

ANÁLISIS DE LA PARATAXONOMÍA UTILIZADA CON LAS HUELLAS DE DINOSAURIO.

Romero Molina, M. M.^{2,3}, Pérez-Lorente, F.^{2,4}, Rivas Carrera, P.³

RESUMEN

En este trabajo se revisa la Parataxonomía de las icnitas de dinosaurio. Se exponen los problemas encontrados en la revisión: los relacionados con el concepto morfológico de icnotaxón, los derivados de errores en la imprecisión del método de estudio, y los relacionados con las definiciones hechas y los nombres aplicados. Se proponen varios caracteres biomórficos para definir y reconocer icnosubordenes, formas de medida, índices y escalas elaboradas con ellos, con la intención de que sean de aplicación para la definición de nuevos icnotaxones en todas las clasificaciones. Se resalta la importancia del uso de modelos estadísticos para que eviten la subjetividad y la importancia de considerar a las icnitas en el contexto del rastro al que pertenecen. Por último, de acuerdo con las definiciones dadas y teniendo en cuenta la distribución temporal, se clasifican los icnogéneros definidos hasta ahora.

Palabras clave: Parataxonomía, huellas, dinosaurios.

The Parataxonomy of dinosaur footprints is revised. The problems found in their definition and classification, such as, the ones in relationship with the morphological concept of ichnotaxon or those related with the imprecision of the study method, are exposed. We propose some biomorphical characters for ichnosubordens, ways to take the measurements, indexes and scales in order to be taken them in account in all classifications. The use of statistical methods avoiding subjectivity and the consideration of the footprint as a part of a trackway, are really important to define new ichnotaxas. Finally, in agreement with the definitions and having into account the temporal distributions, the known ichnogenus are classified.

Key word: Parataxonomy, footprints, dinosaurs.

¹ Presentado en Congreso internacional sobre Dinosaurios y otros reptiles Mesozóicos en España.

² Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. Portillo, 3. 26586. Enciso. La Rioja. España.

³ Universidad de Granada. Paleontología. Campus Fuentenueva s/n. 18071. Granada. España.

⁴ Universidad de La Rioja. Madre de Dios, 51. 26006. Logroño. La Rioja. España.

0. INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas principales que se plantean al estudiar las huellas de dinosaurio es su clasificación. Lo más apropiado para asignar las icnitas a conjuntos taxonómicos distintos deberían ser sus características identificables y diferenciables (Sarjeant, 1989). Esto no es siempre fácil porque en la formación de las huellas intervienen factores que dependen de:

- a) la forma de los elementos del autopodio (disposición de los dedos, de las almohadillas, tipo de uñas, forma del talón, etc.)
- b) las condiciones físicas del barro en el que queda señalada la pisada (viscosidad, coherencia, adherencia, elasticidad)
- c) la conducta del dinosaurio cuando dejó marcada la huella (reposo, marcha lenta, carrera, natación, etc.)
- d) el nivel en el que se encuentra la marca: huella real (el pie toca la superficie que se ve), calco (el pie ha pisado en un estrato superior), subhuella (el pie ha roto y arrastrado hacia abajo un recorte de una capa superior)

Aunque hay autores que han tenido en cuenta todos, casi todos o parte de los factores anteriores, hay muchas huellas definidas que no respetan criterios. Hay incluso descripciones de icnogéneros sobre pisadas anormales.

Muchos de los nombres antiguos de icnogéneros se han continuado empleando y atribuyendo a icnitas nuevas. La variedad de tipos englobados en algunos géneros es disparatada, tanto como los criterios usados por los investigadores.

Hay ejemplos abundantes en los que se relacionan las icnitas con los dinosaurios que se creen sus autores, de manera que se les dio nombre de acuerdo a ello. Aún hoy se sigue en casos, práctica que rechazamos en este trabajo debido al grado de incertidumbre que tiene.

El estudio meticuloso de las aproximadamente 10.000 huellas de dinosaurio de La Rioja tiene que estar precedido por el examen cuidadoso de la nomenclatura empleada hasta la fecha y nombres definidos. Dicho examen supone analizar los ejemplares y los criterios que llevan a la definición de taxones. En este trabajo se expone el resultado de ese análisis, y se establecen los criterios de clasificación que se siguen para la determinación de las huellas de La Rioja en el equipo de investigación de la Fundación Patrimonio Paleontológico.

1. PROBLEMÁTICA DE LA PARATAXONOMÍA DE ICNITAS DE DINOSAURIO

1.1. LA FORMA Y LOS TAXONES

En los trabajos consultados hay descritos 165 icnogéneros y 330 icnoespecies que, al menos alguna vez, se han atribuido a dinosaurios. La forma es lo que define a cada uno de los icnotaxones, que muestran estados análogos de evolución de los autopodios pero no relación filética entre ellos. Se trata por lo tanto de Parataxonomía, como ya indicaba Demathieu (1986) para la definición de icnogénero.

Los problemas fundamentales que afectan este concepto morfológico de icnotaxón son dos que, para mejor comprensión, se ilustran sobre icnogéneros reales:

- a) Variación de forma de las huellas del mismo pie.

Existen variaciones en la forma de las huellas dentro del mismo rastro, como se ve en LL21 del yacimiento de Las Losas (Enciso, La Rioja) (Figura 1). Por ello, la definición de un nuevo icnotaxón (icnogénero o icnoespecie) basada sólo en una huella aislada, caso frecuente, puede dar lugar a errores.

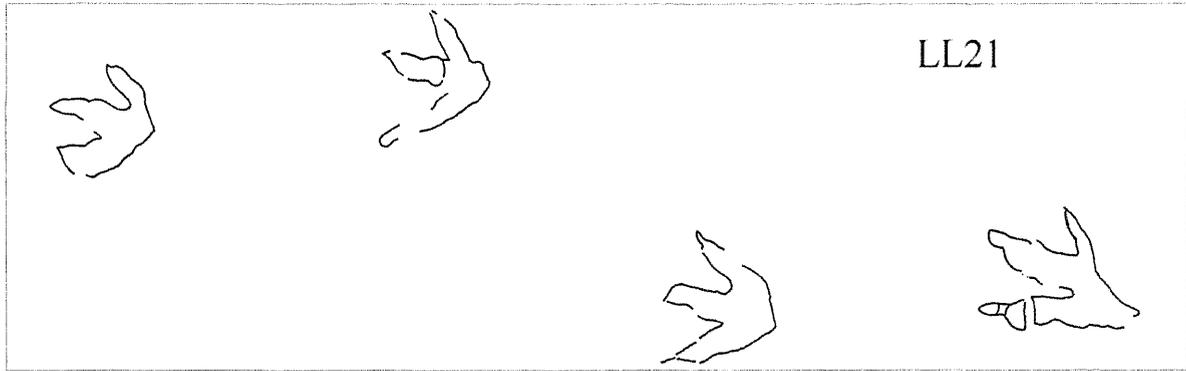


Figura 1. Variación de la forma de las huellas en un mismo rastro. Rastrillada LL21, yacimiento de Las Losas, Enciso (España).

No se puede confundir una impresión debida a estructuras de deformación (de origen no biológico) con un verdadero icnogénero. Es el caso de una huella en la que las impresiones de los dedos están obliteradas por caída de barro. Se trataría de una icnita de colapso, o una pisada en la que el pie se hunde tanto que el barro cubre totalmente los dedos al estilo de las descritas por Gatesy et al. (1999). Se interpretaría como una icnita con estructuras TWK (Pérez-Lorente, 2002b). Independientemente, este tipo de huellas se pueden asignar a un determinado icnosuborden, taxón más amplio cuyos caracteres se reconocen con más facilidad.

b) Variación, para cada autor, de los caracteres taxonómicos significativos.

La elección de caracteres significativos en la definición del icnotaxones es subjetiva, y queda a elección de cada autor. De hecho, los criterios utilizados han varían no solamente de unos autores a otros, sino que (por ejemplo: Demathieu) pueden modificarlos a lo largo del tiempo, como se ve en la Tabla 1 en la que se esquematizan algunos de los criterios usados por varios autores. Otros investigadores que emplean cálculos para la caracterización de icnitas y pistas, se basan en los establecidos en la tabla.

TABLA 1

Hitchcock 1858	Lull 1953	Demathieu 1970	Demathieu 1990	Ellenberger 1972, 1974	Leonardi 1984	Thulborn 1990	Pérez-Lorente 2001
l	l	l	l	l	l	l	l
a	a	a	a	a	a	a	a
			l/a			l/a	(l-a)/a
l dedos	l dedos	l dedos	l dedos	l dedos		l dedos	l dedos
a dedos							
			I/III				III/I
Ángulos interdigitales	Ángulos interdigitales	Ángulos interdigitales	II°IV	Ángulos interdigitales	Ángulos interdigitales	Ángulos interdigitales	Ángulos interdigitales
Proy III	Proy III		Proy III	Proy III			
P	P	P		P		P	P
		Ap		Ap	Ap	Ap	Ap
	z	z		z		z	z

Hitchcock 1858	Lull 1953	Demathieu 1970	Demathieu 1990	Ellenberger 1972, 1974	Leonardi 1984	Thulborn 1990	Pérez-Lorente 2001
O Tw	O Tw	O		O Lr	Lr/a	O Tw	O Lr
D talones	D talones				Ar/a	Tw int	Ar
l/P	l/P, l/z				z/l	l/P	z/l
Pisada l - longitud a - anchura		Marca de dedos l dedos - longitud de los dedos a dedos - anchura de los dedos II^IV - ángulo entre los dedos II y IV Proy III - sector de III entre el ápice y la línea II-IV				Rastrillada O - orientación P - paso z - zancada Tw, Lr - anchura exterior de la pista, o luz de rastrillada Tw int - id interior D talones - anchura entre talones Ar - amplitud de rastrillada	

1.2 TAXONES DEFINIDOS

Además de los problemas básicos ya mencionados, relacionados con el concepto morfológico de icnogénero, existen otros que derivan del método de estudio de las huellas, así como de la falta de precisión en las definiciones y con los nombres dados. Los más notables son:

c) Determinaciones hechas sobre material fuera de contexto.

Hay autores que dan nombre (género y especie) a huellas publicadas por otros a los que a veces incluso ni citan. Se basan solamente en una publicación. Es el caso, según Lockley et al. (1995) del icnogénero: *Tyrannosauropus* Haubold, (1971) huella publicada originalmente por Peterson (1924).

d) Determinaciones hechas por personal inexperto.

Este es el caso de las 8 icnoespecies definidas por Strevell (1932), un aficionado que, tras consultar a varios geólogos de la época, atribuye el nombre genérico de *Dinosauropodes* a todas ellas, basándose en relleños mal conservados de los que desconoce su procedencia exacta y que pueden ser atribuibles tanto a Ornithopoda como a Theropoda.

e) Considerar criterios discriminatorios los geográficos y temporales.

Geográficos: Hay autores que tras estudiar un yacimiento clasifican todas sus huellas y crean nuevos icnogéneros, todos específicos del yacimiento. Si se comparan las huellas con icnogéneros ya existentes, se comprueba que se hubieran podido incluir en ellos. Posiblemente esta actitud se debe a deficiencias en la revisión bibliográfica, o a que el autor se extralimita definiendo icnotaxones a partir de diferencias no significativas. Ellenberger, en dos extensas publicaciones (1972, 1974) estudia yacimientos del Triásico-Jurásico de África del Sur y define gran cantidad de nuevos icnotaxones, de los que, por ejemplo, *Moyenisauropus* (1974) se puede incluir claramente en *Anomoepus* Hitchcock (1848, 1858) (Figura 3).

Azuma et al. (1991) estudian yacimientos japoneses y definen los icnogéneros: *Byakudansauropus*, *Gigantoshiraminesauropus*, *Shiraminesauropus* y *Kuwajimasauropus* (similar a *Hadrosaurichnus* Alon-so, 1980), sin hacer comparación alguna con el registro de otras regiones (Matsukawa et al. 1995).

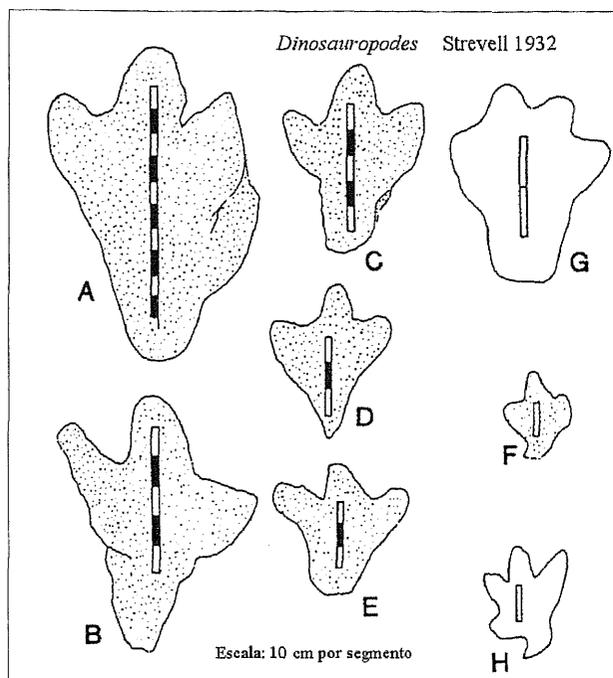


Figura 2. Icnoespecies incluidas en el icnogénero *Dinosauripodes* por Strevell (1932). (redibujada de Lockley et al. 1995, fig. 5.31).

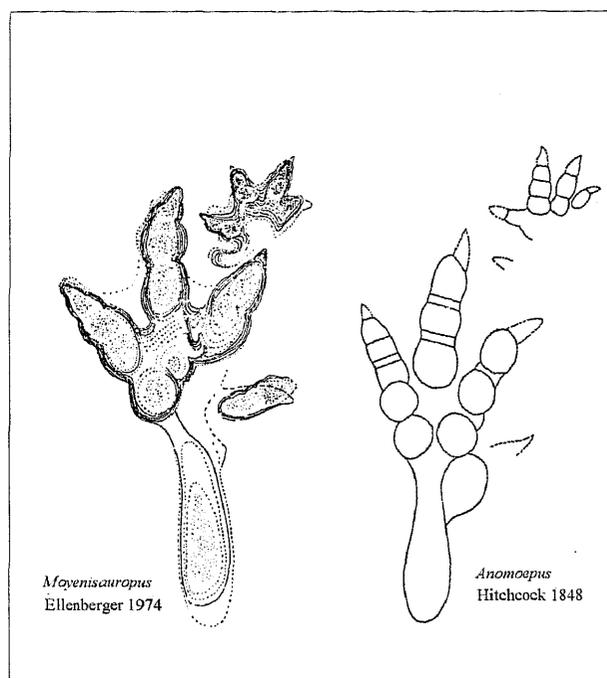


Figura 3. Las huellas que definen los icnogéneros *Moyenisauropus* y *Anomoepus*, son similares. (de Ellenberger 1974 planche D, y de Lull 1904 fig. 20)

Dentro del registro español, Meijide et al. (2001) definen una nueva icnoespecie (*Parabrontopodus dis-tercii*). La razón para definirla es que “las huellas de Saurópodo son raras dentro del conjunto de icnitas de Dinosaurios de España”. Sólo en La Rioja (Pérez-Lorente, 2002a) existen más de 1000 huellas atribuibles a este suborden (Sauropoda).

Atribuir carácter regional o local a muchos de los nombres genéricos multiplica innecesariamente el número de icnotaxones.

Temporales: se tiende a asignar huellas a determinados taxones según su edad, como ocurre con muchas de las asignadas a hadrosaurido, solamente por pertenecer al Cretácico superior, sin que existan características que las diferencien realmente de las iguanodontidas o incluso de terópodos (Figura 4: *Hadrosaurichnus* Alonso, 1980).

Kalohipus (Fuentes et al. 1998) del límite Jurásico-Cretácico se ha establecido por comparación con solo uno de los icnogéneros definidos hasta esa fecha (*Grallator* Hitchcock 1858). Además el icnogénero *Grallator* pertenece a otro periodo geológico (Triásico superior-Jurásico).

f) Definiciones de icnogéneros hechas sobre ejemplares únicos y aislados.

Existen multitud de ejemplos en la literatura de esta manera de definir nuevos icnotaxones atribuibles a dinosaurios. Es el caso de: *Anchisauripus* (Bock, 1952), *Anomoepus* (Hitchcock, 1865), *Anticheiropus* (Hitchcock, 1865), *Bückeburgichnus* (Kuhn, 1958), *Byakudansauropus* (Azuma et al., 1991), *Coelurosaurichnus* (Huene, 1941), *Gigantoshiraminesauropus* (Azuma et al., 1991), *Irenesauripus* (Sternberg, 1932), *Lapparentichnus* (Haubold, 1971), *Otouphepus* (Lull, 1915), *Otozoum* (Lull, 1915), *Otozoum* (Sarjeant, 1970),

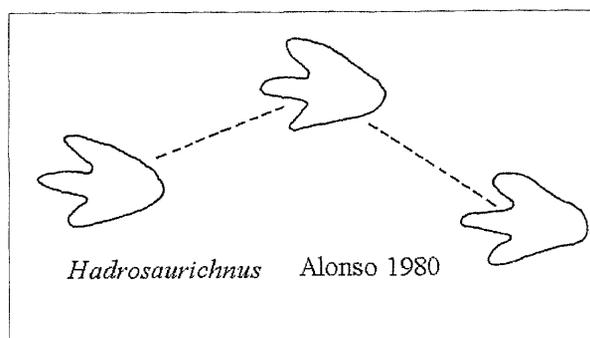


Figura 4. Huellas, posiblemente terópodas, definidas como ornitópodas. (de Leonardi, 1994, plate 5, fig. 9).

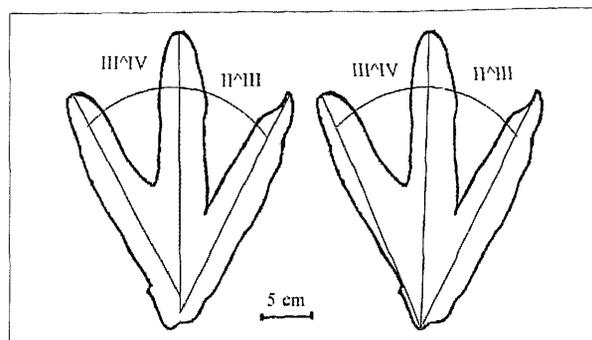


Figura 5. Formas diferentes de tomar las medidas de los ángulos interdigitales.

Picunichnus (Calvo, 1991), *Platypterna* (Bock, 1952), *Sinoichnites* (Kuhn, 1958), *Shiramiresauropus* (Azuma et al., 1991), *Steropoides* (Hitchcock, 1845), *Taponichnus* (Alonso et al., 1986), *Taupezia* (Delair, 1962), *Telosichnus* (Alonso et al., 1986), *Tyrannosauropus* (Haubold, 1971) o *Zhengichus* (Zhen et al., 1986).

g) Definiciones sin ningún requisito distintivo o definitorio.

En muchas de las definiciones de los icnotaxones citados anteriormente se da además esta característica. Icnogéneros definidos con sólo algunos de los siguientes requisitos: la cita de una obra anterior; un esquema de la huella; y una escueta descripción (Haubold, 1971; Kuhn, 1958). Es el caso de Nopcsa (1923) que en *Metatetrapous*, por ejemplo, da la referencia a la publicación de Ballesterdt (1922a) y una escueta descripción - ni siquiera proporciona un esquema representativo de las icnitas. Hitchcock (1889) para definir algunos taxones considera, sin más explicación, las medidas de los ángulos interdigitales, la longitud del pie con y sin talón, el paso, la zancada y la anchura del rastro (i.e: *Anomoepus isodactylus*: “No es necesario describir los caracteres que la especie tiene en común con otras del género, así que solo describo las diferencias”).

h) Disparidad en los criterios discriminatorios.

Los criterios, como hemos visto, han variado de unos autores a otros (Tabla 1), pero también varía la forma de aplicar la toma de medidas. En el caso de la figura 5, la medida de los ángulos interdigitales es diferente si se hace en el eje de los dedos o en la línea que une su parte más distal con la parte más proximal de la huella.

i) Utilización de los nombres de la taxonomía de dinosaurios en la parataxonomía de icnitas.

Es un caso muy común; ocurre con *Iguanodon* (Mantell, 1825) o *Megalosaurus* (Buckland, 1824). Se debe indicar que se trata de huellas y no de dinosaurios, por lo que el nombre genérico ha de llevar sufijos como: -ipus, -podus, -podion, -ipes, -pezia, -peda, -dactylus, -pterna, -ichnus, -ichnites, -ichnis, o -ichnium (Sarjeant, 1989).

2. PROPUESTAS

En los últimos años se han hecho diversos intentos para establecer normas básicas para el estudio de las huellas, la forma de medirlas y la nomenclatura utilizada. En este camino se encuentran los trabajos de Sarjeant et al. (1973), Sarjeant (1989), Demathieu (1986), Leonardi (1987b) y Thulborn (1990). De las obras

de estos autores se han seleccionado los principales criterios biomórficos y morfométricos. En nuestra propuesta se añaden a los anteriores, índices numéricos para rastrilladas bípedas (Pérez-Lorente, 2001) y morfológicos y numéricos para las rastrilladas cuadrúpedas (Farlow et al. 1989; Lockley et al. 1994).

En muchos trabajos se considera que la forma de las huellas depende también de la conducta del dinosaurio que las produce y de las características físicas del barro del suelo en el que pisa. Por ello si se ha de proceder a la identificación de una rastrillada, hay que seleccionar la «huella patrón» o huella representativa.

2.1. CARACTERES BIOMÓRFICOS

Proponemos varios caracteres biomórficos y formas de medida, que consideramos tienen rango de discriminatorios, con la intención de que se generalice su uso en todas las clasificaciones.

Caracteres biomórficos:

Saurischia:

- **Theropoda** (Figura 6): icnitas mexasónicas tridáctilas o tetradáctilas; dedos largos individualizados de terminación acuminada; más de una almohadilla por dedo; ángulo II[^]III bajo y en general menor que el III[^]IV; talón (si se imprime) saliente y redondeado formado por la almohadilla metatarso-falange del dedo IV o bilobulado si se imprime también la almohadilla proximal del dedo II; mejor unión entre los dedos III y IV (en forma de “V”) que entre el II y III; pie en general más largo que ancho y de envolvente ovalada. Marcha funcionalmente bípeda.

- **Sauropoda** (Figura 7): Rastros cuadrúpedos; manos en forma de herradura o media luna; pies ovales, más largos que anchos, con hasta cinco dedos en posición antero-medio lateral.

Ornithischia:

- **Ornithopoda** (Figura 8): icnitas mexasónicas tridáctilas o tetradáctilas; dedos relativamente pequeños, gruesos y con terminación redondeada; una sola almohadilla por dedo; talón amplio y redondeado formado por una almohadilla grande y centrada; pie más ancho que largo y de envolvente subcircular. Marcha bípeda y, en raras ocasiones, cuadrúpeda.

- **Thyreophora**: (Stegosauria, Ankylosauria)

- **Ceratopsia**: (Ceratopsianos)

En cuanto a las huellas atribuidas a ornithischia de andar cuadrúpedo (Thyreophora y Ceratopsia) no se incluyen dada la escasez de registro mundial.

Se es consciente en este trabajo de que los icnosubórdenes (parataxones) tienen el mismo nombre que los subórdenes (taxones animales) pero se conservan en honor a la tradición. Los sufijos aplicados a los icnogéneros deben ser suficientes para distinguir con claridad icnitas (parataxones) de dinosaurios (taxones).

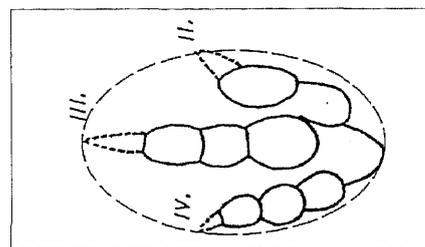


Figura 6. *Theropoda*. (*Grallator gracilis* Hitchcock 1865. Redibujada de Lull 1904, fig. 17)

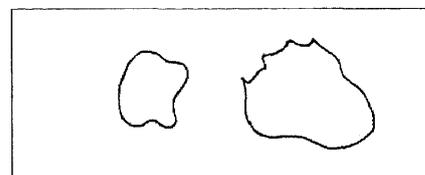


Figura 7. *Sauropoda*. (*Brontopodus birdii* Farlow et al. 1989. Redibujada de fig.42.5)

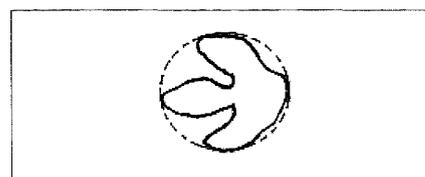


Figura 8: *Ornithopoda*. (Huella sin nombre del Cretácico de Colorado. Redibujada de Lockley 1987, fig 5 D)

2.2. CARACTERES MORFOMÉTRICOS

2.2.1. FORMAS DE MEDIDA DE LAS HUELLAS (figura 9):

- l: Longitud. Medida en el eje principal de la huella, incluidas las marcas de uñas.
- a: Anchura. Medida perpendicularmente al eje de la huella.
- Ángulo interdigital: ángulo que forman los ejes de los dedos.
- Longitud de los dedos: Medida en el eje del dedo.
 - Longitud real: Longitud de la parte con almohadillas de dedo.
 - Longitud libre: Longitud del segmento comprendido entre el extremo del dedo al punto medio de distancia entre dos hipos adyacentes.

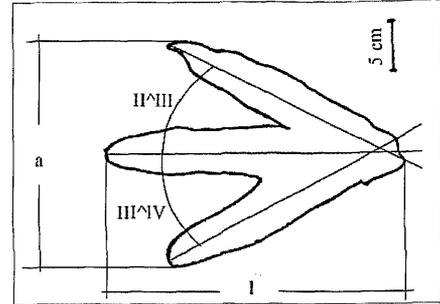


Figura 9. Propuesta de formas de medir una huella.

2.2.2. MODELOS ESTADÍSTICOS

Para evitar la subjetividad en la interpretación, es conveniente emplear métodos y modelos que examinen aleatoriamente los datos. Se han usado varios tipos de modelos en el análisis icnológico. Los más importantes se describen a continuación.

Los métodos de Lull (1953).

Este autor empleó dos tipos de diagramas:

1) Diagramas numéricos: representaciones en gráficos sobre papel milimetrado de las dimensiones de una especie (II, III, IV, l, a, P, Tw). Muestran la variación de los parámetros en una especie y la relación con otras (*Anchisauripus sillimani* – *A. hitchcocki*)

2) Diagramas cartesianos (coordenadas deformadas): representaciones gráficas de las huellas. Coloca la cuadrícula sin deformar (1/2 pulgada) para el genotipo (*A. sillimani*) y para otras huellas deforma la cuadrícula para que coincidan los puntos de intersección con la silueta de la impronta. Es posible así hacer evidentes las diferencias, y en el caso de múltiples ejemplares, si estas son generales o puntuales.

Hasta la fecha, estos métodos se han utilizado sólo para las pisadas que ya se habían atribuido previamente a icnoespecies. Nunca se ha comprobado la validez de estos métodos en la definición de nuevas formas.

El método de Weems (1992).

Utiliza gráficos cartesianos de dos variables [fl (longitud) – te (proyección III)] / [fw (anchura)] frente a [te (proyección III) / fw (anchura)] con los que establece los campos de existencia y variabilidad para las icnoespecies (Figura 11). El problema de este método está en la subjetividad de la elección de los campos, como se aprecia, por ejemplo, en la separación de las icnoespecies *Eubrontes giganteus* y *Kayentapus hopii* o en la forma poco apropiada del campo de *Grallator cursorius*.

El método de Demathieu (1990).

Este autor toma las medidas de las huellas (II, III, IV, Proy III, l, a, II^IV), y establece unos índices (III/II, III/IV, IV/II, III/Proy III, l/a, l/III, l/Proy III, a/II^IV). Tanto para parámetros como para índices, establece: media, variación estándar, coeficiente de variación, intervalos de confianza para la media (5%). La per-

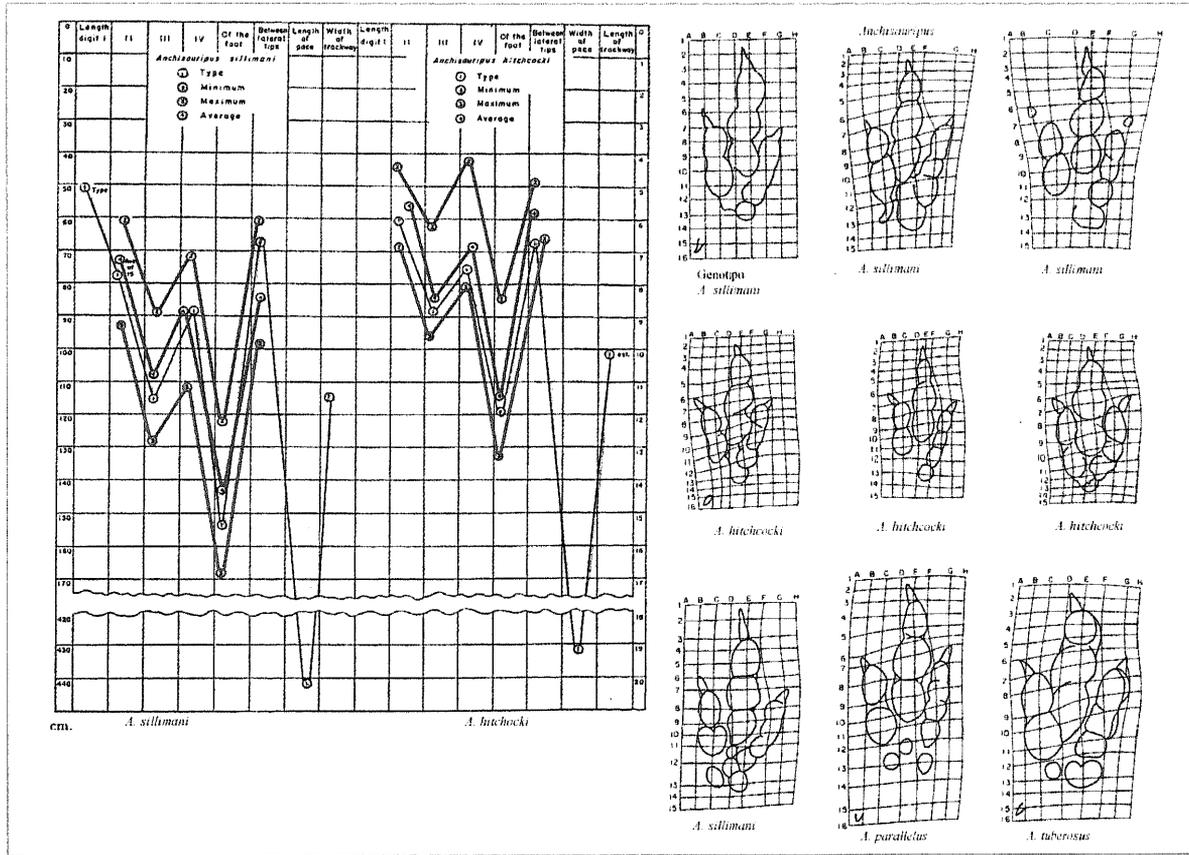


Figura 10. Métodos de Lull (1953) (Redibujada de fig. 168 y Plate IX).

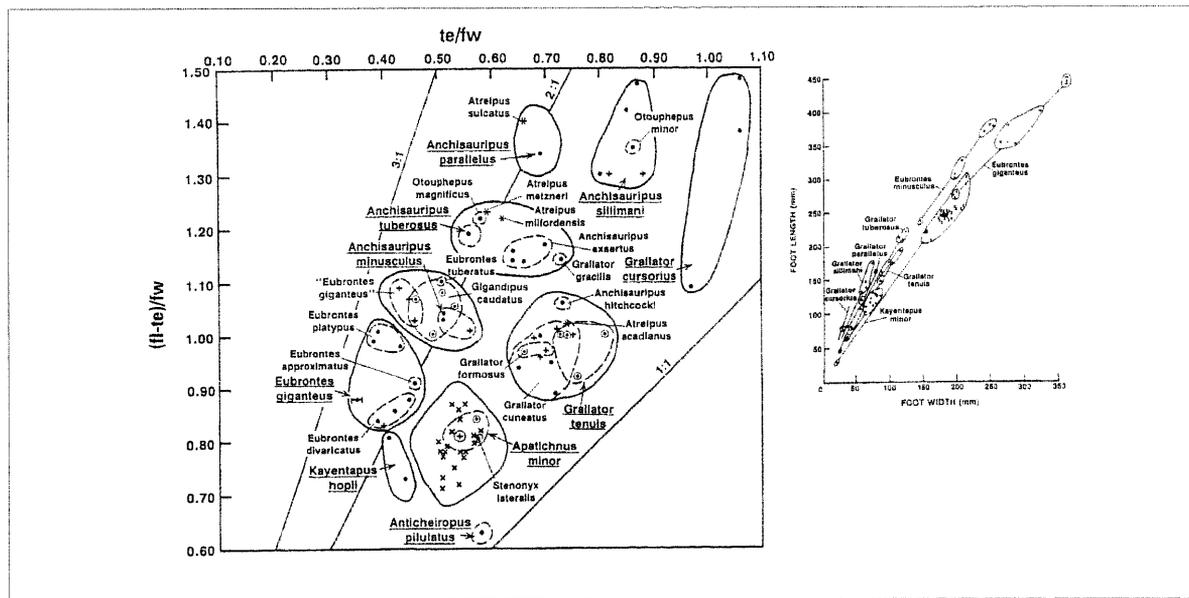


Figura 11. Método de Weems (1992: Figs. 4 y 5).

tenencia a una u otra icnoespecie está en relación a estos intervalos. Finalmente, realiza el test de Cramer para verificar o rechazar la homogeneidad de la muestra. Para este fin también se pueden usar otros metodos como el de chi cuadrado de Pearson.

Es el método más objetivo, por lo que lo proponemos en este trabajo como generalizable. El problema que presenta es que si el coeficiente de variación es alto, puede deberse a: que la muestra sea heterogénea, que las huellas estén mal preservadas, o que pertenezcan a animales de distinto tamaño. Es por ello, como siempre, se necesita interpretar los resultados.

Otros métodos.

Se han usado histogramas y representaciones cartesianas de dos variables, muy útiles por que indican la relación entre los caracteres. Los métodos multivariantes como análisis de cluster, análisis de componentes principales, análisis discriminantes, análisis de correspondencia, etc., resultan muy complejos y no dan resultados claros por razón de la variabilidad intrínseca y extrínseca de las huellas (Leonardi 1987a, Casanovas 1995, Moratalla 1993, etc.)

2.2.3. RELACIÓN DE DEPENDENCIA ENTRE LA ICNITA Y LA RASTRILLADA.

Se ha repetido varias veces la importancia de considerar el rastro al que pertenecen las icnitas. En este trabajo se proponen para su estudio las siguientes medidas y forma de tomarlas (Figura 12).

- P: Paso: distancia entre dos huellas consecutivas medida entre sus centros.
- z: Zancada: distancia entre dos huellas consecutivas del mismo pie, medida entre sus centros.
- Ap: ángulo de paso: ángulo entre dos pasos consecutivos.
- O: orientación: ángulo entre el eje de la huella y su sector de línea media correspondiente.
- Ar: amplitud de rastrillada: distancia entre el centro de la huella y el sector de la línea media correspondiente, medida perpendicularmente a este.
- Lr: luz de rastrillada: distancia entre la parte más exterior de la huella y la tangente exterior dibujada entre las huellas anterior y posterior a la que se está midiendo, medida perpendicularmente a dicha tangente.

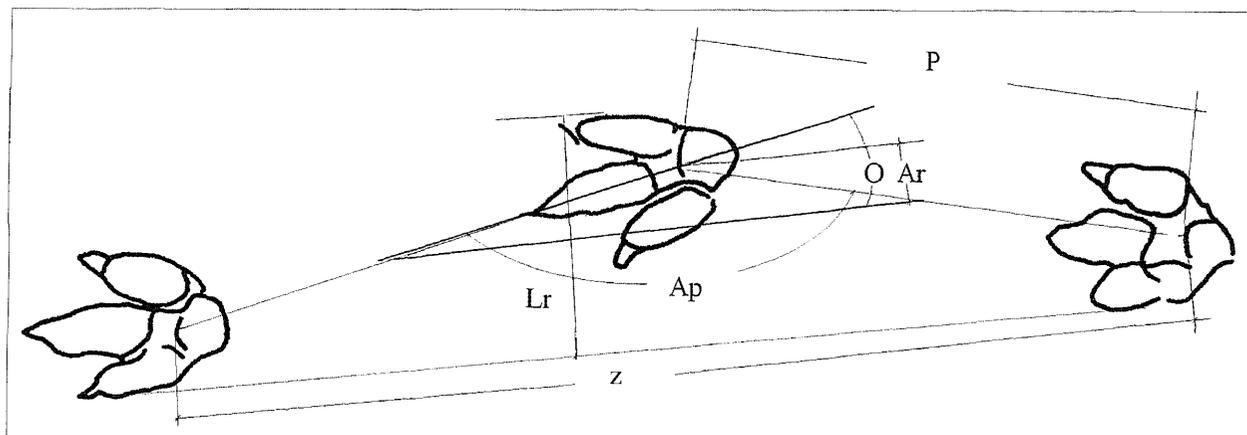


Figura 12. Propuesta de formas de medir un rastro.

2.2.4. ÍNDICES CUALITATIVOS Y CUANTITATIVOS.

Comprenden las relaciones morfométricas y las escalas hechas con ellas. Las pautas de separación en las escalas indican la pertenencia a distintos icnotaxones. Tanto para huellas (Tablas 2 y 3) como para rastros (Tablas 4 y 5). Una vez más, se resalta la importancia de considerar las huellas dentro del rastro al que pertenecen.

TABLA 2

(l-a)/a	Tipo de pie
<-0,5	Muy ancho
entre -0,5 y 0	Ancho
entre 0 y 1	Estrecho
> 1	Muy estrecho

TABLA 3

III/I	Carácter predominante
0,2	Ornithopoda
0,3	
0,5	
0,66	
0,75	Theropoda

TABLA 4

z/l	Extremidades
> 6	Delgadas
De 6 a 5,5	Normales
De 5,5 a 3	Gruesas
<3	Muy gruesas

TABLA 5

Ar/a	Tipo de rastro
< 0,5	Muy estrecho (sobre la línea media)
0,5	Estrecho (tangentes a la línea media)
0,5 - 1,5	Ancho
> 1,5	Muy ancho

2.3. CLASIFICACIÓN DE LOS ICNOGÉNEROS

Siguiendo los criterios expuestos, se han clasificado todos los icnogéneros definidos hasta la fecha incluyéndolos en los icnosubórdenes descritos. Como se aprecia en las tablas, se han agrupado por la edad a la que pertenecen. (Tablas 6 a 9). Algunos de los icnogéneros nombrados son sinónimos o están invalidados, pero se citan porque hay ejemplos de nombres que han sido abandonados y retomados de nuevo, más tarde, en la literatura. También tiene sentido su inclusión en las tablas porque se colocan en el icnoorden apropiado según el criterio defendido en este trabajo.

Los icnogéneros definidos en base a huellas que no son atribuibles a ninguna de las definiciones dadas o que comprenden icnoespecies asignables a más de una, se han clasificado como nomen dubium. El conjunto, teniendo en cuenta su distribución temporal, se muestra en la tabla 10.

3. CONCLUSIONES

El establecimiento de criterios discriminantes para clasificar y nombrar huellas de dinosaurio se encuentra con los problemas de:

- la similitud de icnitas pertenecientes a grupos animales diferentes
- la diferencia morfológica de icnitas pertenecientes al mismo género de dinosaurios.

Dada la imposibilidad de relacionar en la mayoría de los casos la huella y el organismo productor, la clasificación de las pisadas tiene que ser totalmente independiente de la de los dinosaurios que las producen. Cuando la impresión de características anatómicas distintivas es perfecta, o que, mediante algún tipo de observación, se tengan argumentos claros para una identificación del organismo, se podrán establecer correlaciones firmes entre huellas y animales con precisión de género. Hay que indicar con claridad las que son estructuras representativas de las características anatómicas del pie y las correspondientes a estructuras de deformación que acompañan a las pisadas.

Al aplicar criterios morfológicos y numéricos en la clasificación de las pisadas fósiles, se refuerza la opinión de que hay que prescindir de la equiparación de las huellas con los grupos animales. Es una conclusión aceptada hoy en día, por todos los investigadores del campo de la paleoicnología de dinosaurios. Son bien conocidos los ejemplos en que una misma huella se ha atribuido a terópodos y a ornitópodos. El grado de aproximación por lo tanto, no permite distinguir, al menos en ciertos casos, ni a nivel taxonómico de suborden.

Dado que no todas las icnitas son clasificables pues tienen componentes impresos ajenos a la forma de los pies, las clasificaciones hechas sobre una sola icnita deben tomarse con mucho cuidado. Cabe suponer que

TABLA 6

<i>Triásico superior – Jurásico inferior</i>	
Theropoda	<p><i>Aetonychopus, Anatrissauropus, Bosiutrissauropus, Deuterotrissauropus, Mafatrissauropus, Masitissauropus, Masitissauropodiscus, Masitissauropus, Moyenisauropus, Neotrissauropus, Plastrissauropus, Prototrissauropodiscus, Prototrissauropus, Pseudotrissauropus, Qemetrissauropus, Seakatrissauropus, Senqutrissauropus, Trichistolopus, Trissaurodactylus, Trissauropodiscus, Tritotrissauropus,</i> (Ellenberger 1972, 1974)</p> <p><i>Agialopus</i> (Branson et al., 1933)</p> <p><i>Anatopus, Saltopoides, Talmontopus,</i> (Lapparent et al., 1967)</p> <p><i>Anchisauripus, Stenonyx,</i> (Lull, 1904)</p> <p><i>Anomoepus</i> (Hitchcock, 1848)</p> <p><i>Apatichnus, Gallator, Hyphepus, Selenichnus, Tarsodactylus</i> (Hitchcock, 1858)</p> <p><i>Argoides, Eubrontes,</i> (Hitchcock, 1845)</p> <p><i>Atreipus</i> (Olsen et al., 1986)</p> <p><i>Coelurosaurichnus</i> (Huene, 1941)</p> <p><i>Dilophosauripus, Hopiichnus, Kayentapus</i> (Welles, 1971)</p> <p><i>Gigandipus</i> (Hitchcock, 1855)</p> <p><i>Jeholosauripus</i> (Yabe et al., 1940)</p> <p><i>Otouphepus</i> (Cushman, 1904)</p> <p><i>Paracoelurosaurichnus, Schizogallator, Youngichnus, Zhengichnus,</i> (Zhen et al., 1986)</p> <p><i>Tridactylus</i> (Brion et al., 1981)</p>
Ornithischia	<p>Ornithopoda</p> <p><i>Gregaripus</i> (Weems, 1987)</p> <p><i>Paratrissauropus</i> (Ellenberger, 1972)</p>
Sauropoda	<i>Agrestipus</i> (Weems, 1987)
(Prosauropoda)	<i>Kalosauropus, Paratetrissauropus, Pentasauropus, Pseudotetrissauropus, Rotadactylopus, Sauropodopus, Tetrissauropus,</i> (Ellenberger, 1972)

TABLA 7

<i>Jurásico</i>		
Theropoda	<i>Carmelopodus</i> (Lockley et al., 1998) <i>Changpeipus</i> (Young, 1960) <i>Delatorrichnus</i> , <i>Wildeichnus</i> , (Casamiquela, 1964) <i>Hispanosauropus</i> (Mensink et al., 1984) <i>Jialingpus</i> (Zhen et al., 1983) <i>Komlosaurus</i> (Kordos, 1983) <i>Lapparentichnus</i> (Haubold, 1971) <i>Megalosauripus</i> (Lockley et al., 1996) <i>Shensipus</i> (Young, 1966) <i>Taupezia</i> (Delair, 1962)	
Ornithischia	Ornithopoda	<i>Sinoichnites</i> (Kuhn, 1958) <i>Iguanodon</i> Dollo 1905
	Tyreophora (Stegosauria)	<i>Stegopodus</i> (Lockley et al., 1998)
Sauropoda	<i>Breviparopus</i> (Dutuit et al., 1980) <i>Brontopodus</i> (Farlow et al., 1989) <i>Deltapodus</i> (Whyte et al., 1993) <i>Elephantopoides</i> (Kaever et al., 1974) <i>Gigantosauropus</i> (Mensink et al., 1984) <i>Mirsosauropus</i> (Dzhililov et al., 1987) <i>Parabrontopodus</i> (Lockley et al., 1994)	

TABLA 8

<i>Cretácico inferior</i>		
Theropoda	<i>Abelichnus</i> , <i>Bressanichnus</i> , <i>Defarrarichnum</i> , <i>Picunichnus</i> , (Calvo, 1991) <i>Bueckeburgichnus</i> (Kuhn, 1958) <i>Byakudansauropus</i> (Azuma et al., 1991) <i>Columbosauripus</i> , <i>Irenesauripus</i> , (Sternberg, 1932) <i>Eutynichnum</i> (Nopcsa, 1923) <i>Filichnites</i> (Moratalla, 1993) <i>Ignotornis</i> (Mehl, 1931) <i>Kalohipus</i> (Fuentes et al., 1998) <i>Megalosauropus</i> (Colbert et al., 1967) <i>Moraesichnum</i> (Leonardi, 1979) <i>Ornithomimipus</i> (Sternberg, 1926) <i>Satapliasaurus</i> (Gabunija, 1951) <i>Therangospodus</i> (Lockley et al., 1998) <i>Theroplantigrada</i> (Casanovas et al., 1993a)	
Ornithichia	Ornithopoda	<i>Ablydaetylus</i> , <i>Gypsichnites</i> , (Sternberg, 1932) <i>Bonapartichnum</i> , <i>Limayichnus</i> , (Calvo, 1991) <i>Brachyguanodontipus</i> , <i>Iguanodonipus</i> (Moratalla, 1993) <i>Camptosaurichnus</i> (Casamiquela et al., 1968) <i>Caririchnum</i> (Leonardi, 1984) <i>Dinehichnus</i> (Lockley et al., 1998)

Ornithichia	Ornithopoda	<i>Gigantoshiraminesauropus</i> , <i>Kuwajimasauropus</i> , <i>Siraminesauropus</i> (Azuma et al., 1991) <i>Hadrosaurichnoides</i> (Casanovas et al., 1993b) <i>Iguanodon</i> (Dollo, 1905) <i>Iguanodontipus</i> (Sarjeant et al., 1998) <i>Sousaichnium</i> , <i>Staurichnium</i> , (Leonardi, 1979)
	Thyreopora (Ankylosauria)	<i>Tetrapodosaurus</i> (Sternberg, 1932) <i>Metatetrapodus</i> , (Ballesterdt, 1922a)
Sauropoda	<i>Brontopodus</i> (Farlow et al., 1989) <i>Hamanosauripus</i> , <i>Koreanosauripus</i> (Kim, 1986) <i>Iguanodonichnus</i> (Casamiquela et al., 1968) <i>Neosauropus</i> (Antunes, 1976) <i>Parabrontopodus</i> (Lockley et al., 1994) <i>Rotundichnus</i> (Hendricks, 1981) <i>Sauropodichnus</i> (Calvo, 1991)	

TABLA 9

<i>Cretácico superior</i>		
Theropoda	<i>Hadrosaurichnus</i> (Alonso, 1980) <i>Hunapus</i> (Zeng, 1982) <i>Ireneichnites</i> (Sternberg, 1932) <i>Macropodosaurus</i> (Zakharov, 1964) <i>Orcauichnites</i> (Llompart et al., 1984) <i>Salfitichnus</i> (Alonso et al., 1986) <i>Skartopus</i> (Thulborn et al., 1984) <i>Tyrannosauropus</i> (Haubold, 1971) <i>Tyrannosauripus</i> (Lockley et al., 1994) <i>Xiangxipus</i> (Zeng, 1982)	
Ornithischia	Ornithopoda	<i>Ornithopodichnites</i> (Llompart et al., 1984) <i>Wealdichnites</i> (Kuhn, 1958) <i>Wintonopus</i> (Thulborn et al., 1984)
	Ceratopsia	<i>Ceratopsipes</i> (Lockley et al., 1995) <i>Ligabueichnium</i> (Leonardi, 1984)
Sauropoda	<i>Brontopodus</i> (Farlow et al., 1989)	

la mayoría de icnogéneros determinados sobre una sola marca, han de ser revisados y probablemente eliminados. En el caso de rastreadas, según los criterios que se aportan en este trabajo, se definirá una «huella patrón» obtenida del examen de todas las icnitas componentes de cada rastro. La «huella patrón» se incluirá en el rango taxonómico permitido por el nivel de confianza.

No se deberían admitir los icnogéneros definidos a partir de figuraciones anteriores. El autor de un nuevo taxón debería aportar datos derivados de su conocimiento directo de la icnita.

En muchas de las icnitas, influyen de tal manera los elementos ajenos a la anatomía de los autopodios que es necesario aclarar suficientemente que la forma responde a la del pie y que:

TABLA 10

	<i>Nomina dubia</i>
Triásico - Jurásico inf	<i>Anticheiropus</i> (Hitchcock, 1865) <i>Corvipes</i> , <i>Plesiornis</i> (Hitchcock, 1858) <i>Eupalamopus</i> (Hay, 1902) <i>Episcopopus</i> (Ellenberger, 1972) <i>Harpedactylus</i> , <i>Lagunculapes</i> <i>Platypterna</i> , <i>Polemarchus</i> , <i>Sillimanius</i> , <i>Steropoides</i> , (Hitchcock, 1845) <i>Otozoum</i> (Hitchcock, 1847) <i>Rigalites</i> (Huene, 1931) <i>Saurichnium</i> , <i>Tetrapodium</i> (Gürich, 1926) <i>Saurischnichnus</i> (Huene, 1941) <i>Swinertonichnus</i> (Sarjeant, 1967) <i>Tarsoplectrus</i> (Lull, 1904) <i>Trihamus</i> (Hitchcock, 1865) <i>Typopus</i> (Hitchcock, 1844) <i>Xiphopezia</i> (Hitchcock, 1848)
Jurásico	<i>Navahopus</i> (Baird, 1980) <i>Kuangyuanpus</i> (Young, 1943) <i>Laiyangpus</i> (Young, 1960) <i>Saltosauropus</i> (Bernier et al., 1984) <i>Sarmientichnus</i> (Casamiquela, 1964) <i>Koupichnus</i> (Nopcsa, 1923) <i>Yangtzeopus</i> (Young, 1960)
Cretácico inferior	<i>Dakotasaurus</i> (Branson et al., 1933) <i>Dinosauripodes</i> (Strevell, 1932) <i>Struthopus</i> , (Ballesterdt, 1922b)
Cretácico superior	<i>Taponichnus</i> , <i>Telosichnus</i> , (Alonso et al., 1986)

- no se trata de calcos («undertracks» o «ghost marks») ni de subhuellas (o segmentos de una capa superior, que se ajustan a la forma de la «planta» del pie, embutidos varios niveles más abajo, García-Ramos, com pers.)

- no ha habido estructuras de deformación del barro (caídas hacia el interior, arrastre, etc.) relacionadas o no con las fases de la pisada.

4. BIBLIOGRAFÍA

- Antunes, M. T., 1976. Dinossaurios eocretácicos de Lagosteiros. *Cienc. Terra*. Univ. Nova Lisboa, (1), 1-35.
- Alonso, R. N., 1980. Icnitas de dinosaurios (Ornithopoda, Hadrosauridae) en el Cretácico superior del norte de Argentina. *Act. Geol. Lill.*, (15-2), 55-63.
- Alonso, R. N., Marquillas, R., 1986. Nueva localidad con huellas de dinosaurios y primer hallazgo de huellas de aves en la Formación Yacoraite (Maastrichtiano) del Norte argentino. *Act. Cuarto Congr. Paleont. Biostrat.*, (2), 33-41.

- Azuma, Y., Takeyama, K., 1991. Dinosaur footprints from the Tetori Group. Central Japan, research on dinosaur from the Tetori Group. *Bull. Fukui Pref. Mus.* (4), 33-51.
- Baird, D., 1980. A prosauropod dinosaur trackway from the Navajo Sandstones (Lower Jurassic) of Arizona. In L. L. Jacobs (ed). *Aspects of vertebrate history*. Mus. northern Arizona press. 219-230.
- Ballesterdt, M., 1922a., Über Schrecksaurier und ihre Füsspuren. *Kosmos*, (19), 77-80.
- Ballesterdt, M., 1922b., Zwei grose, zweizeige Fährten hochbeiniger Bipeden aus den Wealdensandstein bei Bückeburg. *Zeitschr. Deutsch geol. Ges.*, (73), 76-91.
- Bernier, P., Barale, G., Bourseau, J-P., Buffetaut, E., Demathieu, G., Gaillard, J-C., Gall, J-C., Wenz, S., 1984. Découverte de pistes de dinosaures sauteurs dans les calcaires lithographiques de Cérin (Kimmeridgien supérieur, Ain, France). Implications paléoécologiques. *Geobios*, (8), 177-185.
- Biron, P. E., Dutuit, J., M., 1981. Figurations sédimentaires et traces d'activité au sol dan le Trias de la formation d'Argana et de l'Ourika (Moroc). *Bull. Nat. d'Hist. Nat. Paris.* (4, C, 3), 399-427.
- Branson, E. B., Mehl, M. G., 1933. Footprints records from the Paleozoic amd Mesozoic of Missouri, Kansas and Wyoming. *Bull. Geol. Soc. Am.*, (43), 383-398.
- Bock, W., 1952. Triassic reptilian tracks and trends of locomotive evolution. *Jr. Pal.*, (26,3), 395-433.
- Buckland, W., 1824., Notice on the *Megalosaurus*, or great fossil lizard of Stonesfield. *Transact. Geol. Soc. London.* (2), 1-390-397.
- Calvo, J. O., 1991. Huellas de dinosaurios en la Formación Rio Limay (Albiano-Cenomaniano ¿?) Picun Leufu, Provincia de Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda-Theropoda). *Ameghiniana.* (28), 241-258.
- Casamiquela, R. M., 1964. *Estudios Icnológicos*. Gobierno de la provincia de Río Negro. 229p.
- Casamiquela, R. M., Fasola, A., 1968. Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico inferior del Colchagua (Chile). *Publ. Dep. Geol. Univ. Chile*, (30), 1-24.
- Casanovas, L., Ezquerra, R., Fernandez, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J., Torcida, F., 1993a. Icnitas digitígradas y plantígradas en el afloramiento de El Villar-Poyales (La Rioja, España), *Zubía.* (mon, 5), 135-163
- Casanovas, L., Ezquerra, R., Fernandez, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J., Torcida, F., 1993b. Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site (Igea, La Rioja. Spain). *Revue de Paléobiologie.* (7), 29-36.
- Casanovas, L., Ezquerra, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V., Torcida, F., 1995. Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja. España). *Zubía.* (13), 83-101.
- Colbert, E. H., Merrillees, D., 1967. Cretaceous dinosaur footprints from western Australia. *J.R. Soc. W. Austr.*, (50,1), 21-25.
- Cushman, J. A., 1904. A new foot-print from the Connecticut valley. *The American Geologist.* (33), 154-156.
- Delair, J. B., 1962. Notes of Purbeck fossilfootprints of two hithero unknown forms from Dorset. *Proc. Dorset Nat. Hist. and Arch. Soc.*, (84), 92-100.
- Demathieu, G., 1970. Les emprentes de pas de Vertébrés du Trias de la bourde nord-est du Massif Central. Cahiers de Paléontologie du C.N.R.S. Paris. *Edition d'un mémoire de thèse de Doctorat d'Université soutenue à la Faculté des Scienses de Dijon en 1967.* 1-219.
- Demathieu, G., 1986. La notion d'ichnogenre dans le domaine de la palichnologie des Vertébrés. *Bull. Sci. Bourgogne.*, (39), 61-69.
- Demathieu, G., 1990. Problems in discriminaton of tridactyl dinosaur footprints, exemplified by the Hettangian trackways, the Causses, France. *Ichnos*, (1), 97-110.
- Dollo, L., 1905. Les allures des Iguanodons, d'après les empreintes des pieds et de la queue. *Bull. Sci. France*

- Belg.*, (40, ser. 5,9), 1-12.
- Dutuit, J. M., Ouazzou, A., 1980. Découverte d'une piste de dinosaure sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut Atlas marocain). *Mem. Soc. Geol. Fr.*, (139), 95-102.
- Dzhalilov, M. R., Novikov, V. P. eds., 1987. *Fossil traces of life within Central Asia*. Field Excur- Guide book of the Nation. Seminar. Donish Publications. Dusham. Tadjikistan, 56 pp.
- Ellemerger, P., 1972. Contribution a la classification de pistes de vertebres du Trias: les types de Stormberg d'Afrique du Sud (I). *Paleovertebrata*, (mem. extr.), 1-170.
- Ellemerger, P., 1974.- Contribution a la classification des pistes de vertebres du Trias: les types du Stormberg d'Afrique du Sud (Iieme partie: le Stromberg superieur). I Le biome de la zone B1 au niveau de moyeni: ses biocenosis). *Palaeovertebrata*, (Mem. Extr.), 1-170.
- Farlow, J. O., Pittman, J. G., Hawthorne, J. M., 1989. *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous sauropod footprints from the U.S. Gulf coastal plain. In *Dinosaur Tracks and Traces*, Guillette, D. D. y Lockley, M. G. eds. Cambridge Univ. Press. 371-394.
- Fuentes, C., Mejjide, M., 1998. Icnitas de dinosaurios terópodos en el Weald de Soria (España). Nuevo icnogénero *Kalohipus*. *Estudios Geol.* (54), 147-152.
- Gabunija, L., 1951. Huellas de dinosaurio en el Cretácico Inferior de Georgia. *Doklady Akad. Nauk, SSSR* (81), 917-919.
- Gatesy, S. M., Middleton, K. M., Jenkins, F. A., Shubin, N. H., 1999. Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaur. *Nature*. (339), 141-144.
- Gürich, G., 1926. Über Saurier-Fährten aus dem Etjo-Sandstein von Südwestafrika. *Paläont. Z.*, (8), 112-120.
- Haubold, H., 1971. *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Kuhn, O. ed. 124p.
- Hay, O. P., 1902. Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. *Bull. U.S. geol. Surv.* (179), 868 p. (538-553)
- Hendricks, A., 1981. Die Saurierfährte von Münchenhagen bei Rehburg Loccum (NW-Deutschland). *Abhandlungen aus dem Landesmuseum Naturk. Münster Westfalen*, (43, 2), 1-22.
- Hitchcock, E., 1844. Report on ichnolithology, or fossil footmarks, with a description of several new species, and the coprolites of birds, from the valley of the Connecticut river, and a supposed footmark from the valley of Hudson river. *Am. J. Sci. and arts*, (47), 492-322.
- Hitchcock, E., 1845. An attempt to name, classify, and describe, the animals that made the fossil footmarks of New England. [Abs]. *Proc. 6th annual meeting assoc. Amer. Geologists and naturalists*, New Haven. 23-25
- Hitchcock, E., 1847. Description of two new species of fossil footmarks found in Massachusetts and Connecticut, or, of the animals that made them. *Amer. Jour. Sci. and Arts*. (ser 2, 4), 46-57.
- Hitchcock, E., 1848. An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and specially of New England. *Mem. Ame. Acad. Arts and Sci.* (ser new, 3), 129-256.
- Hitchcock, E., 1855. Shark remains from the coal formation of Illinois, and bones and tracks from the Connecticut river sandstone. *Amer. Jour. Sci. and arts. Ser. 2* (20), 416-417.
- Hitchcock, E., 1858. *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footmarks*. Boston, Mass.: Wm. White, 1-220. Natural Sciences of America Reprint. Boston. W. White, 220p.
- Hitchcock, E., 1865. *Supplement to the Ichnology of New England*. A report to the Government of Massachusetts in 1863, C.H. Hitchcock ed., 1-96.
- Hitchcock, C. H., 1889. Recent progress in ichnology. *Proc. Boston soc. nat. Hist.* (24), 117-127.

- Huene, F., 1931. Die fossilen Fährten im Rhät von Ischigualasto in Nordwest-Argentinien. *Palaeobiologica*, (4), 99-112.
- Huene, F., 1941. Die Tetrapoden-Fährten im Toskanischen Verrucano und ihre Bedeutung. *Neues Jb. Min. Geol. Pal.*, (86), 1-34.
- Kaever, M., Lapparent, A. F., 1974. Les traces de pas de dinosaures du Jurassique de Barkhausen (Basse Saxe, Allemagne). *Bull. Soc. Geol. Fr.*, (7, XVI), 516-525.
- Kim, H.M., 1986. New Early Cretaceous dinosaur tracks from Republic of Korea. In 1st Inter. Symp. *Dinosaur Tracks Traces*. Guillette, D.D. ed., p.17.
- Kordos, L., 1983. Major finds of scattered fossils in the palaeovertebrate collection of the Hungarian Geological Institute. *Comunicat. 8.M. All. Földtani. Intézet Evi Jelentése Az 1981*. 503-511.
- Kuhn, O., 1958. *Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien*. Ed. Bamber, Meisenbach., 1-64.
- Lapparent, A. F., Montenat, Ch., 1967. Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée). *Mem. Soc. Geol. Fr.*, (XLVI, 2, 107), 1-44.
- Leonardi, G., 1979. Nota preliminar sobre seis pistas de dinosaurios Ornithischia da Bacia do Rio de Peixe em Sousa, Paraíba, Brasil. *Anais Acad. bras. Cienc.*, (51), 501-516.
- Leonardi, G., 1984. Le impronte fossili di dinosauri. En Bonaparte, J. F. et al., «*Sulle orme dei dinosauri*», Venezia, Erizzo, 333.
- Leonardi, G., 1987a. Os dados numéricos relativos às pistas (e suas pegadas) das icnofaunas dinosaurianas do Cretáceo inferior da Paraíba, e sua interpretação estatística. *Anais do X congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro*. 377-444.
- Leonardi, G., (ed.) 1987b. *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*, Dep. Nac. Prod. Miner., Brasília. 117pp.
- Leonardi, G., 1994. *Annotated Atlas of the South America Tetrapod Footprints (Devonian to Holocene) with an Appendix on Mexico and Central America*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Brasília. 248pp.
- Llompart, C., Casanovas, M. L., Santafe, J. V., 1984. Un nuevo yacimiento de icnitas de dinosaurios en las facies garumnienses de la Conca de Tremp (Lérida, España). *Act. Geol. Hisp.*, (19, 2), 143-147.
- Lockley, M. G., Farlow, J. O., Meyer, C. A., 1994. *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia* (10), 135-145.
- Lockley, M. G., Hunt, A. P., 1994. A track of the giant theropod dinosaur *Tyrannosaurus* from close to the Cretaceous/Tertiary boundary, northern New Mexico. *Ichnos*. (3), 231-318.
- Lockley, M. G., Hunt, A. P., 1995. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the Western United States*. Columbia University Press. 337pp.
- Lockley, M. G., Hunt, A. P., Paquette, M., Bilbey, S. A., Hamblin, A., 1998. A dinosaur tracks from the Varmel Formation, northeastern Utah: implications for middle Jurassic paleoecology. *Ichnos*. (5), 255-267.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A., Moratalla, J. J., 1998. *Therangospodus*: trackway evidence for the widespread distribution of a Late Jurassic theropod with well-padded feet. *Gaia*. (15), 339-353.
- Lockley, M. G., Meyer, C., Santos, V. F., 1996. *Megalosauripus*, *Megalosauropus* and the concept of Megalosaur footprints. En *Continental Jurassic Symposium Volume*. Morales, M. ed. Mus. Northern Arizona. (60), 113-118.
- Lockley, M. G., Santos, V.F., Meyer, C. A., Hunt, A. P., 1998. A new dinosaur tracksite in the Morrison Formation, Boundary Butte, Southeastern Utah. In Upper Jurassic Morrison Formation: an interdisciplinary study. Carpenter, K., Chure, D. y Kirkland, J. *Modern Geology*. (23), 317-330.
- Lull, R. S., 1904. Fossil footprint of the Jura - Trias of North America. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.* (5), 461 - 557.
- Lull, R. S., 1915. Triassic life of the Connecticut Valley. *Com. State Geol. and Nat. Hist. Surv. Bull.*, (24), 1-285.

- Lull, R. S., 1953. Triassic life of the Connecticut Valley (revised). *Com. State Geol. and Nat. Hist. Surv. Bull.* (81), 1-336.
- Mantell, G. A., 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* (115), 179-186.
- Matsukawa, M., Futakami, M., Lockley, M. G., Peiji, CH., Jinhua, CH., Zhenyao, C., Bolotsky, U. L., 1995. Dinosaur footprints from the Lower Cretaceous of eastern Manchuria, Northeastern China; implications for the recognition of an ornithopod ichnofacies in East Asia. *Palaios.* (10), 3-15.
- Mehl M. G., 1931. Additions to the vertebrate record of the Dakota Sandstone. *Am. Jr. Sci.* (21), 441-452.
- Meijide, F., Fuentes, C., Meijide, M., 2001. Primeras huellas de saurópodos en el Weald de Soria (España). *Parabrontopodus distercii*, nov. ichnoesp. *I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno.* 407-416.
- Mensink, H., Mertmann, D., 1984. Dinosaurier-Fährten (*Gigantosauropus asturiensis* n.g.s., n.sp.; *Hispanosauropus hauboldi* n.g. n. sp.) im Jura Asturiens bei La Griega und Ribadesella (Spanien). *Neues Jb. Geol. Pal. Mh.*, (7), 405-415.
- Moratalla, J. J., 1993. *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. Ined.
- Nopcsa, F. B., 1923. Die Familien der Reptilien. *Forsch. Geol. Palaont.*, (2), 1- 210.
- Olsen, P. E., Baird, D., 1986. The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy. In *The Beginning of the Age of Dinosaurs*, Padian, K. ed. Cambridge Univ. Press. 61-87.
- Pérez-Lorente, F., 2001. *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja. Apuntes para los cursos y campos de trabajo de verano.* Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja Ed. 227pp.
- Pérez-Lorente, F., 2002a. Huellas de dinosaurio en el Cretácico de España. En *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España.* Ed. F. Pérez-Lorente. Resúmenes, p.41.
- Pérez-Lorente, F., 2002b. Aportaciones de los yacimientos de la Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España). En *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España.* Ed. F. Pérez-Lorente. Resúmenes, p.43.
- Peterson, W., 1924. Dinosaur tracks and the roofs of coal mines. *Nat. Hist. N. Y.* (24), 388-391.
- Sarjeant, W. A. S., 1967., Fossil footprints from the Middle Triassic of Nottinghamshire and Derbyshire. *Mercian Geologist.* (2), 327-341.
- Sarjeant, W. A. S., 1970. Fossil footprints from the middle Triassic of Nottinghamshire and the middle Jurassic of Yorkshire. *Mercian Geol.* (3), 269-282.
- Sarjeant, W. A. S., 1989. «Ten paleoicnological commandments»: a standardised procedure for the description of fossil vertebrate footprints. En *Dinosaur Tracks and Traces.* D.D.Gillette y M.G.Lockley eds. Cambridge Univ. Press, 369-370.
- Sarjeant, W. A. S., Delair, J.B., Lockley, M.G., 1998. The footprints of *Iguanodon*: a history and taxonomic study. *Ichnos.* (6), 183-202.
- Sarjeant, W. A. S., Kennedy, W. J., 1973. Proposal of a code for the nomenclature of trace-fossils. *Can. J. Earth Sc.* (10), 460-475.
- Sternberg, C. M., 1926. Dinosaur tracks from the Edmonton Formation of Alberta. *Bull. Can Geol. Surv.* (44, geol. serv. 46), 85-87.
- Sternberg, C. M., 1932. Dinosaur tracks from Peace River, British Columbia. *An. Rep. Natn. Mus. Canada.* (1930, 68), 59-85.

- Strevell, C. N., 1932. *Dinosauripodes*. Desert News. Salt Lake City. 16pp.
- Thulborn, R. A., 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall. 1-410.
- Thulborn, R. A., Wade, M., 1984. Dinosaurs trackways in the Winston Formation (mid-Cretaceous) o Queensland. *Memoirs Qd. Muss.* (21,2), 413-517.
- Weems, R. E., 1987. A Late Triassic footprint fauna from the Culpeper Basin Northern Virginia (U.S.A.) *Trans. Am. Philosophical Soc.* (77, 1), 1-79.
- Weems, R. E., 1992. A re-evaluation of the taxonomy of extensive statistical data from a recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia. En P.C. Sweet ed. *Proceedings 26th forum on the geology of industrial minerals*. Virginia Division of Mineral Resources Publications. (119), 113-127.
- Welles, S. P., 1971. Dinosaur footprint from the Kayenta Formation of northern Arizona. *Plateau*. (44), 27-31.
- Whyte, M.A., Romano, M., 1993. Footprints of a sauropod from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Proceeding of the Geological Association*. (104), 195-199.
- Yabe, H., Inai, Y., Shikima, T., 1940. Huellas de dinosaurio encontradas cerca de Yangshan, Chinchou Manchoukou. *Jr. Geol. Soc. Japan*. (47), 169-170.
- Young, C. C., 1943. Note on some fossil footprints in China. *Bull. Geol. Soc. China*. (13), 151-154.
- Young, C. C., 1960. Huellas de dinosaurio en China. *Vertebrata Palasiatica*. (4), 53-66.
- Young, C. C., 1966. Two footprints from the Jiaoping mine of Tungchuan, Shensi. *Vertebr. palasiat.* (10), 68-72.
- Zakharov, S. A., 1964. Sobre un dinosaurio cenomaniense cuyas huellas se han encontrado en el valle del río Shirkent. In V.M. Reiman (ed.) «*Paleontology of Tadzhikistan*» Rusia. 31-35.
- Zeng, X., 1982. *Fossil handbook of Hunan Province*. Geology Bureau of Hunan Province.
- Zhen, S., Li, J., Rao, C., 1986. Dinosaur footprints of Jinnig. *Mem. Beijing Nat. Hist. Mus.* (33), 1-19.
- Zhen, S., Li, J., Zhen, B., 1983. Dinosaur footprints of Yuechi, Sichuan. *Mem. Beijing Nat. Hist. Museum*. (25), 1-19.