIPOS DE ICNITAS DE DINOSAURIOS

Un mismo dinosaurio es capaz potencialmente de producir diferentes tipos de huellas dependiendo de su comportamiento o de las condiciones del

substrato y, al contrario, un mismo tipo de icnita puede ser producida por diferentes dependiendo de la interacción de estos factores. Excepto en algunos casos, los autores han preferido no realizar correlaciones entre icnotaxones y especies o géneros conocidos. Por las razones aducidas anteriormente la práctica de utilizar géneros de dinosaurios conocidos por sus restos directos a las huellas es generalmente incorrecta. En la mayoría de los casos la precaución prevalece y los icnotaxones se discuten en el contexto de restos esqueléticos usualmente presentes en rocas de edad similares y con una morfología autopodial asimilable. Lo que permite realizar aproximaciones al orden, familia o incluso género de los productores de las huellas. Por tanto los icnofósiles representan una buena oportunidad de conocer en mayor profundidad taxones conocidos por restos directos y taxones totalmente desconocidos.

Sin embargo el mayor conocimiento que tenemos de los restos directos de dinosaurios o circunstancias favorables puede permitir hacer hipótesis en este sentido. Un ejemplo puede ser el desarrollado por Lockley & Hunt (1994). Su punto de partida ¿dónde están las huellas de *Tyrannosaurus rex*? Este dinosaurio es popularmente muy conocido como consecuencia de la película Parque Jurásico, pero sus restos son raros, y más aún sus icnitas. En los mismos niveles donde se han encontrado sus restos, estos autores describen una huella grande que mide 85 cm de longitud, y que tiene un distintivo hallux (Fig.19). *Tyrannosaurus* es el único género de terópodo en el Cretácico superior de EUA que tiene un tamaño capaz de producir esta huella y las características morfológicas de las impresiones de los dedos se adaptan bien a los restos fósiles de pie conocidos en *Tyrannosaurus rex*.

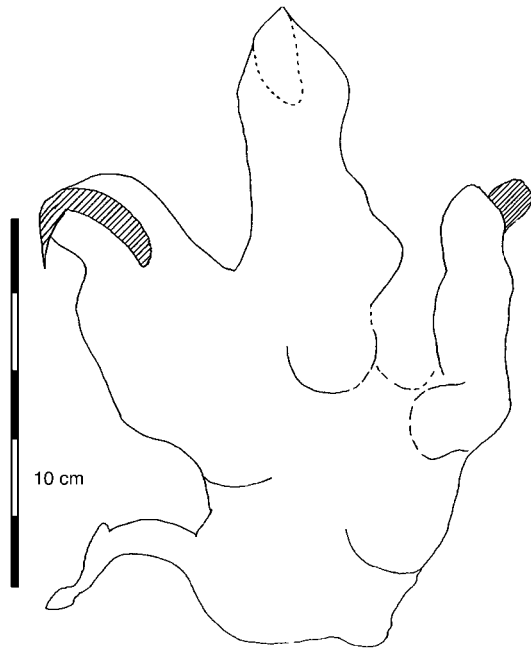


Fig. 19. Icniata posiblemente de *Tyrannosaurus* del Maastrichtiense de EUA (Lockley & Hunt, 1995)

Una de las claves para reconocer el productor es la forma de la icnita. Cada grupo de dinosaurio tiene un pie característico que corresponde a una icnita distintiva. La manera más directa es superponer al pie del dinosaurio con la icnita, en esqueleto conocidos. también podemos hacerlo al contrario, a partir de la icnita conocida se puede reconstruir el autópodo. A continuación se van a describir los grupos de icnitas más comunes. En primer lugar se hace una breve descripción de las manos y pies, para poder interpretar correctamente las icnitas que se les atribuyen.

GRANDES TERÓPODOS

Tradicionalmente se han incluido en "carnosaurio" a los grandes dinosaurios carnívoros, sin embargo actualmente conocemos que no es un grupo natural, sino que el aumento de tamaño fue un proceso evolutivo que se desarrollo en diferentes grupos de terópodos (Holtz, 1994; 96). En este tema se ha utilizado los términos "carnosaurios" y "coelurosarios" para los grandes y pequeños terópodos

respectivamente sin ninguna implicación filogenética. Posteriores estudios podrán aclarar un poco mejor la asignación icnofamiliar de los icnitas de terópodos. Como regla general se considera icnita de carnosaurio si tiene más de 25 cm, mientras que las menores se incluyen en coelurosaurio. La icnita conocida más grande de "carnosaurio" tiene 85 cm de longitud y se ha relacionado con *Tyrannosaurus* (Lockley & Hunt, 1994).

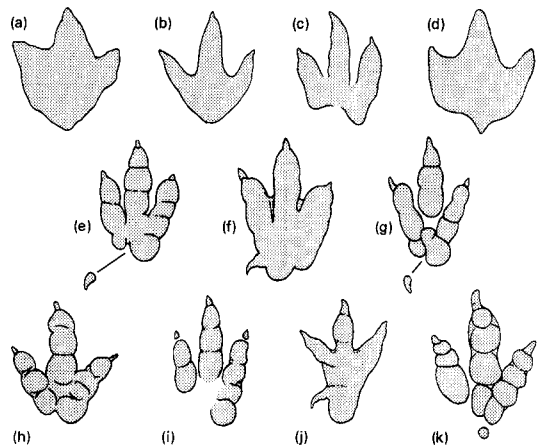


Fig. 20. Icniatas atribuidas a "Carnosaurios" (Thulborn, 1990)

Las manos de los "carnosaurios" son generalmente tridáctilas, con tres dedos idénticos convencionalmente consideradas como I, II y III. La mano es mucho más pequeña que el pie, sin función locomotora. Los pies de los carnosaurios son una versión en grande de los pájaros modernos. Tienen tres grandes y expandidos dedos (II, III y IV), los cuales en muchas ocasiones se encuentran en posición opuesta a un pequeño hallux. Los dedos se distribuyen en un patrón casi simétrico. En muchos carnosaurios, estos dedos son robustos y en pocos casos son estrechos. El III es el dedo más largo del pie, mientras que el II y el IV son ligeramente más cortos y de un tamaño similar. Todos los dedos, incluyendo el hallux, terminan en una garra larga, afilada y fuertemente curvada. El hallux es más pequeño que cualquier otro dedo del pie y puede variar su posición, desde una posición medial hasta postero-medial (Molnar *et al.*, 1990).

Los “carnosaurios” son generalmente bípedos con rastros estrechos con las icnitas distribuidas prácticamente en línea recta. El ángulo de paso varía entre 160° y 180° , aunque puede ser de 150° . En muchas ocasiones las icnitas tienen una rotación positiva y rara vez se ha encontrado una evidencia del arrastre de la cola. La relación de la longitud de la zancada con la longitud del pie suele ser de 5/1, pudiendo variar entre 3/1 y 8/1.

Las icnitas individuales son mesaxónicas y tridáctilas (II-IV) o tetradáctilas (I-IV). La impresión de los dedos II, III y IV se extienden en un patrón más o menos simétrico, sin embargo si está presente la impresión del I se sitúa en posición medial o posterior. Las icnitas son ligeramente más largas que anchas. Las icnitas con impresiones de los dedos relativamente estrechas fueron producidas por carnosaurios gráciles como *Megalosaurus*; las que los tienen más gruesos posiblemente fueron producidas por terópodos más robustos, como podría ser *Tyrannosaurus*. El ángulo entre la impresión de los dedos II y IV suele oscilar entre 50° y 60° . Los ángulos interdigitales II-III y III-IV son aproximadamente iguales. Las icnitas tienen generalmente una forma de V, aunque su contorno puede variar por la presencia de engrosamientos digitales. En algunas icnitas de carnosaurios las tres impresiones de los dedos tienen similar anchura, pero en otras la del III es distintivamente más ancha que las otras dos. En icnitas bien conservadas se observa claramente la impresión de largas y agudas garras puntiagudas. La impresión del hallux (cuando se ha conservado) es estrecha, aguda y mucho más pequeña que las impresiones de los otros dedos. En algunas ocasiones puede quedar conservada como una pequeña depresión circular o una marca curvada con el margen convexo en posición antero-medial. El hallux se puede extender hacia el lado medial o hacia el posterior, pero en ningún caso hacia el anterior. Cuando la impresión se encuentra totalmente en posición posterior, la icnita

puede tener una sección casi circular. La parte posterior de las icnitas tiende a ser triangular o con un contorno en cuña, pero también puede ser redondeado suavemente.

PEQUEÑOS TERÓPODOS

Los manos de los coelurosarios suelen tener tres dedos que convencionalmente se identifican como el I, II y el III. Los dedos son largos y solo ligeramente divergentes o casi paralelos. En algunos casos los dedos internos y externos son un poco más cortos que el central, siendo la mano casi simétrica. En otros el dedo más interno es más corto que los otros dos. La mano siempre es más pequeña que el pie, pero con menos diferencia que la que se encuentra en los grandes terópodos. El pie de los pequeños terópodos es más pequeño y delicado que el de los carnosaurios. Tiene tres dedos (II, III y el IV), que se encuentran en posición opuesta a un pequeño hallux. Los dedos son relativamente largos y alargados, con agudas garras y con una anchura similar. El dedo central es el más largo del pie, con los otros dos dispuestos de manera simétrica. El hallux es el dedo más pequeño en el pie, generalmente se encuentra en posición medial o posterior (Norman, 1990).

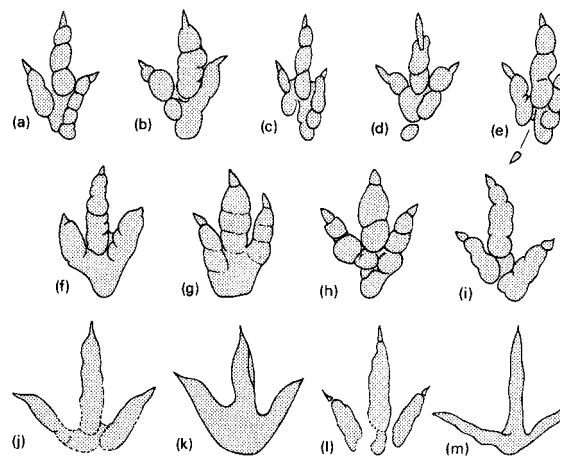


Fig. 21 Selección de icnitas atribuidas a pequeños terópodos (Thulborn, 1990).

Los pequeños terópodos son habitualmente, aunque no exclusivamente bípedos. Sus rastros son típicamente estrechos con ángulo de paso que generalmente oscila entre 160° y 170°. Puede llegar a ser tan estrecha el rastro que las icnitas se distribuyen en una línea. Las impresiones de los pies tienen una ligera rotación positiva. La relación SL/FL oscila entre 7/1 a 8/1, habiéndose descrito entre 4/1 a 16/1 en huellas de animales en carrera (Thurlborn & Wade, 1984). Las huellas son mesaxónicas, tridáctilas o tetradáctilas con la impresión de los dedos II, III y IV distribuidas en un patrón groseramente simétrico. Cuando se conserva la impresión del I está situada medial o posteriormente. La forma es similar a la de los carnosaurios, y únicamente se diferencia en su menor tamaño, que excede de los 20 cm de longitud, siendo las más pequeñas de 2 cm. Hay incluso de 0,5 cm de longitud, pero estas no parecen ser de producidas por dinosaurios (Thulborn, 1990). Las huellas de coelurosaurios suelen ser más largas que anchas, con FW equivalente al 70-75% de FL. La tres impresiones de los dedos suelen separarse en bajos ángulos que suelen oscilar entre 45°-50°, habiéndose descrito hasta de 180° y por tanto la icnita forma de T, como en *Taupezia* del Jurásico superior de Inglaterra (Delair, 1963). Los ángulos interdigitales entre II-III y III-IV son similares.

Las tres impresiones de los dedos principales son estrechas y ligeramente afiladas, aunque su contorno suele tener entrantes que marcan los engrosamientos. La del III es más larga que la del II y la del IV, las cuales tienen un tamaño similar y en muchos casos son un poco más anchas. Normalmente las tres tienen impresiones de las garras. La parte posterior de la icnita es angular o acuñada, pudiendo tener una mayor impresión metatarso-falangeal del dedo IV. También se han descrito impresiones metatarso-falangeales de los dedos II y IV. como en *Atreipus* del Triásico superior de New Jersey, EUA

(Olsen & Baird, 1986). Cuando hay una impresión del hallux, es parecida en su forma y orientación a la de las icnitas de los carnosaurios. Algunos icnitas de coelurosaurios tienen un hallux excepcionalmente alargado (parecido a las pisadas de los pájaros) como en *Ignotornis* del Jurásico inferior de Colorado, EUA (Mehl, 1931). En yacimientos del Triásico superior-Jurásico medio de Europa (Heller, 1952) y América (Casamiquela, 1964; Olsen & Baird, 1986) hay evidencias que algunos coelurosaurios no eran exclusivamente bípedos y podían tener un movimiento cuadrúpedo en algunas ocasiones. En este caso, tenemos las típicas icnitas tridáctilas de los pies de los coelurosaurios asociadas a unas impresiones de las manos más pequeñas que las de los pies y con una forma de corazón (Thulborn, 1990).

ORNITHOMIMIDOS

Los “dinosaurios avestruz” tienen una mano con un tamaño la mitad que el pie, con dedos largos y delgados aproximadamente del mismo tamaño distribuidos casi paralelamente. La estructura del pie es característica, debido a la exagerada longitud de los metatarsos. Los dedos II, III y IV son más bien cortos y gruesos. Los dedos I y V suelen faltar. Los tres dedos funcionales divergen ampliamente y terminan en fuertes uñas.

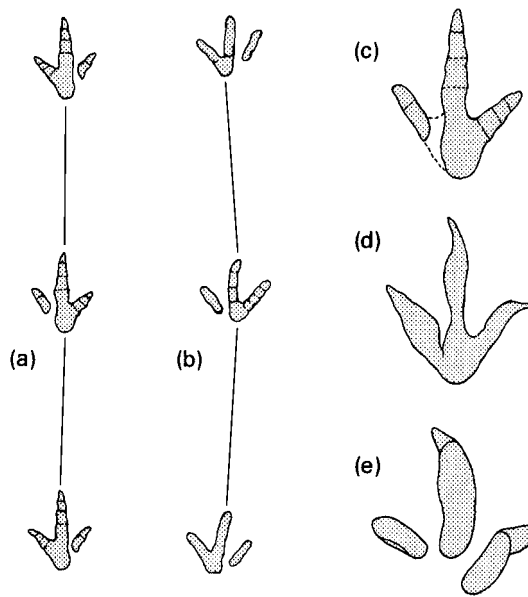


Fig. 22. Icnitas y rastros atribuidas a ornithomimidos (Thulborn, 1990).

Los ornithomimidos fueron habitualmente bípedos, y pocas (pero distintivas) icnitas han sido atribuidas a ellos o a dinosaurios similares. Las primeras descritas y quizás más evidentes fueron descritas por Sternberg (1926) como *Ornithomipus angustus*. Son tridáctilas distribuidas en un rastro casi en línea recta que indica un ángulo de paso, que puede acercarse a los 180°. Las icnitas tienen poca o ninguna rotación. Cada icnita tiene el dedo central distintivamente más grande que los otros dos, los cuales divergen sobre los 78°. La impresión del dedo IV es ligeramente más divergente que la del II, siendo los ángulos interdigitales sobre los 35° entre el II y el III y 44° entre el III y el IV. La impresión del dedo central es ligeramente más ancha que la de los otros dos. Las tres impresiones de los dedos tienen la traza de un garra gruesa. La impresión del dedo II está separada de las impresiones de los dedos III y IV, lo que implica que el hypex entre el II-III estaba situado más alto que entre el III y el IV como se puede comprobar en el hueso del pie de *Gallimimus* del Cretácico superior de Mongolia (Osmólska *et al.*, 1972). La impresión de los dedos III y IV se unen en la impresión hecha por el final distal de los

metatarsos. Esta impresión forma un claro abultamiento en el margen levantado de la icnita, situado en línea recta con el eje del dígito III. Las icnitas son ligeramente más alargadas que anchas con FW un 70% del FL, y el relación SL/FL que varía entre 6/1 a 7/1 (Thulborn, 1990).

SAURÓPODOS

Las manos de los saurópodos están formadas por cinco metacarpos en forma de columna más o menos largos y agrupados en un arco. Los metacarpos están inclinados, soportando un corto dedo compuesto por una o dos gruesas falanges. El dedo más interno suele tener una falange ungueal grande. Cuando otros dedos tienen ungueales, éstas no tienen bien definida la forma de garra. Los pies de los saurópodos están formados por cinco dedos, con los metacarpos más cortos y gruesos que los metatarsos. Su tamaño suele disminuir hacia la cara interna. Sin embargo las falanges no están tan reducidas como en las manos, por lo que los pies son más grandes. El número de ungueales en el pie varía desde cuatro en los saurópodos primitivos a tres o dos en los derivados. Las falanges ungueales disminuyen de tamaño de la parte interna a la externa. Los metatarsos no se encuentran tan inclinados como los metacarpos. De manera grosera el pie de un saurópodo se parece al de un elefante con la región del "talón" con una gran cantidad de tejido acuñado formando un cojín (McIntosh, 1990; Thulborn, 1990).

Se han descrito muchos rastros atribuidos a saurópodos en todos los continentes. Sin embargo pocos de estos rastros habían sido descritos en detalle hasta la década de los noventa (Thulborn, 1990; Farlow 1992; Pittman & Lockley, 1994). El carácter más evidente de las icnitas de los saurópodos es su tamaño. En una primera aproximación son grandes depresiones casi redondeadas con un rodete de barro bien desarrollado. En icnitas mal conservadas las marcas de los pies son ovales o casi

circulares, sin embargo cuando la conservación es buena tienen una serie de muescas que son las impresiones de las uñas. Son ligeramente más largas que anchas y tienen una rotación negativa (están orientadas hacia el exterior), que tomando como referencia la dirección de desplazamiento puede oscilar entre los 20° y 30°. La impresión de los dedos es demasiado pequeña para poder hacer mediciones de los ángulos interdigitales. El resto de la huella es usualmente una depresión oval con el margen interno más profundo que el externo (Bird, 1939; Farlow, 1987). La longitud suele oscilar entre 90 y 100 cm., pudiéndose ser menos de 50cm como en *Elephantopoides* (Kaeffer & Lapparent, 1974) o mayores de 150 cm como *Gigantosauropus* del Jurásico superior de Asturias (Mensink & Mertman, 1984). La relación SL/FL suele ser 7/1 o 8/1, y el ángulo de paso oscila entre 120° y 140°.

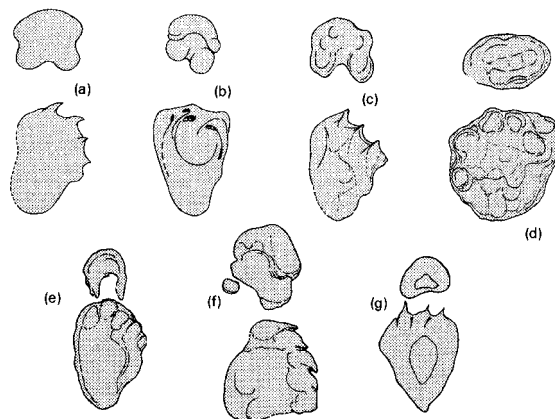


Fig. 23. Icnitas de pies y manos atribuidas a saurópodos (Thulborn, 1990).

Las impresiones de las manos son diferentes. Son semicirculares con una forma de herradura, con la parte convexa hacia el exterior. El tamaño suele ser la mitad que las impresiones de los pies. Las impresiones de dedos no suelen estar claramente separados, ni tan siquiera de la garra del plex. La ausencia de marcas de garras o de impresiones separadas de los dedos ha traído la consecuencia de algunas especulaciones sobre la postura exacta del miembro delantero de los saurópodos

durante la locomoción (ver más adelante). Las manos son siempre más anchas que largas y tienen una rotación negativa, aunque a veces no está tan marcada como en los pies. En algunos rastros las impresiones de las manos son más profundas que la de los pies, pero en otras son más someras (Dutuit & Ouazzou, 1980). El ángulo de paso es ligeramente menor (100°-125°) que para las impresiones del pie.

La posición relativa de las manos y de los pies puede variar, incluso en el mismo rastro. En general la impresión de los pies se sitúa detrás de la de las manos, pero también puede haber solapamiento. En este segundo caso hay gran cantidad de sedimento sin afectar por las icnitas. La impresión de las manos se sitúa en el exterior de la impresión de los pies en algunos rastros (por ejemplo *Breviparopus*, Dutuit & Ouazzou, 1980), pero directamente delante de la impresión de los pies en otras. Las impresiones de la cola de los saurópodos son raras a pesar de su gran tamaño (Bird, 1941), lo que implica que las llevarían levantadas o que estaban gran cantidad de tiempo en agua, de manera que les resultará más fácil tenerlas por encima del suelo. No se conocen impresiones de saurópodos en reposo o andando de manera bípeda (Thulborn, 1990).

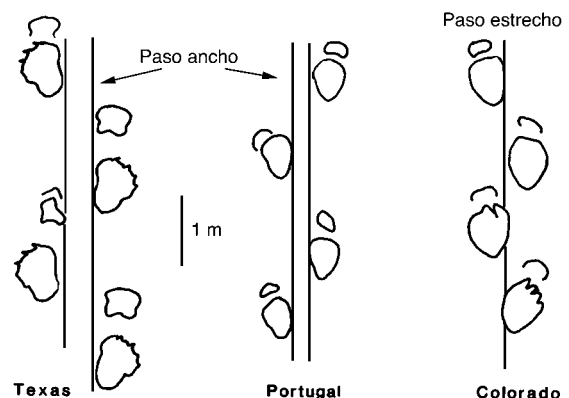


Fig. 24. Ejemplos de rastros de saurópodos de paso ancho y de paso estrecho (Lockley & Hunt, 1995)

Los saurópodos distribuían su peso entre las manos y los pies dependiendo de dos factores: El peso relativo de la parte delantera (que incluye el cuello y la cabeza) y la parte trasera (incluida la cola), y el área de la superficie relativa de la mano y del pie (palma y planta). Por ejemplo, saurópodos de cuello largo y pesado (*Mamenchisaurus*) y con manos relativamente pequeñas, dejarían huellas profundas con las manos y menos profundas con los pies. Como resultado, las manos producirían subimpresiones en capas más profundas, a donde no llegaría la deformación producida por los pies. Éste es probablemente el origen de las pistas con solamente manos de saurópodos del Cretácico inferior de Bandera County (Bird, 1985) y de Marruecos (Ishigaki, 1986; 1989), que habían sido interpretadas como pistas de natación en aguas someras, de dinosaurios cuya parte posterior y cola flotaban. Evidentemente el caso contrario son los dinosaurios que son más pesados en la parte trasera, de cuello corto y patas delanteras ligeras, como el caso de la huella *Agialopus*, atribuida a terópodos primitivos cuadrúpedos (Leonardi, 1997).

LOS PEQUEÑOS ORNITOPODOS

Los pequeños ornitópodos tienen la mano pentadáctila, poco especializada y más pequeña que el pie. Se desconoce la distribución exacta de los cinco dedos. El único ejemplo conservado es *Hypsilophodon* del Cretácico inferior de Inglaterra. Galton (1974) lo reconstruye con el dedo V significativamente divergente, sin embargo Olsen & Baird (1986) reconstruyen la mano de este género y de *Lesothosaurus* con el dedo V más cerrado, con un patrón más parecido a las impresiones de manos atribuidas a pequeños ornitópodos. Los dedos II y III de *Hypsilophodon* son los más largos y macizos de la mano, siendo el III ligeramente más largo que el II. El I es la mitad que el III y el IV ligeramente más

corto. El V no se conoce bien y es el más corto. Los dedos I-IV terminan en pequeñas garras, siendo desconocido la terminación del V. El pie de *Hypsilophodon* es largo y estrecho con cuatro dedos dirigidos hacia adelante. El dedo I es el más corto. Los tres dedos más gruesos son el II, III y el IV que se encuentran distribuidos en una disposición parecida a la de los terópodos. El III es el dedo más largo y grueso. El II y el IV son ligeramente más pequeños y de similar tamaño entre ellos. Los dedos de los ornitópodos difieren de los de terópodos en sus garras, que son relativamente gruesas y redondeadas, mientras que en los terópodos son marcadamente agudas. El tamaño de la mano varía entre la mitad y un cuarto de la del pie (Thulborn, 1990; Sues & Norman, 1990).

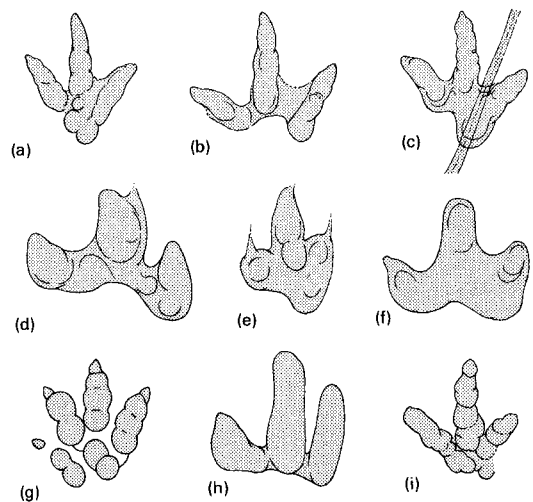


Fig. 26. Impresión de los pies atribuidas a pequeños ornitópodos (en Thulborn, 1990)

Los pequeños ornitópodos al desplazarse producían rastros estrechos con un ángulo de paso que oscilaba entre los 150 y 170°. En algunas ocasiones las icnitas tienen una ligera pero distintiva rotación positiva. La relación SL/FL suele oscilar entre 4/1 y 8/1, pudiendo llegar a 20/1 en las icnitas de los más organismos más rápidos (*Wintonopus*, Thulborn & Wade, 1984). Cada icnita es mesaxónica y tridáctila (II-IV) o tetradáctila (I-IV), y en todos los casos la impresión del dedo II, III y IV se expanden en un patrón más o menos simétrico. Cuando esta presente la impresión del I es alargada y

situada en la base del II. A veces la impresión del dedo I apunta medialmente, pero nunca se desarrolla hacia el lado posterior, a diferencia de lo que sucede con los terópodos. El tamaño oscila entre 2 cm (algunos ejemplos de *Wintonopus*) hasta cerca de 25 cm.

La relación FL/FW es variable. Puede ser aproximadamente igual las dos dimensiones, o variar la anchura entre el 90 y el 115% de la longitud de la icnita. Las que tienen una impresión de los dedos estrechas posiblemente fueron producidas por ornitópodos gráciles como *Fabrosaurus*, mientras que los más anchas fueron producidas por pequeños ornitópodos más robustos como *Hypsilophodon*. El ángulo de divergencia entre los dedos II y IV suele ser de 60°, aunque puede variar entre los 40° y los 80°. Los ángulos interdigitales entre el II – III y III – IV son similares. Las impresiones de los dedos II, III y IV son paralelas o ligeramente afiladas y a veces tienen las impresiones de las almohadillas. Las tres tienen una anchura similar, aunque puede ser la del III ligeramente más ancha que la del IV. La impresión del dedo IV es más corta que la del III, y la del II aún puede serlo más. En icnitas de los pies bien conservadas pueden observarse impresiones redondeadas de garras con un contorno de U, o de una V amplia. Puede tener una marcada impresión metatarso-falangeal del dígito IV. El ángulo de paso suele variar entre 120° y 150°. La variación de un comportamiento bípedo a otro cuadrúpedo comporta el cambio de una rotación positiva (hacia el interior) a una negativa (hacia el exterior). La relación SL/FL (excluyendo metápodos) oscila 5/1. Se han encontrado evidencias de marcas de colas, como *Moyenisauropus longicauda* del Jurásico inferior de Lesotho (Thulborn, 1990)

Ícnitas cuadrúpedas de pequeños ornitópodos se conocen en el Jurásico inferior de *Connecticut Valley*, Polonia y Sudáfrica (Ellemerger, 1974; Lull, 1953; Gierlinski & Potemka, 1987). En ellas la

impresión de la mano se suele encontrar delante, o ligeramente medial o lateral a la impresión de los pies. Son más pequeñas que los pies y forman un rastro con un ángulo de paso que oscila sobre los 100°. En algunas icnitas la impresión de las manos carece de rotación, y la del dedo III apunta directamente hacia delante, pero es más común que tenga una rotación hacia afuera, de manera que en los casos más extremos, el dedo III apunta directamente hacia un lado. Algunas impresiones de las manos tienen 5 dedos distribuidas en un típico patrón estrellado con una divergencia que varía entre los 120° y los 150°, otros tienen forma de abanico. Cada impresión del dedo es paralela o ligeramente afilada con un final romo o con la impresión de una fina garra. No hay marca del metacarpo y la impresión del dedo puede faltar.

IGUANODONTIDOS

En estos grandes ornitópodos las manos son pentadáctilas y considerablemente más pequeñas que la de los pies. En *Camptosaurus* es una cuarta parte del pie, mientras que en *Iguanodon* es la mitad. La estructura y el número de falanges es variable. Los tres dedos centrales son los más grandes. El I es más pequeño que el II y generalmente diverge en un ángulo bajo. El género *Iguanodon* es excepcional por tener desarrollado en el dedo I un hueso sólido y puntiagudo que se proyecta medialmente en la mano, otros iguanodontidos podrían tener estructuras similares como *Ouranosaurus* (Taquet, 1976) y *Muttaborrasaurus* (Bartholomai & Molnar, 1981), pero la evidencia fósil es por el momento incompleta. El dedo más externo era delgado. Generalmente los tres dedos centrales acaban en garras romas, mientras que los otros dos son huesos redondeados. El pie mesaxónico es básicamente una versión más robusta que el de los ornitópodos pequeños con algunas diferencias. En algunos casos, el pie es tetradáctilo como en *Tenontosaurus* del Cretácico inferior de EUA (Ostrom, 1970).

Hay una considerable variación en el tamaño del dedo I: *Tenontosaurus* tiene un pie fino con un fuerte desarrollo del dedo I, pero en otros como en *Camptosaurus* este dedo está reducido. Los dedos funcionales independientemente que sean 3 ó 4 siempre terminan en una garra ancha, aplanada y redondeada.

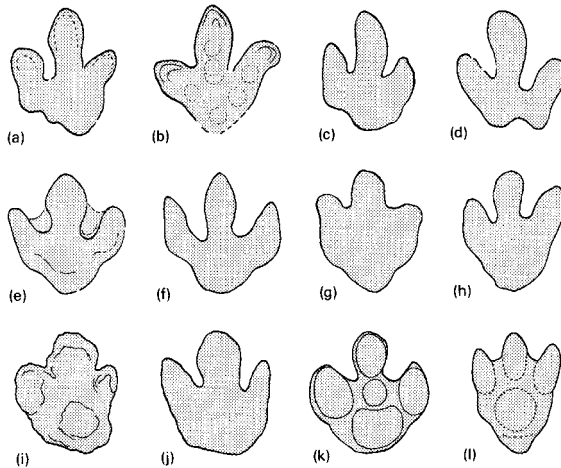


Fig. 27. Icnitas de los pies atribuidos a iguanodóntidos (en Thulborn, 1990)

Los iguanodóntidos en su movimiento bípedo producen rastros estrechos con las impresiones distribuidas en una serie en zigzag. El ángulo de paso varía entre 130 y 150°. Las icnitas están giradas positivamente y son raras las marcas de cola. La relación SL/FL varían entre 3/1 y 6/1. Las impresiones de los pies mesaxónicos son claramente tridáctilas (II, III y IV) y suelen varían entre 40 y 50 cm, habiéndose citado hasta de 70 cm en icnitas atribuidas a *Iguanodon* (Haubold, 1971). La anchura y la longitud son prácticamente iguales. La impresión de los dedos se distribuye de manera paralela o son ligeramente afilados, con una forma de U o de V amplia. Pueden tener impresiones de las almohadillas, aunque es más común en los pequeños ornitópodos. La impresión del dedo III es generalmente la más larga y más ancha, mientras que la del dedo IV es ligeramente más corta y más ancha. La del dedo II es más pequeña. El ángulo entre II y IV suelen acercarse a los 60°, aunque puede oscilar entre 30 y los 70°. Los ángulos entre

II-III y el III-IV son similares. Oscila entre 20° y 40°, aunque lo usual son 30°.

HADROSAURIDOS

La mano de los hadrosáuridos es tetradáctila faltándole el dedo I. El dedo externo diverge significativamente de los otros tres, los cuales son robustos, de tamaño y longitud similares y aparentemente forman una única unidad. Tenían una significativa “pezuña” en la punta del dedo III y una más pequeña en el II, mientras que el dedo IV termina en una falange redondeada. Evidentemente el peso lo soportaba los dedos II y III. La disposición de los huesos de la mano indica que los hadrosáuridos cuadrúpedos andarían sobre la punta de los dedos. El pie es parecido al de los iguanodóntidos. Son tridáctilos y mesaxónicos, con tres dedos gruesos y anchos terminando en garras en forma de pezuñas romas. Tradicionalmente se ha diferenciado el pie de los hadrosáuridos se diferencia del de los iguanodóntidos por la presencia de membranas interdigitales grandes, aunque esta sin comprobar, ya que los hadrosáuridos momificados que se han encontrado les falta el miembro trasero (Thulborn, 1990).

Los hadrosáuridos tienen los pies y las manos parecidas a algunos iguanodóntidos lo que dificulta diferenciar entre las icnitas de estos dos grupos de ornitópodos. En la práctica se han diferenciado por cuatro razones: Teniendo en cuenta la edad, ya que los hadrosáuridos son abundantes en el Cretácico superior. Porque se han encontrado en regiones donde abundan los hadrosáuridos. Porque se han encontrado asociadas a cuerpos fósiles de hadrosáuridos y por la presencia de evidencias de una gran membrana interdigital.

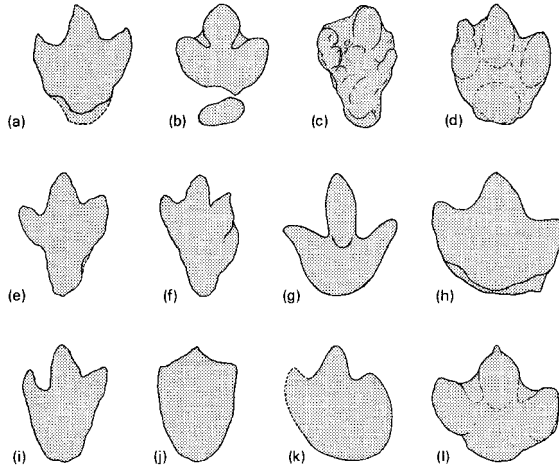


Fig. 28. Icnitas de los pies atribuidos a hadrosáuridos (en Thulborn, 1990)

Los rastros bípedos son estrechos con las icnitas distribuidas en un patrón en zigzag. El ángulo de paso oscila los 160° pudiendo ser de 140° . Las icnitas de los pies se dirigen hacia el interior unos 18° respecto a la línea media del rastro y en raras ocasiones se han encontrado impresiones de la cola. La relación SL/FL suele ser 6/1 aunque puede oscilar entre 4/1 y 7/1. Las icnitas son tridáctilas y mesaxónicas y son aproximadamente igual de anchas que de largas, aunque la longitud puede estar exagerada por la impresión del metatarso. Las impresiones de los tres pies son cortas, anchas y de contorno fuertemente redondeado, en ocasiones proporcionando una forma similar a la hoja del trébol. La impresión de los dedos II y IV son ligeramente más cortas que la del III y de un tamaño, forma y ángulo de divergencia similar. El ángulo entre la del II y la del IV generalmente es de 65° , aunque puede variar entre 55° y 80° . A veces el margen de la mano tiene un contorno redondeado, pero en algunos ejemplos hay una marca formada por la almohadilla metatarso-falangeal del dedo IV. La impresión del pie de los hadrosáuridos suele oscilar entre 40 y 50 cm, pero puede llegar hasta los 100 cm (Lockley *et al.*, 1983). Se han citado de 10 cm que posiblemente sean de individuos juveniles (Currie & Sarjeant, 1979; Currie, 1983).

ORNITÓPODOS O TEROPODOS

Uno de los problemas tradicionales en icnitas de dinosaurios es diferenciar terópodos de ornitópodos, siempre y cuando no haya una clara impresión de garras agudas. Se han propuesto números criterios para esta diferenciación, algunos parecen válidos, pero otros son más cuestionables y ninguno es infalible. Los criterios más usados (Thulborn, 1990) son los siguientes:

a) *Proporción longitud/anchura de las icnitas*: En terópodos, las icnitas tienden a ser más largas que anchas, mientras que las de los ornitópodos tienden a ser iguales o ligeramente más anchas (Moratalla *et al.*, 1988).

b) *Forma de la impresión de los dedos*: Los terópodos tienen los dedos más puntiagudos con un contorno en forma de V, mientras que los de los ornitópodos tienen un patrón típicamente en forma de U. Estas diferencias en la tendencia de la forma puede ser más pronunciada en la impresión del dedo III. Algunos grandes ornitópodos, como los hadrosáuridos tienen dedos ovalados y tienen una forma general de hoja

c) *Forma de la impresión de las extremidades de los dedos*: La impresión de garras estrechas se interpretan como diagnósticas para los terópodos. A diferencia los extremos de los dedos de los ornitópodos son redondeados. Los pequeños ornitópodos tienen unas garras más estrechas ("semigarras"), pero en ningún caso son tan agudas como las de los terópodos.

d) *Longitud de la impresión del dedo III*: Algunos autores han sugerido que el dedo III largo es característico de los terópodos (Sanderson, 1974). Sin embargo esta generalización no es del todo cierta. En terópodos y ornitópodos pequeños, el dedo III es más distintivamente largo que los demás, pero en los grandes terópodos y ornitópodos tiende a ser comparativamente más corto).

e) *Anchura de los dedos*: Los dedos de los terópodos son distintivamente más estrechos que los de ornitópodos (Moratalla *et al.*, 1988), posiblemente relacionado con los dedos más flexibles de los terópodos.

f) *Curvatura de los dedos*: Las impresiones de los dedos III y IV son, en ocasiones, apreciablemente curvas en terópodos (convexa hacia el exterior) es clara en pequeñas icnitas. Los dedos de los ornitópodos no tienen ninguna curvatura.

g) *Orientación del hallux*: La impresión del hallux se produce en terópodos y en pequeños ornitópodos, pero rara vez en icnitas de grandes ornitópodos. En los terópodos se proyecta posteromedialmente o ligeramente hacia el lado posterior. Mientras que en los ornitópodos se extiende antero-medialmente o hacia la línea media del rastro.

h) *Diferencia entre los dedos II-IV*: Los terópodos tienen unos dedos menos divergentes que los ornitópodos, aunque hay obviamente un rango de variación. Esto unido a los distintos métodos de medida utilizados trae como resultado que hay autores que afirman lo contrario (Blows, 1978; Madeira y Diaz, 1983).

i) *Contorno de la icnita*: En muchas ocasiones el contorno de la icnita de un terópodo es angular, mientras que la de los ornitópodos tienen a ser ancha y con un contorno en forma de U. Este carácter está relacionado con la divergencia de los dedos II y IV (Langston, 1974)

j) *Rotación de las icnitas*: Lockley (1987) sugiere que la rotación hacia dentro de la impresión del pie es diagnóstica de los ornitópodos. Sin embargo, la dirección en la que giran los pies parece estar más relacionado con el modo de andar del productor, los bípedos hacia dentro y los cuadrúpedos hacia afuera (Thulborn, 1990).

EL TAMAÑO DEDUCIDO A PARTIR DE LAS ICNITAS

Las icnitas proporcionan información sobre el tamaño del productor. La relación es sencilla, el tamaño de la huella se correlaciona con el del pie, y éste con el corporal. Sin embargo, esta correlación aparentemente tan simple presenta problemas debido a que la relación tamaño de la icnita con el del cuerpo depende principalmente al grupo taxonómico del productor, al apoyo del pie en el substrato y a la variabilidad ontogenética. Se han realizado estimaciones sobre el tamaño de los dinosaurios a partir de las icnitas, como la longitud del cuerpo o la altura en posición en reposo que es dudoso que tengan algún valor. Las dos principales estimaciones que se pueden obtener a partir de las icnitas son la distancia glenoacetabular y la altura de la cadera.

Distancia glenoacetabular: La distancia entre el glenoide y el acetabular puede estimarse en dinosaurios cuadrúpedos. La distancia glenoacetabular se puede medir en el punto medio entre dos pasos de impresiones de la mano y el punto medio entre las correspondientes impresiones del pie. Esta medida es buen indicador del tamaño del cuerpo en dinosaurios cuadrúpedos.

Altura de la cadera (h): La altura de la cadera es una de las medidas más usadas en la descripción del tamaño de los dinosaurios y puede aplicarse tanto a bípedos como cuadrúpedos. Además hay una buena correlación entre la altura de la cadera y la masa del cuerpo. Se han propuesto diversos métodos de estimación de la altura de la extremidad (h). Alexander (1976) sugirió que h era aproximadamente cuatro veces la longitud de la huella en muchos dinosaurios, siendo una de las variables en su fórmula de medida de la velocidad (ver más adelante). Sin embargo esta relación no es la misma en todos los dinosaurios lo que implica que hay cierto margen de error al

estimar h con el método propuesto por este autor. En efecto Lockley *et al.*, 1983 apuntan que h es de cinco a seis veces la longitud del pie en *Anatosaurus*. Sanz *et al.*, (1985) obtiene valores que oscila entre 3,4 y 5,2 en iguanodóntidos. Aunque el valor de Alexander está muy extendido en la literatura icnológica hay que tomarlo como una mera aproximación.

Para tratar de minimizar este error Sanz *et al.* (1985) proponen en primer lugar escoger el taxón de categoría más baja posible que contenga con alta probabilidad al responsable del rastro, y en segundo efectuar un análisis estadístico de las formas representadas en dicho taxón a fin de establecer una media que nos pueda relacionar la longitud máxima de la huella autopodial (parámetro b) con la altura máxima (h) de todo el miembro. Estos autores calculan la longitud máxima de las extremidades y del autópodo para iguanodóntidos teniendo en cuenta las siguientes premisas. La longitud apendicular es la suma de las longitudes del fémur, tibia y tercer metatarso, más un incremento del 9% que pondere el aumento producido por el tarso y partes blandas (Thulborn, 1991). A partir de este análisis estadístico, Sanz *et al.*, (1985) proponen la siguiente fórmula para ornitópodos

$$h = 3,91FL + 10,94$$

donde FL es la longitud de la icnita. Este método proporciona una altura de la extremidad ligeramente mayor que la obtenida a partir del método de Alexander. En cualquier caso, esta altura depende fundamentalmente del taxón, ya que existen diversos tipos de adaptación: formas corredoras, más o menos graviportales, etc. Aquí habría que tener en cuenta la variabilidad ontogenética, que podría hacer variar, en algún caso la proporción. Estos factores llevaron a Thulborn & Wade (1984) y Thulborn (1990) a proponer una serie de ecuaciones alométricas para los distintos dinosaurios obtenidas a partir de medidas osteométricas.

Pequeños terópodos (FL < 25 cm); $h = 4,5FL$
 Grandes terópodos (FL > 25 cm); $h = 4,9FL$
 Pequeños ornitópodos (FL < 25 cm); $h = 4,8FL$
 Grandes ornitópodos (FL > 25 cm); $h = 5,9FL$
 Pequeños dinosaurios en general (FL < 25 cm); $h = 4,6FL$
 Grandes dinosaurios en general (FL > 25 cm); $h = 5,7FL$

El método de Thulborn parece conceptualmente el más correcto debido a que evita en cierto modo el problema de la generalización. Sin embargo, presenta también diversos problemas. En efecto, una incorrecta identificación icnológica lleva consigo un error de h y, por otra parte, el valor umbral para elegir uno u otro grupo taxonómico está basado en el tamaño de la icnita (Moratalla *et al.*, 1997).

MODO DE ANDAR DE LOS DINOSAURIOS

Las ideas antiguas sobre la postura de los dinosaurios han ido cambiando con los estudios icnológicos, aunque en muchos casos un examen menos preconcebido de los esqueletos habría dado también buenos resultados. Un ejemplo son los iguanodóntidos de Bernissart (Bélgica), que eran claramente cuadrúpedos en su posición de hallazgo. Esta postura de canguro con tres puntos de soporte, se ha cambiado a una posición más dinámica, con el cuerpo, así paralelo al suelo y sólo dos puntos de soporte (Norman, 1980). La cola, tanto en los bípedos como en los cuadrúpedos está siempre levantada como apunta la escasez de los rastos de la cola de dinosaurios.

El número y distribución de las icnitas nos puede indicar si el productor era bípedo o cuadrúpedo. Pero hay que asumir que no todos los dinosaurios son exclusivamente bípedos o cuadrúpedos. Hay dinosaurios como los iguanodóntidos que serían básicamente bípedos, pero que también

utilizarían el desplazamiento cuadrúpedo (Moratalla *et al.*, 1992). Incluso algunos dinosaurios como *Tyrannosaurus* se han descrito como "obligados" a ser bípedos, por el pequeño tamaño de las manos, pero incluso en este caso, necesitarían comer y beber (Newman, 1970). En el otro extremo se encuentran los grandes saurópodos cuadrúpedos que en determinadas circunstancias podían ser bípedos (Alexander, 1985).

DINOSAURIOS BÍPEDOS:

La secuencia de pisadas en dinosaurios bípedos es la alternancia regular de icnitas derechas e izquierdas en una disposición similar a organismos bípedos actuales como son las avestruces o los humanos. La mayoría de los rastros de dinosaurios bípedos (tanto terópodos como ornitópodos) son relativamente estrechos (ángulo de paso grande que oscila entre 160 y 170°), prácticamente en línea recta, lo que supone confirmación de la parasagitalidad de las extremidades de los dinosaurios (Moratalla *et al.*, 1997). De esta manera el dinosaurio conseguía la estabilidad, especialmente en los grandes bípedos. El estudio de las icnitas ha acabado con las reconstrucciones artísticas o de esqueletos con la posición que Wade (1989) llama "síndrome del cosaco" (los cosacos danzan con las piernas muy abiertas). Los rastros de dinosaurios bípedos (tanto terópodos como ornitópodos) muestran en general una rotación interna de sus icnitas (a veces menos evidente en pistas de terópodos). La razón de esta rotación icnológica no es del todo evidente, pero probablemente se deba a una ligera rotación pélvica según un eje vertical (Thulborn, 1982) y al movimiento de la cola a derecha - izquierda, como órgano de equilibrio, durante la marcha (Moratalla *et al.*, 1992). Con el fin de guardar un correcto equilibrio, este movimiento podría incrementar la tendencia a orientar ligeramente los pies hacia el interior de la línea media de la pista, es decir, a la utilización de un andar zambo.

En Thulborn (1990) hay una buena síntesis sobre los diferentes tipos de andar de los dinosaurios. Los bípedos andaban generalmente al paso, con un ángulo de paso alto en los terópodos y menor en los ornitópodos (que eran mas grandes y más pesados). En el caso de pistas que reflejan un movimiento rápido, no se puede hablar 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 organismos 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 larga que la suma de las longitudes estimadas de los dos miembros. El movimiento de la cola sería serpeanteante de izquierda a derecha para compensar el cambio de pie, y el balanceo del movimiento del cuerpo. Los animales más rápidos en la actualidad, como son los güepardos, caballos, etc., tienen una serie de adaptaciones anatómicas para la carrera que han sido identificadas en los dinosaurios (Coombs, 1978; Thulborn, 1982). Durante la carrera hay una fase en la que el animal "flota" sin tener un contacto con el suelo. Esta habilidad esta relacionada con la masa corporal y los animales más pesados no la pueden realizar, en consecuencia no pueden pasar del trote. Las icnitas demuestran que los pequeños dinosaurios podían correr, sin embargo las los grandes dinosaurios bípedos con icnitas mayores de 40 cm como mucho podían trotar.

Como consecuencia de las reconstrucciones antiguas, durante mucho tiempo se ha considerado a los dinosaurios como "reptiles-canguros", pero las icnitas demuestran que esta interpretación era errónea, por lo menos como regla general. Se han descrito algunas icnitas como *Saltosauropus latus* del Jurásico superior de Francia que se han interpretado como

producidas por pequeños dinosaurios saltando (Bernier *et al.*, 1984; Demathieu, 1984). Ninguna de ellas es claramente como resultado del salto de un dinosaurio, de hecho *Saltosauropus* se puede interpretar como una icnita de seminatación de una tortuga (Thulborn, 1990).

DINOSAURIOS SEMIBÍPEDOS:

Algunos dinosaurios, como los prosaurópodos o los grandes ornitópodos podían andar bípedos o cuadrúpedos según circunstancias. El paso de un modo de desplazamiento a otro implica cambios en las icnitas de los pies, una rotación menor y en consecuencia una anchura menor en el rastro, como se puede observar en *Moyenisauropus natato*, un rastro de un ornitópodo del Jurásico inferior de Lesotho (Ellemerger, 1974). Este cambio de la longitud de la zancada implica que los dinosaurios usaban normalmente el desplazamiento bípedo para el movimiento rápido, pero la hacían de manera semibípeda para el movimiento lento. La disposición de las manos es más errática que los pies, lo que indica una menor importancia en el movimiento.

Los grandes ornitópodos como los iguanodóntidos se han reconstruido en posición bípeda y con la cabeza por encima del resto del cuerpo, parecido a los canguros. Los estudios de Norman (1980) demostraron que su posición natural sería con la cabeza inclinada hacia adelante, de manera que la cabeza y el resto del cuerpo se mantendrían en una altura similar. El centro de gravedad de un ornitópodo está situado muy cerca de la cintura pélvica (Alexander, 1989). La postura cuadrúpeda provoca un desplazamiento hacia adelante del centro de gravedad, que será proporcional a la diferencia angular entre las dos posturas. Las reconstrucciones más fidedignas de estos ornitópodos (Norman, 1980) sugieren que esta diferencia angular podría ser muy baja, lo que lleva a interesantes consecuencias (Moratalla *et al.*, 1994). El desplazamiento hacia adelante del

centro de gravedad es corto. El paso de una postura bípeda a una cuadrúpeda implica un bajo gasto energético. Las extremidades posteriores siempre soportan más peso que las anteriores. Estos factores facilitan la utilización de una postura cuadrúpeda opcional en estos dinosaurios ornitópodos (Moratalla *et al.*, 1997).

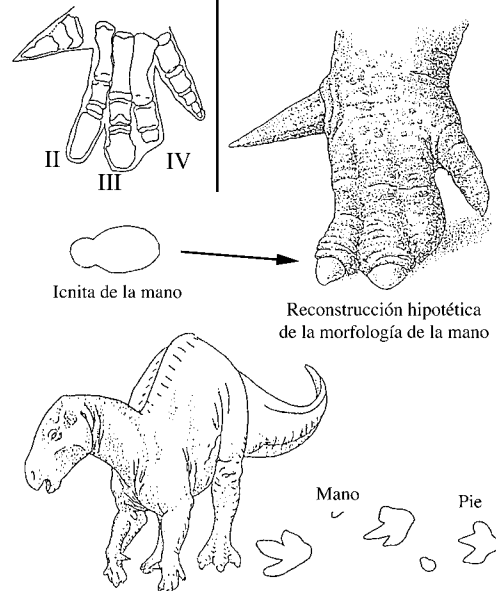


Fig. 31. Esquema de un rastro iguanodóntido cuadrúpedo de la Rioja. La interpretación de la impresión de las manos permite especular sobre la reconstrucción del autópodo anterior. A partir de la interpretación de las icnitas se puede reconstruir al dinosaurio en posición cuadrúpeda (Moratalla *et al.*, 1997).

Además la disposición de los metacarpos de los iguanodóntidos, al menos en las formas más graviportales, sugiere que la mano estaba adaptada para soportar peso (Norman, 1980). En definitiva la estructura del cuerpo de los grandes ornitópodos está preparada para un desplazamiento bípedo y opcionalmente cuadrúpedo, en el cual las manos podrían contactar suavemente con el substrato. La utilización de una locomoción cuadrúpeda opcional no modificaría significativamente la rotación de la cintura pélvica o la función de la cola, como órgano de equilibrio, durante la marcha (Moratalla, 1993). Hay pocas citas de dinosaurios semibípedos, sin embargo no significa que el desplazamiento más usual de los grandes ornitópodos fuese bípedo, ya que en muchos casos puede existir una dificultad de

diferenciar las icnitas de las manos como se ha indicado anteriormente. En algunos casos es difícil reconocerlas porque hay tan sólo algunas huellas de manos por ejemplo una huella de mano cada dos o tres pasos de pie.

La presencia de rastros cuadrúpedos de ornitópodos ha permitido comprobar la hipótesis de su condición cuadrúpeda opcional (Moratalla *et al.*, 1992, 1994; Perez-Lorente *et al.*, 1997). Las manos de los dinosaurios verdaderos cuadrúpedos son en general, grandes en relación a los pies, y muy regulares en su posición: por el contrario, en los cuadrúpedos opcionales las manos son pequeñas e irregulares, ya que con frecuencia apenas apoyaban la punta de los dedos, lo que implica una función exploratoria más que un verdadero soporte (Leonardi, 1997). Estas icnitas han permitido realizar una hipótesis de reconstrucción anatómica de las manos de iguanodóntidos (Moratalla *et al.*, 1992; 1994). Los dedos I y V son menores que los centrales y su orientación y tamaño sugieren que no contactan, durante el apoyo, con el substrato, excepto quizás en un medio fangoso. La unión estructural entre los metacarpos III y IV sugiere, en principio, una íntima relación entre ambos dedos, probablemente con la disposición paralela y fuertemente yuxtapuestos. Las icnitas delanteras de los rastros cuadrúpedos de ornitópodos sugieren que la morfología más probable para la mano es una disposición interna y asimétrica del dedo II, con los dedos III y IV probablemente incluidos en una estructura anatómica (Moratalla *et al.*, 1992). Este patrón podría ser relativamente variable según las especies, pero sirve de ejemplo para ilustrar la importancia de las icnitas en la reconstrucción de los dinosaurios.

DINOSAURIOS CUADRÚPEDOS

Los rastros de dinosaurios cuadrúpedos tienden a ser más anchos que los de bípedos. El ángulo de paso oscila entre los

110° y los 150° para los pies y para las manos, por tanto las icnitas toman un patrón en zigzag más que en una serie lineal. Los rastros de los dinosaurios muestran una rotación externa para las icnitas, por tanto al contrario que los bípedos. Esta diferencia se puede interpretar como resultado de la mayor robustez estructural de la postura cuadrúpeda que restaría importancia al papel de la cola como órgano de equilibrio y a la rotación pélvica (Thulborn, 1990; Moratalla *et al.*, 1997). Los dinosaurios cuadrúpedos andaban generalmente al paso, y parece dudoso el galope o el trote, incluso como hipótesis, como indican las icnitas. Por tanto el correr no podría ser una defensa en contra de los terópodos. Esta desventaja la suplen con el aumento de tamaño o la presencia de placas dérmicas especializadas. En este sentido hay que apuntar que no se conocen dinosaurios predadores cuadrúpedos y son raros los pequeños dinosaurios cuadrúpedos (Thulborn, 1990).

VELOCIDAD DE LOS DINOSAURIOS

VELOCIDAD RELATIVA

Los biólogos han identificado dos tipos de locomoción en los animales terrestres actuales. En un extremo están las formas graviportales, como son los elefantes, grandes, pesados y con movimiento lento y con sus extremidades soportando un gran peso. En el otro extremo las formas cursoriales como son las avestruces, bien adaptadas a la carrera. En la práctica hay una serie de adaptaciones cursoriales que Coombs (1978) sintetiza.

1. Un peso que oscila entre 5 y 500 kg, siendo el óptimo los 50 kg.
2. Extremidades largas en relación con las dimensiones del cuerpo.
3. Las principales articulaciones con gran movilidad.
4. Un propodio relativamente corto.
5. Los dos huesos del epipodio reducidos a uno solo por fusión o por pérdida.

6. Un metapodio largo y estrecho.
7. Los huesos metapodiales unidos o reducidos a uno solo.
8. Manos y pies con pronunciada simetría medial.
9. El dedo más externo y el más interno reducido o enteramente perdido.
10. Postura que varía de digitígrada a unguligrada.

Coombs (1978) teniendo en cuenta estas adaptaciones cursoriales en organismos actuales define cuatro niveles de habilidad en la carrera.

Graviportal: Extremidades adaptadas a un gran peso

Mediportal: Con extremidades adaptadas a soportar un gran peso, pero con algunas adaptaciones cursoriales, como es una postura digitígrada o la falta de los dedos interno o externos.

Subcorsorial. Extremidades con un moderado desarrollado de las adaptaciones cursoriales.

Cursorial. Con extremidades que desarrollan la mayoría de las adaptaciones cursoriales

subcursoriales o cursoriales. Los grandes bípedos, con excepción de algún terópodo fueron subcursoriales. Los Ornithomimidos y algunos terópodos parecidos a *Coelophysis* fueron cursoriales y los más rápidos de los dinosaurios (Coombs, 1978).

METODOS DE CALCULO DE LA VELOCIDAD ABSOLUTA

A partir de la biomecánica no es difícil conocer la velocidad relativa que podría tener los dinosaurios, pero un problema más complicado es conocer la velocidad absoluta. Ha habido algunos intentos en los Ornithomimidos al compararlos con las avestruces (Bakker, 1972; Russell, 1972). Estos autores consideran que podrían alcanzar los 70-80 km/h, pero otros (Coombs, 1978; Thulborn, 1982) consideran que sería mucho menor teniendo en cuenta las diferencias estructurales que hay entre las extremidades de estos dinosaurios y las avestruces. Una manera de aproximarnos al cálculo de esta velocidad absoluta se puede realizar con las icnitas y los métodos de Alexander y Demathieu.

A partir del estudio de los rastros se puede hacer aproximaciones que permitan conocer la velocidad a la que se desplazaba el productor. Alexander (1976) estableció de forma empírica una relación entre la velocidad, longitud de zancada y altura de las extremidades en diversos grupos de vertebrados. El método de Alexander (1976) se expresa según la siguiente ecuación:

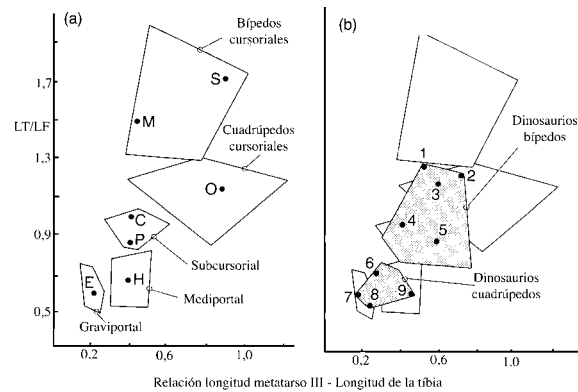


Fig. 32: Comparación entre las proporciones de las extremidades en mamíferos (a) y en dinosaurios (b) (en Coombs, 1978)

Tanto los organismos subcursoriales, como cursoriales son excelentes corredores (Coombs, 1978). Los saurópodos y estegosaurídeos fueron graviportales, mientras que ankylosaurios y grandes ceratopsios fueron mediportales. Pequeños ornitópodos y terópodos fueron

en la que v es la velocidad, g la aceleración de la gravedad, λ la zancada y h la altura desde el substrato hasta la cadera (longitud total del miembro hasta el suelo). La zancada puede ser obtenida directamente a partir de la traza, mientras que h se puede obtener a partir de la longitud máxima de la icnita. Aunque este método podría ser considerado más o menos correcto, el

problema real es la dificultad de obtener con certeza el parámetro h y la falta de seguridad en la identificación del productor de la pista y por tanto la estimación de la altura de la extremidad como se ha explicado anteriormente.

A partir del método de Alexander se puede conocer cuando un dinosaurio andaba y cuando corría. El parámetro “longitud de zancada relativa” o índice biodinámico (razón entre zancada y altura de la extremidad o λ/h) concepto que proporciona una buena estimación del estado cinético del animal (marcha o carrera). Por ejemplo Russell & Béland (1976) estiman que un dinosaurio ornithomimosaurio (h aproximadamente 1,22 m.) iniciaría la carrera a los 9.9 km/h. Seguramente los dinosaurios, como los mamíferos hicieran una transición de andar a correr con una fase de trote. En mamíferos este trote comienza cuando la longitud de la zancada relativa es aproximadamente 2, la transición a correr se produce cuando la relación es de 2.9 (Thulborn, 1982). Este autor hace un listado de velocidades teóricas de los principales grupos. Sus resultados sugieren que los pequeños dinosaurios rompen a correr a más bajas velocidades que los grandes. Por ejemplo, a 12 km/h, un pequeño bípedo como *Compsognathus* estaría en carrera, un ornitópodo de tamaño medio como *Camptosaurus* estaría en trote, y el gigante terópodo *Tyrannosaurus* iría andando. Posiblemente los grandes dinosaurios serían incapaces de correr, ya que por ejemplo el saurópodo *Apatosaurus* necesitaría alcanzar 30 km/h para iniciar la carrera (Thulborn, 1982)

Demathieu (1984, 86) propone un método distinto para conocer la velocidad absoluta. Este autor asimila el miembro a un cono invertido cuya altura corresponde a la de la extremidad y el radio basal a la dimensión proximal del estilópodo. La velocidad se calcula asimilando el movimiento de la extremidad a un modelo pendular, según la siguiente ecuación:

$$v = 1/2 \pi E g^{1/2} L^{-1/2}$$

en la que v es la velocidad, E la zancada, g la aceleración de la gravedad y L un parámetro que se calcula en función de la altura total de la extremidad y la dimensión proximal del fémur. Aunque es conceptualmente correcto, se trata de un sistema difícil de aplicar, ya que necesita una estimación de la dimensión proximal del fémur, que en principio no presenta ninguna correlación conocida con las dimensiones de la icnitas (Moratalla *et al.*, 1997).

LA VELOCIDAD DE LOS DINOSAURIOS

Las velocidades obtenidas estudiando icnitas con los métodos descritos suelen ser menos de 10km/h, aunque se han descrito icnitas de terópodos que indican una velocidad de 40 km/h para el productor (Farlow, 1981). De manera teórica, a partir de diferentes parámetros Thulborn (1982) obtiene que los pequeños terópodos podrían alcanzar los 30 o 40km/h. Los grandes dinosaurios bípedos, tanto ornitópodos como carnosaurios solo podrían andar o trotar con un máximo de 15 o 20 km/h. La mayoría de los dinosaurios cuadrúpedos andarían, pudiendo los saurópodos alcanzar los 17 km/h y los estegosáurios solo 8 km/h (Thulborn 1990).

Un caso interesante es el cambio en la velocidad en el desplazamiento de los dinosaurios. Las pistas pueden indicar aceleración o deceleración. 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. Estos diagramas 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

de nuevo paso (*Anomoepus* Bird, 1985). Existen ejemplos de giros, pero son raros.

El cambio de velocidad implica una serie de cambios en el alargamiento de la zancada. Thurbon (1982) sugiere que una de las formas que tendría un dinosaurio bípedo de alargar su zancada sería por medio de una ligera rotación de la pelvis alrededor de un eje vertical. Esto provocaría un mayor avance del miembro posterior que redundaría en un aumento de la potencia de empuje hacia el lado posterior, lo que iría acompañado de un movimiento de columpio de la cola a modo de látigo balanceándose de izquierda a derecha según el animal avanzase. Hay que tener en cuenta que esta rotación de la pelvis no puede ser en exceso brusca, debido a que el animal podría ver afectada la estabilidad del resto del cuerpo. Semejante rotación podría provocar no solamente un pequeño aumento de la longitud de la zancada (y, por lo tanto, un aumento de la propia velocidad), sino también producir el efecto de dirigir las pisadas hacia el interior de la línea media de la pista (Sanz *et al.*, 1985).

LA ASOCIACION DE ICNITAS DE DINOSAURIO

Las icnitas de varios individuos suelen estar asociadas en el mismo estrato. Esta asociación natural puede ser monotípica y que comprenda icnitas de un solo tipo, o politípica que incluya a varios icnogéneros. Puede haber algunas icnitas o tantas que no se puedan diferenciar las icnitas individuales. Cuando los dinosaurios destruyen todo el substrato se denomina **dinoturbación** (Dodson *et al.*, 1980). Se entiende por **icnocenosis** la asociación de rastros o icnitas características en un ambiente particular y solo se puede referir a un estrato en particular (Thulborn, 1990; Lockley *et al.* 1994). Por el contrario, el término **icnofacies** hace referencia a múltiples icnocenosis que tienen una similar composición icnotaxonómica y muestran

una asociación recurrente en ambientes particulares definidos. Lockley *et al.* (1994) proponen una denominación basada en el icnotaxon más abundante (i.e. *Brontopodus* icnofacies o *Caririchnium* icnofacies). En este punto hay que recordar que una incorrecta interpretación de subimpresiones puede aparentemente informarnos de una icnoasociación de organismos que no convivieron a la vez y interpretar de manera errónea aspectos como la paleoecología de los dinosaurios (Lockley, 1991).

ASOCIACION DE ICNITAS DE DINOSAURIO SIN ORIENTACIÓN

Es común encontrar yacimientos con abundantes icnitas de dinosaurios y que aparentemente no tienen orientación preferente. La explicación más sencilla es que son el resultado del desplazamiento al azar en un área determinada. En algunas ocasiones se han ofrecido modelos para explicar estas asociaciones. Ellemerger (1974) interpreta una asociación de este tipo del Jurásico inferior de Lesotho como formado en las orillas de un lago, donde los dinosaurios comían, bebían u observaban a otros dinosaurios. Este conclusión la deduce a partir de los números cambios de comportamiento que detecta en los rastros. Otro ejemplo proviene del Cretácico superior de Utah (EUA), Barsley (1980) describe en una mina de carbón numerosas icnitas de ornitópodos distribuidas sin orientación aparente. Entre ellas se han conservado troncos fósiles en su posición original, por lo que se interpreta que este yacimiento es el resultado del desplazamiento de los dinosaurios entre los árboles.

ASOCIACION CON DOS DIRECCIONES PREFERENTES

Algunas asociaciones de icnitas de dinosaurios se distribuyen según direcciones preferentes. Un ejemplo puede

ser el estudiado por Lehman (1978) que describe en el Cretácico inferior de Alemania rastros de ornitópodos con la misma dirección, pero de sentido contrario. Este tipo de patrón se ha interpretado en dinosaurios como resultado de la presencia de barreras naturales, como ríos, líneas de costa, bosques densos o montañas. Por ejemplo Godoy & Leonardi (1985) encuentran rastros paralelos a las rizaduras de corriente, lo que parece indicar que los productores iban paralelos a la línea de costa.

ASOCIACION CON UN SOLO SENTIDO

En el registro fósil se encuentran asociaciones en una dirección compuestas por varios rastros que permite estudiar algunas interacciones entre los dinosaurios. Los yacimientos con cientos o miles de rastros con el mismo sentido demuestra el comportamiento en grupo de algunos dinosaurios. Por supuesto, una vez descartado que los rastros se hayan producido en diferentes momentos en relación con accidentes geográficos como hemos visto anteriormente. Se han descrito dos tipos de asociaciones con un solo sentido: Comportamiento de caza y gregarismo

Comportamiento de caza:

Uno de los rastros más famosos se encuentra en la exposición permanente del "American Museum of Natural History" de Nueva York. Se atribuye a un saurópodo perseguido por un terópodo. Algunas icnitas del terópodo traslapan a las del saurópodo, presentando ambas un patrón prácticamente paralelo. Esta disposición dificulta pensar que se produjeron en momentos distintos. La ausencia en el rastro del terópodo de algunas de las icnitas ha hecho pensar que se encontraba durante un intervalo de tiempo encima del saurópodo. Esta explicación sin duda dan un gran juego en la exposición, y como tal ha fascinado a miles de visitantes durante décadas. Sin

embargo esta explicación aunque no parece del todo correcta (Thulborn, 1990). Este comportamiento es la explicación propuesta para la producción de la asociación de icnitas de "Lark Quarry" en el Queensland (Australia). Es un yacimiento con cientos de icnitas que tras un cuidadoso estudio se interpreta como el resultado de una estampida de pequeños terópodos y ornitópodos producida por la presencia de un gran carnosaurio (Thulborn & Wade, 1984).

Gregarismo

El término gregarismo puede ser definido como una tendencia al movimiento en grupo con otros de la misma clase, como un rebaño, una jauría o una bandada. En algunos mamíferos, como los primates, este comportamiento es el resultado de una estructura social. Evidencias del comportamiento gregario puede obtenerse a partir de encontrar una gran acumulación de restos de la misma especie en un único yacimiento, como es el caso de los yacimientos de *Iguanodon* en Bernissart (Bélgica) o los de *Coelophysis* de Ghost Ranch, Nuevo México (EUA). Pero el término gregarismo implica algo más que una múltiple presencia de la misma especie de dinosaurio. El termino gregarismo denota actividad en grupo, entonces una población de sapos no puede considerarse como gregarios. Su presencia en el mismo área dada por unas condiciones ecológicas concretas y un hábitat preferente, producir un yacimiento con gran número de restos de sapos, pero en ningún momento nos están indicando gregarismo. Podemos extender esta observación y definir que las especies gregarias son animales que son conscientes de la presencia y el comportamiento de otros de su mismo tipo, y el comportamiento individual, es al menos, en parte estimulado por la acción del grupo. De esta manera se interpreta como una consecuencia de un tipo de estructura social y requiere un alto grado de organización (Ostrom, 1972).

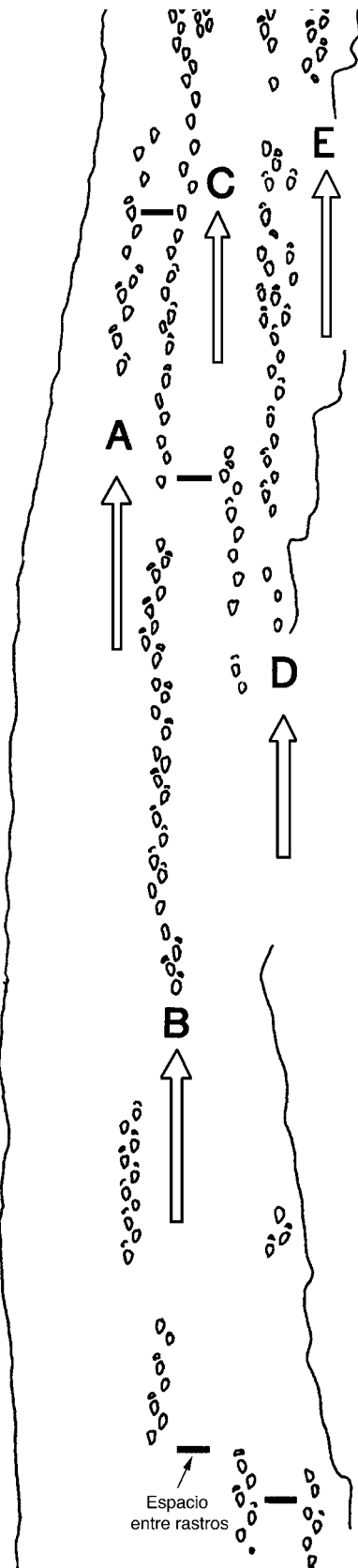


Fig. 33. Rastros paralelos de icnitas de Saurópodos del yacimiento jurásico de Purgatoire (EUA), que indican un claro comportamiento gregario (Lockley, 1991).

En las reconstrucciones antiguas se suelen representar a los dinosaurios aislados, pero posiblemente no sea la regla general. Algunos afloramientos paleoicnológicos presentan una entidad suficiente como para permitir la observación de diferentes rastros de dinosaurios conservados en la misma superficie estratigráfica. La forma en que se encuentran asociadas estas pistas puede constituir un buen indicio sobre un comportamiento en grupo. Es evidente que la presencia de rastros con un sentido de progresión común indica una interpretación gregaria (Bird, 1944; Ostrom, 1972; Thulborn & Wade, 1984; Leonardi, 1984; Moratalla, 1993). En un yacimiento del Cretácico superior de Bolivia, Leonardi (1984) identifica 60 rastros paralelos de terópodos. La distribución regular casi a distancias fijas, así como también la homogeneidad de las dimensiones, hace pensar en una gran población que se desplaza por la orilla del mar. El mismo estrato tiene con una dirección ortogonal, dos pistas paralelas probablemente de ceratópsidos que salían del mar subiendo a la playa. Los ejemplos se podrían multiplicar, las pistas de saurópodos del "Purgatory river" (Jurásico de Colorado, EUA), las pistas de ornitópodos de "Peace river" en el Cretácico de Canadá (Currie, 1989), la extraordinaria asociación de pequeños dinosaurios de "Lark Quarry" del Cretácico de Australia (Thulborn & Wade, 1984) y algunas asociaciones de pistas de saurópodos de Asturias (García-Ramos y Valenzuela, 1977).

Los rastros paralelos asociados indican el paso de un grupo organizado de dinosaurios, que no tiene que ser necesariamente gregarios. Puede tratarse de un "pasillo" preferente, por el cual pasaron en tiempos distintos, individuos aislados en la misma dirección. Este pasillo puede ser el resultado de condicionantes geográficos, como márgenes fluviales. Leonardi (1997) cita algunos criterios que podrían utilizarse en reconocer con probabilidad verdaderos

grupos gregarios, a partir de los rastros paralelos:

1. Espaciado regular entre los rastros, con una distancia que permitiera desplazarse a los animales sin tropezar y agrupados en una manada. Algunos grupos se desplazaban en fila india.

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

3. Análoga velocidad calculada a partir de los parámetros de la pista

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

MEGAYACIMIENTOS

Uno de los aspectos más interesantes de la paleoicnología de dinosaurios es la existencia de grandes regiones con numerosos, a veces incluso miles de afloramientos de icnitas de dinosaurios, todos incluidos en la misma formación o facies sedimentaria. Lockley & Pittman, (1989) definen a estas regiones como megayacimientos (*Megatracksite*). Son un estrato o pequeño grupo de estratos con icnitas que afloran áreas geográficas del orden de cientos o incluso miles de kilómetros cuadrados (Lockley, 1991). Hay formaciones geológicas que contienen también numerosos yacimientos de icnitas de dinosaurios con relativa poca extensión lateral, pero un elevado número de niveles estratigráficos. Aunque este tipo de hallazgos no se consideran megayacimientos *sensu stricto*. Moratalla (1993) propuso para los primeros la denominación de megayacimientos de tipo 1 y para este último caso, megayacimientos de tipo 2. Así los megayacimientos de la Formación Entrada (Utah, EUA) y Grupo Dakota (Colorado y Nuevo México, EUA) son buenos ejemplos del tipo 1. Por el contrario, la Formación Jindong en Corea (Lim *et al.*, 1989), constituiría un caso del tipo 2. La Cuenca de Cameros en la Rioja constituye un caso peculiar, debido a que se trata de una región extensa (alrededor de 8.000 km cuadrados) con una potencia

considerable de sedimentos (cerca de 9.000 m cuadrados).

Lockley (1991) enfatizó la idea de que los megayacimientos han abierto una nueva ventana en la icnología de dinosaurios. En efecto, el estudio de los mismos permite llevar a cabo diversas inferencias como son censos icnofaunísticos (porcentajes de los diferentes morfotipos icnológicos), análisis de hábitats, distribución icnológica (en el tiempo y en el espacio), orientaciones preferentes (significativas para las reconstrucciones paleogeográficas), etc. Debido a la potencialidad de conservación diferencial de restos óseos e icnitas, los primeros no suelen ser abundantes en este tipo de yacimientos. De este modo, las icnitas suelen constituir la gran mayoría de los documentos fósiles de dinosaurios.

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE DINOSAURIOS

Teniendo en cuenta que las icnitas representa la actividad de organismos vivos durante un tiempo corto de tiempo, pueden complementar y mejorar el censo de la comunidad obtenida a partir de los restos directos. Sin embargo, generalmente no se ha utilizado para estimar la diversidad taxonómica o la abundancia relativa. Un censo icnológico presenta dos importantes sesgos: la actividad y el tamaño. Organismos más activos serán potencialmente capaces de producir un mayor número de huellas que aquellos organismos menos activos. De hecho, diversos megayacimientos (como la cuenca de Cameros) muestran un gran porcentaje de icnitas de terópodos. Farlow (1987) sugirió que la razón de esta sorprendente composición es la alta tasa de actividad de los carnívoros. Por otro lado, el tamaño constituye también un importante factor de sesgo. Así la mayoría de huellas de los yacimientos son de media-gran talla, probablemente porque los agentes erosivos puedan destruir o alterar más fácilmente una

icnita de menor tamaño (*Moratalla et al.*, 1997).

A partir de algunos yacimientos excepcionales se ha podido conocer un posible censo de dinosaurios que vivían en un lugar y momento determinados a pesar de la ausencia de restos directos. Uno de los ejemplos clásicos es el *Western Queensland*, en donde a partir de icnitas conocemos que en el Cretácico "medio" de esa área de Australia vivían grandes y pequeños terópodos y ornitópodos. Como vamos a ver a continuación la asociación de icnitas no suele darnos una información fiable sobre la estructura de las comunidades de dinosaurios con alguna excepción.