

ESTUDIOS ICNOLOGICOS

ANALISIS DE «ORCHESTEROPUS ATAVUS» FRENGUELLI
Y UNA FORMA AFIN, DEL PALEOZOICO DE LA ARGENTINAPOR RODOLFO M. CASAMIQUELA¹

ABSTRACT

Ichnological Studies. Analysis of *Orchesteropus atavus* Frenguelli and a related form of the Argentine Paleozoic. — A rich lot of new materials of *O. atavus*, ichno-species originally interpreted as a primitive Amphibian by Frenguelli (1950), from supposed infracarbonic beds of San Juan Province, are presented. A single slide with some tracks of a related form, from Santa Cruz Province, found in beds thought to be upperdevonian in age, is also described. After a short discussion on geological aspects, the author studies the ichnites from both, the objective and the theoretical viewpoints, and makes a final analysis of the interpretative and taxinomic problems arising by the aberrant form. Though Frenguelli's or a similar interpretation can not be discarded, specially because of the morphology of the tracks themselves (prescinding of the theoretical analysis of the trackways and reconstructed gait), Casamiquela is rather inclined to think that the author of the traces is an invertebrate — an aberrant representative of the arthropodal group of the *Xiphosura*. Finally, the biological, ecological (and correlatively sedimentological and paleogeographical) and geo-paleontological interest of these materials is emphasized.

I. PALABRAS PREVIAS

El presente trabajo, realizado como uno de los temas del contrato que me vincula con la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, está destinado a analizar, con la mayor profundidad posible

¹ División Paleontología Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas.

para un vertebradólogo, el apasionante problema creado desde hace ya quince años por el hallazgo de *Orchesteropus*, icnogénero erigido por Frenguelli sobre la base de una rastrillada aislada del Carbónico Inferior de San Juan (1950).

A dicho material tipo, que se conserva en las colecciones de la Cátedra de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de Buenos Aires (y que pude estudiar y fotografiar gracias a la gentileza de la Dra. Castellaro y del Dr. Camacho), hay que agregar hoy una soberbia colección, de poco menos de un centenar de lajas, reunida en la misma área de la localidad tipo por la expedición del Instituto Miguel Lillo de Tucumán (en 1963), que integraban los paleontólogos Bonaparte y Herbst y los preparadores Vince y Scaglia. Además, algunas pocas muestras con rastrilladas mal conservadas, de la misma área, que me fueran cedidas para su análisis por su recolector, el Dr. Furque (depositadas en el Instituto Nacional de Geología y Minería), y, en fin, una última laja, portadora de un par de impresiones aisladas de la pisada de una forma muy afín a la anterior, aunque de mayor talla, que procede esta vez, según toda probabilidad, del Devónico Superior (de Santa Cruz, Patagonia). Me fue ofrecida y facilitada gentilmente para su estudio por el doctor Shaub —su recolector—, de "Shell, Compañía Argentina de Petróleo". Mi agradecimiento a todos los nombrados ha de hacerse extensivo a las personas del Dr. Pascual, jefe de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata, con quien pude discutir los aspectos teóricos más profundos del problema, y en el mismo sentido otra vez a Bonaparte y Herbst y al técnico señor Fernández Larrañaga, del Laboratorio de Paleontología Vertebrados del Instituto Miguel Lillo de Tucumán, en donde se realizaron algunas experiencias útiles sobre la marcha de anuros actuales. En fin, al Dr. Seilacher, eminente especialista en paleo-icnología de invertebrados, del Instituto de Geo-paleontología de Tubinga (Alemania Occidental) ² y al geólogo Dr. Giussani, de Milano, con quienes discutí en ese país los últimos problemas; a los petrógrafos Dr. Teruggi, actual decano, y Andreis, de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, y Bossi, del Instituto Lillo; al señor O'Donell, fotógrafo de dicho instituto, a quien debo la serie de fotografías de los materiales sanjuaninos; al personal del Laboratorio de Fotografía del Museo de

² Adonde pude viajar con un subsidio otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la Argentina.

La Plata, en donde se obtuvieron las restantes; por último a los directores del citado instituto geopaleontológico alemán, Dr. Schindewolf y Dr. Seilacher, al geólogo Dr. Wiedman (ídem), y al personal de las bibliotecas de ambas instituciones, en la última de las cuales el presente trabajo adquirió su forma definitiva.

II. INTRODUCCION

A pesar de la considerable dedicación que normalmente merecen las pisadas fósiles paleozoicas, objeto de estudios de notable profundidad en algunos casos, y a pesar del inmenso interés teórico que supone la supuesta presencia de anfibios especializados en el Carbónico Inferior, nadie se ocupó —de acuerdo con mi información— de manera crítica con la singularísima rastrillada sobre la que Frenguelli creara en 1950 su *Orcheateropus atavus*, atribuida por él a un anfibio aberrante. Reig, no obstante (1957), comentó el hallazgo —siempre desde el mismo punto de vista— en la introducción de su trabajo sobre *Notobatrachus degiustoi*, anuro primitivo del Mesojurásico de la Patagonia, y yo lo seguí algunos años después (1961). Pero fue durante la elaboración de otro trabajo, dedicado al estudio de un rico conjunto de pisadas, precisamente procedentes de capas de la misma zona y la misma edad —parcialmente— que *Notobatrachus* (Casamiquela, 1964), que me interesé verdaderamente por el problema y me decidí a reanalizar la muestra publicada por Frenguelli. Aunque mis conclusiones difirieron en dos o tres puntos de aquellas del autor nombrado, y aún las completaron, por ejemplo en cuanto al número de dedos (cinco para Frenguelli y sólo tres para mí) y a la presencia, no observada por él, de surcos producidos por arrastre de las extremidades posteriores; a pesar de eso, digo, hube de convenir, sobre la base de tan magro material, en la interpretación del sabio paleontólogo italiano. Sucintamente, Frenguelli imaginaba a un pequeñísimo anfibio que marchaba a saltos sobre tierra firme y que, no habiendo aún alcanzado el dominio de una técnica de marcha tan compleja, necesitaba en cada ATERRIZAJE recuperar el equilibrio perdido por el impulso del salto, lo que conseguía por medio de la anteposición del pie (en realidad sólo un dedo) en el suelo. Obsérvese un instante la rastrillada de la fotografía n° F.C.N. 2624, que es la analizada por Frenguelli, y se apreciará el porqué de esta interpretación y, correlacionadamente, la agudeza analítica de que el

autor —no especialista en pisadas fósiles en absoluto— hacía gala al ensayarla. Por cierto, sobre tal premisa descartó Frenguelli de manera casi tácita la eventual atribución de las impresiones a un invertebrado, y hay que reconocer que ante la rastrillada *sui generis* de *Orchesteropus* y la unitariedad del material, la omisión era perfectamente explicable. Incluso volví a cometerla personalmente luego del descubrimiento de una rastrillada con impresiones de pisadas superpuestas en el conjunto del Instituto Miguel Lillo, hecho que parecía hablar de manera incontrovertible de una forma particular de galope terrestre. En fin. Lo cierto es que hoy, reconsiderados todos los puntos de vista, veremos como, si bien la interpretación con aquel enfoque sigue en vigencia, es posible igualmente la otra, es decir, la atribución eventual a un invertebrado. Y esta última se hace, incluso, a la luz de consideraciones complementarias (de las cuales la más importante es la morfología de las pisadas en sí) más probable y lógica. Porque no olvidemos tampoco que una de las formas en estudio pertenece presumiblemente al Devónico Superior!, es decir, prácticamente al mismo momento en que se desarrollaban en el mundo los primeros anfibios PISCIFORMES, según los conocidos hallazgos de Groenlandia.

Reservas de esta clase, a pesar de mi íntimo convencimiento de encontrarnos frente a un anfibio por aquel entonces, hicieron que en la presentación del nuevo, magnífico conjunto de materiales del Instituto Miguel Lillo (estudiado allí por expresa invitación del propio Bonaparte), durante las Segundas Jornadas Geológicas Argentinas realizadas en la ciudad de Salta en 1963, tratara de asegurar por medio de consultas directas a los numerosos geólogos presentes la antigüedad infracarbonífera de dichos materiales. Al cabo de mi exposición se produjo el ofrecimiento del Dr. Schaub, comentado, de una laja con pisadas procedentes de la Patagonia y esta vez fechada con polen, dentro de los límites relativamente estrechos del Devónico Superior y Carbónico Inferior, de modo que mis últimas reservas quedaron vencidas. Así, comuniqué sobre idénticas premisas poco tiempo después al nuevo hallazgo patagónico de referencia (*vide* Casamiquela, 1964), todavía más sensacional que el anterior.

A pesar de todo, y de la total ausencia de ARGUMENTOS en contrario durante dichas presentaciones preliminares, no me decidí a publicar el anunciado trabajo definitivo sobre el tema hasta no agotar las últimas instancias de una interpretación invertebradológica (sugerida en especial por el parecido entre las pisadas aisladas de *Orchesteropus*,

y aquellas de presuntos Xifosuros del Devónico Superior de U.S.A. según veremos). La observación directa de pisadas atribuidas a Xifosuros en el Instituto y Museo de Geología y Paleontología de Tubinga y otras colecciones¹ (ya que tales materiales no existen en la Argentina, que yo sepa), y una nueva lectura, más detenida, de la bibliografía sobre los Xifosuros actuales (del género *Limulus*) me indicaron el camino de una nueva, última y muy seductora posibilidad de interpretación del andar tan aberrante de *Orchosteropus*: una forma particular de NATACIÓN. Pero veremos todo esto en detalle en el capítulo expresamente destinado al análisis de la forma en estudio.

Antes de entrar en él, vayan sintéticas consideraciones sobre la geología y edad de las capas con pisadas en San Juan y en Santa Cruz, en el noroeste y en el suroeste de la Argentina, respectivamente.

III. ASPECTOS GEOCRONOLOGICOS

1. YACIMIENTOS DE SAN JUAN.

Frenguelli (1950) se refiere a la muestra que contiene a la única rastrillada por él conocida, como a "una laja de pizarra gráfica de color gris plomizo oscuro" extraída de la base de los esquistos que forman el pequeño cerro Testigo, a cerca de un kilómetro del Calvario de Huachi. Es decir que ha sido extraída muy cerca de la localidad de donde procede la serie aquí estudiada (a tres kilómetros de El Calvario) según se avanza desde Pampa del Chañar, a unos 30 km al NW de Jáchal). Herbst y Bonaparte (*teste*) observaron una sucesión de lutitas oscuras bien estratificadas, inclinadas, de base invisible, y seguidas hacia arriba por areniscas gruesas grises y blanquecinas; aquéllas portan icnitas en varios niveles. Tanto Frenguelli como Bonaparte-Herbst recogieron además muestras de plantas; el primero a sólo 50 cm por arriba (?), de donde procede la laja. Se trata en este caso de *Adiantites robustus*, *Sphenopteridium cuneatum* y otras formas de la flora de *Rhacopteris*. Y en el otro, de *Lepidodendron* sp., *Rhacopteris* sp., *Calamites* sp. y *Neoggerathiopsis* sp.

Frenguelli opinó que dichos elementos señalaban la identidad de esa "flora" con aquella típica de los "estratos de Tupe" ("Tupense"

¹ En especial en la "Philosophisch-theologischen Hochschule" de Eichstätt (Alemania Occidental). Además pude observar largamente la locomoción de dichos animales en el "Oxotarium" que posee el Jardín Zoológico de Francfort.

auctorum), a la que asignaba una edad infracarbónica. Dichos estratos aparecen allí por debajo de otros marinos con *Syringothyris keideli* Harrington y otras especies de la "fauna" homónima¹.

Afortunadamente, un trabajo relativamente reciente de Volkheimer (1962) ha contribuido a arrojar mucha luz sobre el problema en consideración. Al ocuparse con el Paleozoico marino de la Precordillera se refiere al hallazgo de una "fauna marina con gasterópodos y *Septosyringothyris keideli* (Harr.) contenida en una arenisca gris pardusca de grano fino y cemento calcáreo" (Id., 101) y ubicada en el sinclinal de Pasleam (*vide* mapa de su trabajo) a 300 km al E de la cumbre del Mogote del Cordero, en las cercanías del Puesto Aguadita de Abajo, vinculado con Jáchal por huella de camión. Volkheimer (*ibid*) acompaña un perfil de la zona que estimo oportuno transcribir completo:

De abajo arriba:

"1. 200 m Capas basales del Carbónico. Se presentan en la ladera sur del Cerro La Cantera, prolongándose en el núcleo del Anticlinal del Potrerillo hacia el sur, donde desaparecen a pocos cientos de metros al NW del Cerro Alto, debido a la falla inversa. No se observó discordancia angular entre la base del Carbónico y las lutitas del Devónico, aunque es probable que exista, ya que el Devónico está plegado con más intensidad.

Litología.— En la base se encuentra un conglomerado fino, gris claro verdoso, con rodados de una cuarcita gris y pocos rodados de GNEIS. Siguen alternándose arenismas de grano medio y grueso, verdosas, areniscas de grano fino, blanco verdosas, algo calcáreas y bancos poco espesos (hasta de 1 m) de conglomerado, cuyos rodados de cuarcita gris y arenisma (devónica) alcanzan diámetros de hasta 10 cm (Cerro La Cantera). Siguen hacia arriba:

2. 40 m Lutitas gris oscuras, en parte algo areniscosas (arroyo La Montosa).

¹ Consultado personalmente sobre el problema, el Dr. Amos, geopaleontólogo de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de Buenos Aires, quien procede actualmente a la revisión crítica de varios de los elencos faunísticos de invertebrados de nuestro Carbonífero, me responde que aunque *oficialmente* nada ha variado con respecto a dicha asignación cronológica, correspondería en realidad realizar una redeterminación de los materiales.

3. 60 m Areniscas, en parte cuarcíticas, hasta cuarcita, grano medio y fino de color gris claro hasta amarillento con bancos de conglomerados oligomíticos, uno de los cuales de 3 m de espesor se encuentra en la base de este miembro y contiene rodados de granito de hasta 60 cm de diámetro (Cerro Alto).

4. 250 m Lutitas gris negruzcas con intercalaciones de capas delgadas de margas con estructura "cono en cono", niveles con nódulos de caliza y marga, capitas de arenisca de granulometría variada, sabulita y algunos niveles de hasta varios decímetros de espesor de conglomerados polimíticos en los cuales son frecuentes los rodados de caliza ordovícica. En la misma lutita gris negruzca hay rodados sueltos (diámetro de hasta 10 cm) mayormente de GRANITO.

5. 120 m Areniscas blanco-grisáceas, en algunas partes amarillentas, grano medio a fino, formando cornisa (Cerro Alto).

6. a) (abajo) 70 m Lutitas gris negruzcas, en parte areniscosas, alternando con capitas de arenisca fina y media y unas pocas de marga y arcilla margosa, gris negruzca. Hacia arriba aumentan las intercalaciones de arenisca.

En agua del Mariano se encontraron escasos restos mal conservados de *Rhacopteris*?

b) (arriba) 60 m Arenisca de grano fino y medio, en parte fuertemente entrecruzada, de color blanco verdoso. En algunos lugares con troncos fósiles (al E del Pto. Colorado).

7. a) (abajo) 4 m Brecha sedimentaria de matriz areniscosa fina, algo micácea, gris verdosa a gris. Predominan fragmentos de caliza ordovícica de hasta 1 m de diámetro; además hay fragmentos de una cuarcita gris (hasta 20 cm de diámetro) y de cuarzo (Agua del Burro). Es esta brecha un nivel guía sumamente constante.

b) (arriba) 15-20 m Lutitas negras, alternando con capas delgadas de marga y niveles con nódulos de marga. En el tercio superior predominan limolitas gris negruzcas (Agua del Burro).

8. Areniscas blanco amarillentas y lutitas con plantas fósiles:

a) (abajo) 10 m de arenisca blanca amarillenta, grano fino, medio y grueso; 7 m encima de la base, 50 cm de conglomerado fino (Agua del Burro).

b) Unos 60 m alternancia de areniscas blanco amarillentas, grano mediano a fino y de lutitas y limolitas grises y gris negruzcas con flora. En el lugar donde está marcado en el mapa "Puesto Figueroa",

y también a unos 200 m aguas arriba del Puesto la Montosa, se encontraron:

Rhacopteris ovata (Mac Coy) Walk

Calamites peruvianus Goth

Sphenopteris sp.

Eremopteris whitei Berry

c) (arriba) 35 m Arenisca de grano medio, en parte grueso, blanco amarillenta, parcialmente con estratificación entrecruzada.

9. Unos 35 m de areniscas mayormente de grano medio, alternando con lutitas areniscosas de color verde amarillento hasta gris pardusco. En una intercalación marina de pocos metros de espesor, la cual empieza con un conglomerado fino basal, se coleccionó la fauna arriba mencionada con:

Septosyringothyris keideli (Harr.)

Gasteropoda sp. et gen. indet.

10. Unos 200 m de areniscas, areniscas arcólicas y arcosas, mayormente de grano grueso, hasta conglomerádicas, con pocas intercalaciones delgadas de lutita color castaño rojizo y banquitos de caliza margosa gris. Los colores oscilan entre blanco, blanco amarillento (sobre todo hacia abajo), pardo, pardo rojizo y pocas intercalaciones de areniscas arcólicas rojas”.

(Siguen capas pérmicas)

Pero lo interesante para nuestro caso es que, aunque no aparece expresamente consignado en dicho perfil, Volkheimer (*teste*) halló igualmente rastros de *Orchosteropus* en las lutitas notadas como 7 b), es decir, por debajo de la “fauna con *Septosyringothyris*”.

En cuanto a la edad, Volkheimer atribuye a dicho elenco una edad infracarbónica, y lo cierto es que hasta aquí tampoco hablan en contra de dicha atribución los elementos florísticos, en especial la presencia de *Eremopteris whitei* Berry.

2. YACIMIENTO DE SANTA CRUZ.

El fragmento de laja que porta las pisadas de nuestro interés fue coleccionado personalmente por el Dr. † H. P. Schaub (ex Gerente de Exploración y Producción de Shell Cía. Arg. de Petróleo), su donante, “entre las estancias El Bolsón y La Federica, lago San Martín, Santa Cruz”, y de acuerdo con sus propias observaciones procede

geológicamente de los llamados "Esquistos del Lago San Martín" o "de la Bahía de la Lancha".

Se trata, como es sabido, de un complejo de esquistos viejos que asoma en el área comprendida entre los lagos San Martín y Buenos Aires y que "en la Bahía de La Lancha se compone de capas y bancos (desde algunos centímetros a más de 1 m de espesor) de areniscas cuarcíticas gris claras, que alternan con pizarras arcillosas, a veces con transición a esquistos filíticos grises y gris oscuros, enderezados o caprichosamente replegados, pero con rumbo predominante NW-SE, o sea netamente discordante con respecto a los pliegues terciarios de la cordillera. El complejo de las vulcanitas jurásicas que lo recubre, a veces con el intermedio de un conglomerado basal, descansa sobre las cabezas de los esquistos, lo cual comprueba que, antes de la acumulación de la misma serie, éstos fueron intensamente plegados, algo metamorfoseados y luego sometidos a un prolongado arrasamiento. De todo ello se colige fácilmente que entre el complejo esquistoso y las vulcanitas debe mediar una gran diferencia de edad". (Feruglio, 1949, Ix, 42-43).

Podemos apreciar esta relación claramente en el perfil que debemos a Frenguelli (1935, fig. 1), y que es modificación de aquel dado por Halle (1913) sobre las informaciones de Bonarelli y Nágera (1921) y observaciones personales de Frenguelli, quien visitó el área en 1935. Pudo ubicar personalmente allí además "una impresión vegetal que dudosamente podía referirse a *Ulodendron*" (Frenguelli, 1953, 323, nota 1), y que lo hizo suponer una edad MESOCARBÓNICA para estos sedimentos. Al suponerla, Frenguelli modificaba el criterio de Steffen (1904, 70), ya criticado por Quensel (1911, 26, nota 3), en el sentido de sugerir una edad DEVÓNICA. Bonarelli y Nágera (1921, 13), quienes mencionan "en los límites orientales del afloramiento de aquella misma serie, por ejemplo en la Bahía de La Lancha y en las inmediaciones de Cancha Rayada (Lago San Martín)" a esquistos pizarreños a veces gráficos, pizarras y grauvacas finas, y areniscas cuarcíticas, no hacen en cambio referencia sino indirecta a su edad, al consignar que el intenso plegamiento que afectó a estos sedimentos "ciertamente tuvo lugar anteriormente a la sedimentación de la serie (mesozoica) que descansa, en discordancia muy marcada sobre la mencionada serie paleozoica".

Frenguelli, no obstante, y sobre la base del "descubrimiento de un Devónico Superior continental... en la Precordillera" (1953, 323,

nota 1) ², se inclinó más tarde a aceptar aquella postulada edad devónica.

Así las cosas hasta el presente, tercia en el problema un elemento de juicio cronológico de valor bastante seguro y que, aunque no resuelve definitivamente la alternativa, por lo menos lo circunscribe a ella, al tiempo que la restringe temporalmente. Me refiero al análisis polínico de la muestra que contiene a las pisadas, realizado en los propios laboratorios de la Compañía Shell, y que me fuera comunicado personalmente por el Dr. Schaub. De acuerdo con él, la edad de los sedimentos debe ubicarse entre los límites del Devónico Superior y el Carbónico Inferior.

La opción entre ambos términos, todavía amplios, de tiempo habría sido decidida por mí en favor de una edad carbónica (atendiendo a la semejanza morfológica de las pisadas con aquellas del Carbónico de San Juan), de no mediar consideraciones geológicas de alcance regional —y de gran interés—, cuya enunciación sintética agradezco al Dr. Félix Ugarte, geólogo de Yacimientos Petrolíferos Fiscales (Comodoro Rivadavia). En carta del 26 de junio de 1964 me informa que su propio esquema geológico de la Patagonia meridional “completa las ideas de Suero en cuanto al Geosinclinal Central Patagónico, partiendo de la concepción de un Cratógeno Nordpatagónico al que se habría adosado un ambiente mayormente marino, de gran extensión, el que habría ocupado los tiempos meso a eopaleozoicos (Cambro-Ordovícico). Ese “ámbito” incluiría casi todos los terrenos viejos que afloran en la cordillera (E del lago San Martín, lago Buenos Aires, Pueyrredón, Esquel, La Modesta, etc., y Malvinas), donde son fosilíferos (Devónico).

“Los movimientos acádicos habrían arrasado estos terrenos, conformando la cubeta precarbonífera donde se depositaron los sedimentos del Geosinclinal Central Patagónico.

“A los movimientos acádicos habría que atribuir la formación de la Dorsal de Río Chico, que limitó la extensión del Supraleozoico hacia el sur. Por eso en Cordillera Austral los terrenos jurásicos se

² Se refiere a los terrenos de la zona de Tepuel, primero tomados por devónicos y que más tarde resultaron en realidad carbónicos (*vide* Ugarte, *teste*), y parte de la base de la supuesta presencia en ellos de tillitas y sedimentos glacialacustres varvados, a la luz de su descubrimiento anterior de una concreción de aspecto de *marlekor* entre los *Cylindrites* procedentes de los esquistos de la Bahía de la Lancha (*vide* Frenguelli, *ibid*).

apoyan directamente sobre el Eomesopaleozoico (faltan el Suprapaleozoico, Triásico y la parte baja del Jurásico (Lias).

“Es decir que los Esquistos del Lago San Martín (o de la Bahía de la Lancha) estarían ‘por debajo’ de la discordancia acádica que separa en la Precordillera de Mendoza-San Juan el Supra del Mesopaleozoico, y que mi ‘esquema’ hace extensiva a Patagonia Austral, siguiendo un razonamiento paleogeológico.”

Hasta aquí Ugarte. Y entiendo que su argumentación es perfectamente sólida y coherente y que debe ser aceptada como argumento decisivo para conferir provisionalmente una edad SUPRADEVÓNICA a los terrenos portadores de las icnitas en estudio.

3. CONCLUSIÓN:

Por lo tanto, y de acuerdo con toda la evidencia geopaleontológica disponible hasta el presente, he de aceptar en este trabajo una edad INFRACARBÓNICA para los rastros procedentes de San Juan y otra SUPRADEVÓNICA para aquellos procedentes de Santa Cruz.

4. ANÁLISIS PETROGRÁFICO DE LOS SEDIMENTOS PORTADORES DE LAS ICNITAS:

a) *Muestra de San Juan.* Determinación de Gerardo E. Bossi (Instituto Miguel Lillo, de Tucumán).

“Lutita consistente en minerales arcillosos micáceos microcristalinos, orientados ligeramente, pese a que el corte es casi paralelo a la fisilidad de la roca. La orientación está dada por parches y bandas elongadas (con elongación positiva), observable sólo a nicoles cruzados. Sin analizador no se observa esta orientación. La base arcillosa que contiene los parches y bandas del mismo material es homogénea y de muy baja birrefringencia.

“El material colorante, en forma de pequeños gránulos, probablemente carbonosos, está distribuido en forma homogénea a través del corte; no se observa ninguna concentración del mismo en bandas o lentes.

“Son muy escasos los clastos de cuarzo poco redondeado y cuyo tamaño entra dentro de la categoría de limo.

“En resumen: es una lutita arcillosa, con pigmento carbonoso y con marcada fisilidad”.

b) *Muestra de Santa Cruz*. Determinación de Renato Andreis (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata).

“Lutita constituida por clastos cuarzosos y feldespáticos en menor proporción (aproximadamente 10 %), correspondientes a una granulometría de limo fino (promedio 20 micrones). Abundante material clorítico configurando una matriz arcillosa recristalizada, representa el 25 % de la sedimentita, que incluye además calcita microcristalina, distribuida irregularmente en la preparación, presumiblemente introducida por acción hidrotermal (venas con calcita atraviesan la muestra). A pesar de la recristalización puede deducirse que los clastos limosos son algo angulosos.

“La distribución de los clastos es más o menos homogénea, aunque pueden observarse en el corte bandas irregulares de tamaño más reducido (10 micrones), que pueden corresponder a corte del plano de fisilidad.

“Como material accesorio (minerales pesados) y distribuidos en toda la preparación aparece abundante magnetita algo alterada en limonita y hematita; apatita algo redondeada y pequeñas cantidades de sericita, biotita, rutilo, turmalina verde y zircón. Es probable que la sericita, mezclada con la clorita, forme parte de la matriz.

“La sedimentita puede ser clasificada por su granulometría y composición como proveniente de la consolidación de un limo arcilloso calcáreo.”

IV. ANALISIS DEL MATERIAL

1. ANÁLISIS OBJETIVO:

1.1. *Orchesteropus atavus* Frenguelli.

1.1.1. Materiales n^{os} P.V.L. ¹ 2591 a 2676.

Procedencia: Cerro Testigo (Divisadero Morado), tres kilómetros antes del Calvario de Huachi (desde Pampa del Chañar). Huerta de Huachi, aproximadamente 30 km al NO de Jáchal, San Juan ².

Horizonte y edad: “Estratos de Tupe” o “Tupense” *auctorum*. Carbónico inferior.

¹ Laboratorio de Paleontología Vertebrados del Instituto Lillo.

² Algunas otras lajas de color más claro, con icnitas, proceden de un sitio ubicado entre los mojones Km 352 y 353 del camino entre Jáchal y Huaco.

Nº 2591. *a)* Rastrillada³ integrada por dos lotes oscuros, en hueco, con huellas de arrastre. *b)* Un par de lotes aislados, de sentido inverso, superpuestos entre sí. *c)* Pisadas aisladas. Mala calidad.

Nº 2592. *a)* Rastrillada integrada por tres lotes, en hueco, con huellas de arrastre de los miembros posteriores⁴. *b)* Rastrillada interrumpida en el centro, de tres lotes. Mala calidad.

Nº 2593. (Lám. IV). *a)* Rastrillada compuesta de seis lotes, en hueco, de los cuales el anterior sólo inferido (por rotura) a través de la conservación de una pisada aislada. En todos los lotes (claros) falta la impresión correspondiente al miembro izquierdo del segundo par y las dos correspondientes al primer par. Esto coincide con un aumento de la distancia entre lotes (con respecto a otras muestras). La impresión del miembro derecho del segundo par es enorme. Se trata de una estructura angosta, es decir, que los dígitos⁴ se paralelizan; es plástica. La impresión izquierda del último par siempre más adelantada. No hay huellas de arrastre ni de "espolones"; una apariencia de membrana en las impresiones posteriores es falsa. *b)* Rastrillada de sentido inverso, compuesta de cinco lotes, de los cuales el posterior incompleto por rotura. Las mismas características. No hay impresión izquierda del segundo par y la derecha es apenas visible. *c)* Porción de una rastrillada confusa, con triple surco de arrastre, correspondiente a los tres dígitos de los miembros posteriores. *d)* Pisadas aisladas.

Nº 2594. Lote aislado, mal conservado, en hueco.

Nº 2595. *a)* Lote hexapedal, en relieve. *b)* Pisada de un miembro posterior bien conservada, con una depresión triangular posterior a manera de "talón" y un largo espolón hacia atrás. *c)* Lotes confusos.

Nº 2596. *a)* Rastrillada de tres lotes, en relieve. De atrás hacia delante, compuestos por cinco impresiones, seis (?), seis, y desaparece la rastrillada algo abruptamente, ya que para no estar conservada en lo que resta de la laja debió girar muchos grados a la izquierda. En el tercer lote (de atrás a delante) las seis impresiones son netas. Miembros posteriores tridáctilos, con apariencia de "espolón". Miembros me-

³ "Adopto aquí este vocablo, muy empleado en nuestra campaña, para designar al conjunto de huellas dejadas en el suelo por un animal en progresión. En un tetrápodo supone la presencia de por lo menos tres pisadas". (Casamiquela, 1964). Lote: Cada uno de los grupos de pisadas yuxtapuesta y/o sobrepuestas que presenta la rastrillada" (Id.)

⁴ Para la distinción de tres pares de miembros, etcétera, *vide infra*. Lo mismo para la nomenclatura; dígito es sólo descriptivo.

dianos tridáctilos, representados por impresiones desordenadas, retrasadas, en particular mucho la del lado izquierdo; dirigidas hacia afuera. Impresiones del miembro anterior muy cercanas: la del lado izquierdo hacia la mitad de la impresión del miembro posterior correspondiente (tercer par), la del derecho muy cerca del lado externo del correspondiente a ese lado. A su vez esta impresión algo atrasada con respecto a su contralateral. No hay huellas de arrastre. *b)* Rastrillada de dos lotes (?); mala conservación. *c)* Porciones de rastrilladas oscuras. *d)* Pisadas sueltas.

Nº 2597. (Lám. I). Rastrillada de dos lotes hexapadales, en relieve. En el espacio de laja que resta no aparece un tercer lote, lo que significa que ha de haber estado separado del anterior por una distancia de por lo menos 75 mm⁵. En el lote anterior la pisada del miembro del tercer par correspondiente al lado derecho tiene la conformación TÍPICA, en cambio la del lado izquierdo es desordenada. Las impresiones del segundo par, aunque desordenadas, se dirigen hacia delante y fuera. Hay dos impresiones del primer par, anteriores, que revelan exactamente la misma morfología de uno de los dígitos de cada una de las pisadas del segundo par. En el lado derecho la impresión es más próxima y se ubica entre las impresiones del tercero y segundo par de ese lado (aunque adelantada con respecto a ellas), más cerca de la correspondiente al segundo par de miembros. En cambio la impresión del lado izquierdo se ubica ENTRE ambas impresiones posteriores (siempre adelantada), aunque más cerca de aquella del lado izquierdo.

En el lote posterior las cosas son diferentes. Las impresiones de los miembros posteriores son idénticas. Las del segundo par, desordenadas, se dirigen hacia fuera y delante la izquierda y hacia fuera y atrás la derecha. En cuanto a las correspondientes al primer par, la posición es semejante en cuanto a adelantamiento, pero la ubicación dicha se mantiene sólo para la del lado derecho; la del izquierdo se ubica muy cerca de la línea del miembro posterior, entre las impresiones correspondientes a los del lado izquierdo del tercero y segundo par. Sendos surcos surgen de las impresiones del tercer par, aunque prácticamente es observable sólo el del lado derecho (en ambos lotes). En el anterior se observa cómo el surco nace del "talón" y se continúa hacia atrás hasta desaparecer, bastante por delante de las impresiones del primer par en el lote siguiente.

⁵ Vide tabla de medidas *infra*, al final del capítulo.

En la impresión derecha del tercer par son visibles tres dígitos “lactiformes” y dirigidos curvadamente hacia dentro los dos externos (el central puede ser recto) y hacia fuera del interno (que puede ser igualmente recto). Siempre hay una depresión triangular —que corresponde, pues, a una saliencia— entre el espolón posterior y el inicio de los dígitos. Parecería como que dicho espolón se originara en la raíz del dígito exterior. En las impresiones del segundo par también hay tres dígitos y una especie de “talón” (en relieve en el vivo), pero no hay espolón. En el lote anterior los dígitos del lado izquierdo son desordenados; el central es más largo. Cierta yuxtaposición se observa igualmente en la impresión izquierda del primer par en el lote posterior.

Las impresiones del tercer par están en línea (transversal al sentido de la marcha). De las del segundo par, más adelantada aquella del lado izquierdo en el lote anterior, y la del derecho en el posterior, incluso más atrás de la línea de los talones de las pisadas del tercer par. La impresión derecha del segundo par está más alejada de la derecha del tercero que aquella del lado izquierdo lo está de la impresión izquierda de aquél.

Nº 2598. (Lám. II). Rastrillada aberrante, de cuatro lotes, en relieve. En ella el único miembro bien impreso es el derecho del tercer par, pero éste aparece siempre dirigido hacia dentro marcadamente. Lo singular es que parece faltar su contralateral, que estaría representado sólo en el lote posterior por el dedo medio aislado (por rotura, en el borde de la laja). En caso de ser esto real, la impresión del lado izquierdo externa correspondería al segundo par (en todos los lotes), lo mismo que la exterior, retrasada, del lado derecho, y una cuarta, intermedia (adelantada) entre el supuesto miembro izquierdo del segundo par y el derecho del tercero, correspondería a un miembro del primer par. En caso de pertenecer el supuesto miembro izquierdo del segundo par realmente a un miembro del tercero, éste resultaría dirigido normalmente, a diferencia de su contralateral. En tal caso, obviamente, lo que faltaría sistemáticamente sería la impresión izquierda del segundo par en vez de aquella del tercero. Hay apariencias de huellas de arrastre, pero son poco visibles. En las impresiones del primer par no mueren surcos, sino, por el contrario, NACEN de ellas. (Su contralaja es la nº 2657).

Observación: La impresión del aparentemente único miembro del tercer par está mucho más marcada que todas las demás, en todos los

lotes, lo que excluye diferencias en la consistencia del sedimento. Todo hace pensar que el animal se apoyaba en un solo pie.

Nº 2599. *a)* Rastrillada mal conservada, de dos lotes muy próximos, en hueco. *b)* Numerosos lotes y pisadas aisladas, todo confuso.

Nº 2600. *a)* Rastrilladas de tres lotes, en relieve, con huellas de arrastre muy profundas. Las correspondientes al tercer par son largas; la única visible para una impresión del segundo par, breve. Mala conservación. *b)* Otras pisadas aisladas o lotes oscuros.

Nº 2601. Algunos lotes aislados, en relieve. Mala calidad.

Nº 2602. Una serie de lotes aislados y pisadas, en relieve. Bien conservados.

Nº 2603. Dos rastrilladas. Lotes aislados, en relieve. Conservación regular.

Nº 2604. *a)* (Lám. II) Gran rastrillada, de once lotes, en hueco, con impresiones de arrastre y suave cambio de dirección (curva). Se trata de una serie de "saltos cortos", en los que el arrastre nace de las impresiones del tercer par (lotes posteriores) y sólo se interrumpe a escasos milímetros antes de la impresión del nuevo lote, aunque es evidente que hay nuevo arrastre en el momento en que el animal retoma el contacto PLANTAR con el suelo. En casi todos los casos es visible que, hacia el centro del surco aproximadamente, han tocado en el suelo los tres dígitos y el animal ha vuelto a levantarlos. Las pisadas del segundo par, en línea, están retrasadas en todos los casos con respecto a las del tercero, también en línea. En aquéllas siempre se cuentan tres dígitos, pero evidentemente se imprime una estructura auxiliar, póstero-externa, que desplaza hacia fuera al sedimento. Parece no haber impresiones del primer par. *b)* Rastrillada de cuatro lotes, de un individuo marchando a "grandes saltos" en sentido inverso, haciendo una curva. Conservación regular, parcialmente en hueco y parcialmente en relieve. En esta rastrillada el surco se inicia en el lote posterior (no muy claro) y se mantiene hasta cierta distancia; se interrumpe al centro por algunos centímetros y luego reaparece, a 39 mm del lote siguiente como máximo. *c)* Hay una tercera rastrillada de dos lotes, en relieve. *d)* En la otra cara de la laja, porciones de lotes y pisadas aisladas.

Nº 2605. Rastrilladas incompletas. Lotes aislados. Pisadas aisladas. Conservación regular.

Nº 2606. *a)* Rastrillada de (por lo menos) tres lotes, en relieve. Hay buena evidencia en cuanto al levantamiento del "talón". Huellas de arrastre presentes, pero escasas. Un intervalo de algunos mi-

límetros (6-7) entre una corta marca del miembro posterior y el talón. b) Rastrillada de tres lotes. Idem. En una impresión de miembro posterior es visible un surco.

Nº 2607. Rastrillada muy interesante, en relieve. Se compone de tres lotes visibles, aunque el anterior mal conservado, con huellas de arrastre del miembro posterior. Los lotes posterior y mediano se vinculan del siguiente modo: a una distancia de 23 mm del extremo anterior del miembro posterior del lado izquierdo, en el lote posterior, los miembros de este par han tocado tierra suavemente y han continuado tocando, en un surco parejo, hasta unos 10 mm del punto raíz de los dígitos de esos mismos miembros en el lote mediano. Ahora bien: un espolón se extiende por 3,6 milímetros hacia atrás de ese punto y no SOBRE LA MISMA LÍNEA (lo que habla en favor de la presencia de un verdadero "espolón" en el animal). Ambos surcos de los miembros del tercer par se abren suavemente hasta unos 19 mm (hacia la parte media) y luego vuelven a acercarse a la línea media. Los miembros posteriores en ambos están prácticamente en línea. En el lote posterior los surcos que mueren en ellos (y que se ven sólo en su parte terminal por estar próximo el borde de la laja) no se interrumpen, es decir, conducen hasta el miembro.

Los miembros posteriores en ambos lotes presentan dígitos muy separados. En el mediano, la impresión izquierda del segundo par está retrasada y la derecha en línea con los dos del tercer par. Hay dos impresiones correspondientes al primer par, adelantadas, en posición. En el lote posterior ambas impresiones del segundo par están adelantadas, y también lo están mucho las del primer par.

Nº 2608. Lote aislado, hexapedal, en hueco. Impresión derecha del último par muy adelantada. Impresiones del segundo par muy retrasadas. Impresiones del primer par normales, entre aquéllas y éstas, pero sin sobrepasar la línea de aquéllas.

Nº 2609. Porción oscura de rastrillada, con huellas de arrastre, en relieve.

Nº 2610. (Lám. III). Rastrillada muy interesante, de cuatro lotes contiguos, en relieve, heptapedales!, de los cuales el más visible es el anterior (el posterior incompleto). Se reconocen: un miembro izquierdo del tercer par en posición retrasada (tanto como para que el extremo anterior de su dígito central esté a nivel de la punta del espolón del derecho) con respecto a su contralateral, en posición. Los miembros del segundo par en posición, en una línea, que atravesara por la mitad de la distancia entre ambas pisadas posteriores, algo atrasado el del lado derecho. Dos impresiones del miembro anterior,

en la misma línea del miembro adelantado del par posterior. En fin, una PISADA SUPERNUMERARIA del lado izquierdo, a la izquierda y atrás del lote y dirigida diagonalmente hacia fuera y atrás. Surcos en los miembros posteriores, poco visibles. Todas estas impresiones son constantes en los lotes.

Nº 2611. Impresión en relieve de dos miembros posteriores. En la otra cara, alguna impresión aislada.

Nº 2612. Laja y contralaja. Impresiones aisladas muy oscuras. Impresiones inorgánicas varias. En ambas caras posteriores impresiones de pisadas aisladas y lotes aislados. Un conjunto singular con un aparente "pisoteo" de interpretación imposible.

Nº 2613. *a)* Rastrillada de tres lotes, en relieve. Muy buenas impresiones del miembro posterior. Dígito interno más separado y más breve. *b)* Un lote cruzando la rastrillada anterior. *c)* Otras impresiones oscuras.

Nº 2614. Dos lotes separados, en hueco, de mala conservación. En la otra cara, en relieve, una rastrillada algo confusa.

Nº 2615. *a)* Una aparente rastrillada, en relieve, de dos lotes muy separados. *b)* Una segunda y una tercera incompletas.

Nºs 2616 y 2617. Laja y contralaja. Porción de una rastrillada (dos lotes), en relieve y hueco, respectivamente.

Nº 2618. Porción de una rastrillada (dos lotes), en relieve, con arrastre. Muy mala conservación.

Nº 2619. Lote aislado. Porción de una rastrillada, con arrastre, en relieve.

Nº 2620. Un par de lotes correspondientes a dos rastrilladas diferentes, uno incompleto. En relieve.

Nº 2621. Impresiones aisladas, en hueco y relieve, de mala calidad.

Nº 2622. Porciones de dos o tres rastrilladas, en relieve. Mala calidad.

Nº 2623. Rastrillada de tres lotes cuadrupedales, en hueco. Muy claras algunas impresiones de miembros posteriores. Otros lotes aislados.

Nº 2624. Dos rastrilladas (*a* y *b*) parcialmente superpuestas, de distinto tamaño, compuesta de tres lotes la correspondiente al más pequeño y de dos lotes la otra. En la segunda, lotes hexapedales; en la primera aparentemente lo mismo. Impresiones en línea. Huellas de arrastre difusas. *a)* Rastrillada de tres lotes, con huellas de arrastre. En los lotes anterior y posterior se cuentan seis pisadas, y en el mediano cinco. *d)* (Lám. IV) Rastrillada de seis lotes, en hueco.

(El posterior representado en realidad sólo por una impresión, sobre el borde de la laja), cruzando a las anteriores. Sumamente interesante por la calidad de algunas de sus pisadas, que revelan para el miembro posterior dos prolongaciones laterales posteriores, dirigidas hacia los costados. Si a ellas se suma la presencia de un "talón", este miembro muestra en esa región caudal una estructura que puede estar desplazada y que recuerda al mango de un florete. En cada lote se cuentan sólo cuatro impresiones, y siempre están las del primer par algo adelantadas.

Hay lotes aislados de otras rastrilladas.

Nº 2625. Gran cantidad de impresiones muy débiles, con aspecto de pisadas de avecillas.

Nº 2626. Rastrillada de cuatro lotes (el anterior incompleto), en hueco, compuestas de cuatro impresiones. Se repite la morfología del miembro posterior. Además, otras impresiones aisladas.

Nº 2627. Gran cantidad de huellas de origen inorgánico, con aspecto de regueras.

Nº 2628. a) Rastrillada compuesta de cuatro lotes, bastante separados entre sí, en relieve. Muy interesante. En cada lote se cuentan seis pisadas, pero las impresiones del primer par, casi en una misma línea, son sobrepasadas por los dedos del miembro derecho del par posterior, adelantado con respecto al otro en todos los casos. La base pedial posterior es muy diagonal y la impresión derecha del segundo par, casi en línea con la otra (salvo en casos en que se adelanta algo), se dirige hacia fuera en todos los casos; la otra es normal. Las impresiones del miembro mediano están muy bien conservadas y muestran tres dígitos. Los anteriores se dirigen hacia delante, las correspondientes al tercer par presentan un largo talón, algo desplazado hacia la derecha y de forma de cuña. b) Lote aislado con idénticas características, salvo que el miembro evertido es el del lado izquierdo. La rastrillada cruza diagonalmente a la otra.

Nº 2629. Impresiones diversas de origen inorgánico.

Nº 2630. Rastrillada de tres lotes, pertenecientes a un individuo de pequeña talla, en relieve. Cada lote muestra cuatro impresiones. Hay otras dos rastrilladas, confusas, y lotes aislados.

Nº 2631. Rastrillada compuesta de dos lotes, en relieve, de cuatro impresiones cada una. Huellas inorgánicas.

Nº 2632 (lám. VI). Rastrillada de tres lotes, en relieve, hexapedales, muy cercanos entre sí. Base pedial del miembro posterior diagonal en el lote anterior, atenuada en el mediano y subparalela en el poste-

rior. Las impresiones del primer par, adelantadas, están impresas prácticamente con mayor claridad que las del segundo, atrasadas en el lote anterior y en línea en los otros dos. Surcos poco visibles pero presentes, en especial entre el primero y segundo lotes (van a morir en las impresiones del tercer par). En el primer lote es visible una impresión del miembro del lado izquierdo del segundo par retrovertida; es lateral en los otros dos.

Nº 2633. Cuatro a cinco rastrilladas oscuras, incompletas, en relieve.

Nº 2634. Pisadas aisladas, en relieve en una de las caras y en hueco en la otra.

Nº 2635. Rastrillada oscura, de lotes muy cercanos, y describiendo una curva. En relieve.

Nº 2636. Impresiones aisladas, en hueco, con aspecto de "pisadas de avecillas".

Nº 2637. Rastrillada muy incompleta, en relieve. Lotes aislados.

Nº 2638. Rastrillada de dos lotes, hexapedales, en relieve, con huellas, muy tenues, de surcos. En uno de los lotes se advierte cierto deslizamiento, como si el animal hubiera "frenado" sobre el piso. Se aprecian además huellas triples, convergentes, de los miembros del tercer par (lo que revela que tales impresiones eran dejadas por los "dígitos" y no por otras estructuras). Además un par de lotes aislados.

Nº 2639. Rastrillada de dos lotes, mal conservados, en relieve.

Nº 2640. Dos lotes paralelos, aislados, de pequeños individuos; hexapedal el uno e incompleto el otro.

Nº 2641. Cuatro lotes aislados, en relieve (de rastrilladas diferentes).

Nº 2642. Lotes aislados, incompletos, en relieve.

Nº 2643. Porción de rastrillada, con dos lotes, uno incompleto por rotura. Hay una impresión de un probable miembro del segundo par, muy larga, quizá artificialmente alargada por arrastre.

Nº 2644. a) Rastrillada de dos lotes hexapedales, en relieve. Impresiones del segundo y tercer par en línea. Del primer par avanzadas. Surcos presentes, aunque no muy evidentes; uno bastante errático. b) Rastrillada de tres lotes, describiendo una curva. Hexapedal el anterior, pentapedal el mediano y confuso el posterior.

Nº 2645. Lote aislado, incompleto, en hueco.

Nº 2646. Lote aislado, incompleto, en relieve. Del otro lado lote en hueco, incompleto.

Nº 2647. Rastrillada de cuatro lotes (el último incompleto), en re-

lieve. Impresiones del segundo par prácticamente en línea. Del primer par, invisibles.

Nº 2648. Un par de impresiones del tercer par aisladas. Otras impresiones varias. En hueco.

Nº 2649. Gran actividad de impresiones “ornitoides”.

Nº 2650. *a)* Lote pentapedal, en relieve. *b)* Rastrillada de tres lotes prácticamente invisibles, rellenos, pero con huellas terminales de surcos.

Nº 2651. Huellas “ornitoides”, en relieve. En la otra cara un lote aislado, en hueco.

Nº 2652. Lote aislado, en relieve.

Nº 2653. Rastrillada de dos lotes, incompletos, en hueco.

Nº 2654. *a)* Lote aislado, hexapedal, en relieve. *b)* Idem, con una distancia aparentemente grande entre las impresiones de ambos miembros posteriores, muy diagonales.

Nº 2655. *a)* (lám. III) Muy interesante. Rastrillada de tres lotes hexapedales, describiendo una curva, en relieve. La impresión del miembro izquierdo del tercer par es siempre imprecisa (quizá precisamente por efecto de la curva); en cambio la impresión de su contralateral es neta (lado externo de la curva). En el lote posterior, en donde comienza la curva, está muy atrasada con respecto a la del lado izquierdo (que sólo conserva los dígitos), pero en las siguientes siempre algo adelantada. En el lote central se aprecia la eversión de ambos miembros del segundo par, atrasados. Aquellos del primer par siempre adelantados, mucho el del lado izquierdo en el lote mediano. Hay huellas de arrastre: la impresión del miembro izquierdo del tercer par aparece ligada por un surco irregular entre el primer lote y el segundo. Para la impresión del contralateral el surco es doble, aunque menos marcado. Hay otros surcos difusos. *b)* Rastrillada de dos lotes hexapedales, en relieve. El miembro derecho del tercer par está muy adelantado. Hay surcos, muy intensos, que mueren en las impresiones del tercer par.

Nº 2656 (lám. III). Rastrillada de tres lotes, describiendo una curva, en relieve. Hay un cambio brusco de dirección (hacia la izquierda en la muestra) a partir del lote mediano. El lote anterior es pentapedal (por rotura), el mediano hectapedal! y el posterior hexapedal (y en el mediano podría haber todavía una novena impresión! En este lote hay aparente repetición de miembros). Hay surcos, difusos, que mueren en las impresiones del tercer par y se originan a cierta distancia de ellas.

Nº 2657. Rastrillada de cuatro lotes tetrapedales, en hueco. Se trata de la contra laja del nº 2598.

Nº 2658. Varias impresiones oscuras, en relieve.

Nº 2659. *a)* (lám. V) Lote aislado, hexapedal, en hueco. El miembro izquierdo del tercer par está adelantado, aquellos del segundo par atrasados y los del primer par adelantados, pero en la misma línea que la impresión adelantada del tercer par. Las impresiones del primer par son más claras que aquellas del segundo par. Surcos presentes, que terminan en el tercer par. *b)* Lote aislado, semejante al anterior (roto por contiguo al borde de la laja). Muy buenas impresiones del segundo y tercer par. Presencia de un pequeño espolón.

Nº 2660. *a)* Rastrillada de cuatro lotes hexapedales, en hueco. Miembros del primero y segundo par en la misma línea. Del primer par adelantadas, algo más el derecho. Posible espolón. Surcos presentes. El del lado izquierdo comienza muy cerca, por delante, de las impresiones del tercer par, y va a desembocar en sus equivalentes del lote siguiente. En la segunda mitad del recorrido hay un breve trazo en relieve dentro del surco. Lo mismo en el lado derecho, pero el surco se desvía antes de morir. *b)* Rastrillada de tres lotes, de sentido contrario, en hueco. Cada lote consta de cinco impresiones, de las cuales muy borrosa la derecha del primer par. Aquellas del segundo par retrasadas y miembro izquierdo del tercer par adelantado. Surcos que nacen muy cerca, por delante, de los miembros del tercer par y desembocan en los del lote siguiente. *c)* Rastrillada mal conservada. *d)* Idem.

Nº 2661. Lote aislado, oscuro, en relieve.

Nº 2622. Varios lotes, poco visibles, en relieve.

Nº 2663. Lote aislado, pentapedal (falta la impresión izquierda del primer par), en relieve.

Nº 2664. Impresiones aisladas, en relieve.

Nº 2665. Laja y contralaja. Un lote aislado, en apariencia tetrapedal.

Nº 2666. Lote hexapedal, en relieve. Bien marcadas las impresiones del primer par.

Nº 2667. Impresiones aisladas, "ornitoides", en hueco.

Nº 2668. Lotes mezclados, en relieve.

Nº 2669. Porción de un lote, en relieve.

Nº 2670/A. *a)* Rastrillada de tres lotes, en hueco. El anterior es oscuro, el mediano tetrapedal y el posterior pentapedal (falta la izquierda del primer par). Impresiones del tercer par casi en línea,

apenas adelantada la izquierda en el lote mediano. Impresiones del segundo par algo adelantadas, es decir a la altura de los dígitos del tercer par. Hay impresiones de arrastre pero poco visibles. *b)* Rastrillada de dos lotes, en hueco, hexapedales. Impresiones del segundo par algo atrasadas, en especial en el lote anterior. Surcos que mueren en el tercer par, visibles hasta la mitad de la distancia entre lotes. *c)* Rastrillada de tres lotes, con muy mala conservación de las impresiones (en hueco), seguramente por excesiva blandura del terreno. Surcos muy bien marcados. Si el sentido de la marcha está bien inferido (de acuerdo con el hiato que normalmente antecede al lote), hay rastros triples que convergen en uno único. *d)* Rastrillada de seis lotes, que cruza a la anterior. Sin surcos visibles (salvo cierta evidencia entre los dos primeros lotes). Base pedial del tercer par diagonal, segundo par atrasado. Impresión izquierda del primer par presente en tres lotes. *e)* Rastrillada de cuatro lotes tetrapedales, de un individuo pequeño. Las impresiones del segundo par ora atrasadas, ora alineadas con las del tercer par. Surco marcado y prácticamente continuo; apenas un breve intervalo inicial. *f)* Rastrillada de dos lotes, prácticamente bipedales. *g)* Rastrillada de tres lotes hexapedales. Base pedial del tercer par diagonal, adelantada la impresión derecha. Segundo par en línea. Primer par anticipado al miembro adelantado del tercer par. Surcos muy claros.

Nº 2670/B. *a)* (láms. VI y VII) Rastrillada muy interesante, de seis lotes tetrapedales, en hueco. Las impresiones están prácticamente en línea y es imposible decir si aquellas que aparentemente corresponden al segundo par son tales o si no se trata en realidad del primer par. Estas huellas están apenas avanzadas con respecto a las del tercer par. En el lote anterior se constata superposición de la impresión del miembro derecho del tercer par sobre la impresión del correspondiente del segundo par, y en el tercer lote lo mismo para el lado izquierdo. Aparentemente no hay surcos para las impresiones del tercer par, pero en cambio se comprueba la presencia de breves arcos de surco, dirigidos diagonalmente desde fuera hacia dentro, y que terminan en las impresiones del segundo par. *b)* Rastrillada de tres lotes hexapedales, en hueco. Las impresiones del tercer par muy juntas, en línea; las del segundo par retrasadas. Aquellas del primer par apenas visibles, adelantadas, en línea; en el segundo lote, muy cerca de las impresiones del tercer par. Indicios de surcos, aunque muy borrados. *c)* Rastrillada de tres lotes tetrapedales (las impresiones del primer par podrían estar representadas por marcas tenuísi-

mas), en hueco. La impresión izquierda del tercer par algo adelantada; aquellas del segundo par en línea con las de los pies. Surcos bien evidentes, que nacen un par de centímetros por adelante de las impresiones del tercer par y terminan en sus iguales del lote anterior. *d)* Rastrillada de aparentemente nueve lotes, en hueco. Muy oscura. Sólo dos o tres pisadas visibles. No hay surcos. (La n^o 2672 *a* es su continuación).

N^o 2671. *a)* Rastrillada de cuatro lotes tetrapedales, en hueco. Evidencia de surcos. *b)* Rastrillada de tres lotes hexapedales, en hueco. Idem. *c)* Rastrillada de cinco lotes, con curva hacia la izquierda, en hueco. Lotes tetrapedales salvo uno, hexapedal. *d)* Rastrillada de dos lotes hexapedales. *e)* Rastrillada de siete lotes hexapedales (prácticamente pentapedales). Es posible que entre el anterior y el siguiente haya habido otro, ya que el tercero (desde adelante) es muy borroso. En el último lote hay una especie de sobrecaminado diagonal, quizá dejado por otro individuo. Surcos presentes. *f)* Rastrillada pequeña, de siete lotes, tetrapedales o pentapedales. Evidencia de surcos; uno muy sinuoso entre el penúltimo y el último lote. *g)* Rastrillada de cuatro lotes hexapedales. Evidencia de surcos. El correspondiente a la impresión derecha del tercer par muestra una curva muy abierta.

N^o 2672. *a)* Continuación del 2670 B. Rastrillada de cuatro lotes, de los cuales el segundo sólo representado por la pisada derecha del tercer par. Cuando ambas están presentes aparecen muy separadas, lo que explica —por otro lado— la sobreposición descrita para el número 2670/B. En el tercer lotes se comprueba sobreposición del miembro derecho en el tercer par sobre la impresión del correspondiente del segundo par. Tenuísimas evidencia de surcos (suelo muy duro). *b)* Rastrillada de tres lotes hexapedales.

N^o 2673. Rastrillada de tres lotes, prácticamente tripedales (apenas se nota la impresión del miembro derecho del segundo par), en hueco. La impresión del miembro izquierdo del tercer par es la más marcada. Surcos apenas perceptibles.

N^o 2674. Porción de rastrillada rellena, oscura, en hueco. Surco muy profundo, triple, e iniciado prácticamente sin intervalo.

N^o 2675. Un par de lotes aislados, en relieve.

N^o 2676. Tres lotes contiguos, en hueco. Quizá no correspondientes al mismo individuo. Evidencia de surcos.

Nota: En muchas lajas hay rastros correspondientes a vermes muy finos.

1.1.2. Material N° F.C.N.¹ 2624 (lám. VII). Holotipo de *Orchesteropus atavus*.

Procedencia: Vertiente occidental de la Pampa del Chañar, unos 18 km al N de Jáchal, San Juan.

Horizonte y edad: "Estratos de Tupe" (o "Tupense" *auctorum*). Carbónico Inferior.

Rastrillada de 4 lotes pentapedales, en relieve. Sólo una impresión del primer par (izquierda) muy anticipada. Impresiones del segundo par prácticamente en línea. Impresiones del tercer par desplazadas; siempre variablemente retrasada la del lado izquierdo. Impresiones de arrastre visibles, aunque poco marcadas. Muchas huellas de vermes (*Nemertites fide* Frenguelli).

1.2. Material n° M.L.P.⁷ 65-VII-6-1 (lám. VIII) ? *Orchesteropus* sp.

Procedencia: "Entre las estancias El Bolsón y La Federica, Lago San Martín, Provincia de Santa Cruz".

Horizonte y edad: "Esquistos de la Bahía de La Lancha". Devónico Superior.

Se trata de un solo fragmento de laja portando sendas pisadas aisladas, en hueco en la cara superior y en relieve en la inferior. Hay evidencia de una segunda pisada, en hueco, vecina de aquélla, y en tal caso correspondiente a un miembro contralateral (izquierdo). Son pisadas de tamaño mucho mayor que en *Orchesteropus atavus* (*vide* Tabla de medidas).

1.3. Descripciones.

1.3.1. *Orchesteropus atavus*.

a) *Miembro posterior* (tercer par de impresiones): La descripción de las impresiones del tercer par de *Orchesteropus atavus* está basada fundamentalmente sobre la muestra n° 2624 d (lám. IV). Evidentemente las impresiones corresponden a un miembro "tridáctilo" (no pentadáctilo, como pensaba Frenguelli) y, aparentemente, algo más pequeño que aquel del segundo par. Caudalmente se evidencia una estructura *sui generis*, a manera de "empuñadura de florete", de extremo posterior aguzado y anterior bifurcado en prolongaciones

⁶ Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires.

⁷ Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

digitiformes, breves, curvadas hacia fuera y atrás, de las cuales la interna, más cercana al dígito correspondiente, es la mayor. Ellas son, por otro lado, las que movieron a confusión a Frenguelli, quien las tomó por verdaderos "dígitos" exteriores. No obstante, como toda la impresión de esta región caudal o "talón" resulta invertida con respecto a aquella de los dígitos —es decir que está en relieve cuando aquélla lo está en hueco y viceversa—, es necesario pensar que corresponde en realidad a una depresión de la región antedigital. La reunión de los dígitos se hace, teóricamente, en el vértice del ángulo delimitado por dicha "empuñadura" (CAMPANIFORME hacia adelante), es decir prácticamente en el ápice caudal —o un poco hacia adentro— de la impresión. De acuerdo con lo observable, pues, de haber existido un METAPODIO éste debió ser brevísimo, exiguo (y así se haría en cierto modo lícito hablar de "autópodos" en vez de dígitos y metápodos) con respecto al desarrollo del BASIPODIO. Y de haber existido, correlacionadamente, un ACROPODIO, éste a su vez debió haber sido de pequenísimos tamaño y se confundía con el metapodio, o bien estaba levantado por encima de éste. Casualmente son éstos los primeros elementos de juicio —negativos, si se quiere— que hacen dudosas las interpretaciones vertebradológicas. Porque desde luego, según veremos *infra*, ciertos invertebrados poseen estructuras que responden bien a las impresiones, sin necesidad de imaginar morfologías particulares (me refiero a los *Xiphosura*). No debo dejar de mencionar aquí ciertos casos observados de desplazamiento relativo de ambas piezas del "autopodio", hecho que, aparte de hablar en el mismo sentido anterior, extiende a toda la estructura la plasticidad especial de los dígitos. Ella se evidencia además en los casos de eversión y aún retroversión del "autopodio". En cuanto a los "dígitos", LACERTIFORMES (o quizás mejor ARTROPODIFORMES), es decir muy delgados, a veces sinuosos, y escasamente separados entre sí —e incluso en algún caso superpuestos en las impresiones—; son muy acuminados, si bien carecen de uñas diferenciadas (observables). Tampoco ha sido posible observar artejos. El central es claramente el mayor y lo siguen en tamaño el externo y el interno, en ese orden; de estos dos aquél se aproxima más al central que éste (es decir es menor el ángulo interdigital correspondiente), aunque hay cierto grado de variabilidad. Las impresiones de los dígitos son normalmente curvas, con la cavidad hacia adentro, con relación al central los exteriores y con relación al eje de la rastrillada el central. Es evidente que éste era el EJE del "pie" (disposición MESAXIAL) y que

en general el peso se repartía por toda la superficie de apoyo “plantar”, en muchos casos más bien en la porción posterior que en la anterior (disposición “calcígrada” *auctorum*). El “autopodio” es de tal modo netamente PLANTÍGRADO (*vide*, por ejemplo, Vialleton, 1924-326).

Una impresión linear, de largo variable, que se observa a continuación del “talón” en muchos casos, es de interpretación dudosa (ya que podría pensarse en una simple acentuación terminal del surco; aun en un surco de presión, etc.). No obstante, la circunstancia de que en un par de casos (n^{os} 2607 y 2628) dicha línea no coincide exactamente con el surco correspondiente al dígito, me hace pensar que pueda corresponder a un verdadero “espolón”, es decir a una estructura supernumeraria, caudal, de relativa movilidad. (Desde luego, los Xifosuros dejan este tipo de impresiones).

b) Miembro Mediano (segundo par de impresiones): este “autopodio”, tridáctilo lo mismo que el anterior, se revela como subigual a aquél; levemente más largo y angosto, según lo dicho. En la muestra n^o 2593 a, casualmente, presenta la misma morfología que el autopodio del tercer par, aunque debo señalar un menor desarrollo lateral de las prolongaciones del “talón” (no tan claramente visibles como en aquél), una atenuación del “espolón” —invisible en la mayor parte de los casos— y en un menor ángulo interdigital. No se me escapa que todas estas variaciones pueden no ser sino aparentes y originadas en meras diferencias de presión sobre el substrato u otras variables. Por lo pronto, la impresión de esta región caudal es confusa en la mayor parte de los casos. Como en el miembro posterior, la porción predigital deja una impresión invertida, es decir en relieve para impresiones en hueco de los dígitos y viceversa. La relación de tamaño y la morfología de los dígitos son idénticas; tampoco hay impresiones de uñas o artejos. Nada puede decirse, en fin, de la conformación del segmento predigital, si no es una referencia a su extrema plasticidad.

c) Miembro anterior (primer par de impresiones): sólo dos palabras sobre estas impresiones, normalmente casi invisibles o muy borrosamente representadas. En los pocos casos en que son —parcialmente— observables (por ejemplo muestras n^{os} 2597, 2610, 2632) (láms. I, III y IV) no parecen mostrar diferencias con la morfología del segundo par (o del tercero; precisamente Frenguelli tomó a una de ellas por una repetición de un dígito del PIE). No obstante, debo recordar que EN NINGÚN CASO SE CUENTAN MÁS DE DOS “DÍGITOS”, y esta

observación podrá ser muy favorable a la imagen de un autor xifosuro... de no mediar la circunstancia apuntada en cuanto a la conservación de las impresiones (que responden a miembros que apenas han tocado el suelo). También para las impresiones del segundo par hay que recurrir a casos excepcionales para acreditar la presencia de los tres dígitos. De manera que no es posible definir este punto. No obstante ello, creo que es lícito decir que, en caso de haber existido tres pares de MIEMBROS (por lo menos), ellos deben haber sido SUBIGUALES.

d) Rastrilladas: NORMALMENTE las rastrilladas constan de lotes de seis impresiones subiguales, separados por distancias variables (dentro de límites moderados) y vinculados entre sí —aunque con hiatos o intervalos proximales y/o distales, o ambos— por surcos correspondientes al arrastre del miembro posterior, más exactamente al arrastre del dígito central (al que pueden acompañar, por breves trechos, los laterales). Tales surcos no son paralelos sino ligeramente curvos (con cavidad interior) y en algún caso algo sinuosos. Su grado de conservación es variable y, como para todas las impresiones por otra parte, está seguramente en relación directa con el grado de dureza del substrato. Otros surcos pueden existir en relación con las impresiones del segundo y primer pares, pero en estos casos se trata de breves segmentos de arco, convergentes en el caso del segundo par y divergentes en el caso del primero, diferencia que se explica porque en aquellas impresiones el surco TERMINA, y en cambio se ORIGINA en éstas. En lo que hace a los lotes, su característica es la proximidad recíproca de los diferentes pares de impresiones “autopodiales”, aunque su disposición relativa puede variar dentro de ciertos límites. Por lo general se aprecia a impresiones del segundo y tercer par aproximadamente en una misma línea, pero hay casos en que éstas se retrasan o anticipan. En general los miembros del primer par se imprimen algo adelantados, pero no es imposible tampoco que por lo menos una de las impresiones se retrase tanto como para ponerse en línea con una del tercer par. Este lenguaje traduce otras característica de los lotes; me refiero al desplazamiento relativo de los miembros de cada par, el que oscila entre límites más bien amplios. El apareo de las impresiones del tercer par es muy raro. Y en cuanto a la “luz” o distancia que media entre ambas impresiones de cada par, también es algo variable, pero por regla general las impresiones contralaterales del tercer par están bastante distanciadas;

to mismo aquellas del primer par (aproximadamente en la continuación hacia delante de sendas líneas ideales paralelas al eje de la marcha y que pasaran por las impresiones del tercer par) y más aún las del segundo par, por fuera de las impresiones del tercer par. Repito que esta distribución relativa vale sólo como caso general y que, por lo tanto, reconoce excepciones; notoriamente la de un caso de sobrepisado de las impresiones del segundo par por parte del tercer par de miembros. Parece ser también que a la diagonalización de la base pedial del tercer par ha de haber correspondido una diacronización de las batidas de cada miembro (es decir su implantación), ya que en muchos casos son observables diferencias de conservación que sin duda están relacionadas con una presión diferencial de los miembros sobre el substrato (y que es prácticamente incompatible con la batida sincrónica de ambos miembros, al estilo de la "corveta"⁸). Es probable que esta observación deba hacerse extensiva a los restantes pares de miembros. Lo cierto es que en gran cantidad de casos hay reducción en el número de impresiones de los lotes, y puede probarse que ella comienza por la ausencia de las correspondientes al primer par y se prosigue por las del segundo par, hasta muestras excepcionales en que sólo restan las del tercer par o bien solamente una de ellas. Aparte de las consideraciones obvias sobre la calidad del substrato y de las recién hechas sobre una casi segura asincronicidad de las batidas, la circunstancia apuntada revela claramente que el miembro posterior era el motor por excelencia. Una posible segunda función, como así aquellas inferibles para los otros miembros, veremos a su debido tiempo *infra*.

Lo mismo vale para la presencia de pisadas SUPERNUMERARIAS que, bien pueden interpretarse como implantación ocasional de otros miembros, bien como reimplantación de cualquiera de los pertenecientes a los tres pares distinguidos. Y en relación con esto debo subrayar que en ningún caso existen impresiones supernumerarias de otra categoría, es decir huellas de cola, caparazón u otras estructuras.

1.3.2. ?*Orchesteropus* sp. (Lám. VIII)

Las tres impresiones conocidas corresponden aparentemente al MIEMBRO POSTERIOR (tercer par de impresiones en *Orchesteropus*).

⁸ Al lector no escapará que si esto es real, una nueva dificultad surge al recordar que el animal va arrastrando ambos miembros. Me detendré en esto *infra*.

Esto se infiere de la circunstancia de aparecer dos de ellas como formando parte de una "base bipedal" de este miembro, en la cual ambas pisadas están separadas por 22,8 mm (medidos entre los extremos de ambos "talones"). Y en cuanto a la tercera impresión, aislada, en relieve, se asemeja mucho a las otras dos, si bien hay apariencia de un "espolón". En cuanto a la morfología general y proporciones relativas de las pisadas y aun de dicha base bipedal como fragmento de un lote, es idéntica a la concienzudamente descrita para *Orchesteropus*⁹, de modo que no he de detenerme en ella. No es imposible tampoco la presencia de restos de un surco caudal en la impresión en relieve. Una característica, sí, digna de remarcar es la claridad con que en estos rastros de mayor tamaño se aprecia el aspecto "lacertoide" de los dígitos, angostos, delgados, flexibles y rematados en punta neta¹⁰, aunque sin artejos visibles.

1.4. Afinidades de ?*Orchesteropus* sp.

Por todo lo dicho, opino que con la forma patagónica estamos en presencia de un representante sólo específicamente diferente, de mucha mayor talla, de *Orchesteropus atavus*, es decir por lo tanto perteneciente al género *Orchesteropus*. No obstante, con materiales tan incompletos no me atrevo a dar por sentada esta presunción y de allí el signo de interrogación que antepongo a la denominación genérica. En cuanto a la específica, no acuño un nuevo nombre para ella para respetar así las recomendaciones hechas por Peabody (1955) en cuanto a las características mínimas (de rastrillada) que una forma icnológica debe reunir para ser susceptible de nominación binominal.

⁹ Si bien, como en la mayor parte de los casos en esta forma, no es visible la estructura de "empuñadura de florete" descrita *supra*.

¹⁰ Lo que hizo hablar de "uñas filosas" a Frenguelli para *Orchesteropus*. Vale la pena mencionar que esta morfología es muy diferente de aquella de los "dígitos" de los *Xiphosura* (actuales), de aspecto espatuliforme.

2. ANÁLISIS TEÓRICO

2.1 *Análisis bio-morfológico*¹¹.

Henos aquí enfrentados al andar aberrante de un pequeño animal desconocido. ¿Qué imagen podemos llegar a hacernos de sus sistema de locomoción y de él mismo a través de sus icnitas? Obviamente, para llegar a una valedera seguiremos el método detectivesco de las eliminaciones sucesivas, y por consiguiente creo que una buena base de trabajo habrá de ser un cuadro sintético en el que se incluyan todas las formas de locomoción que puedan responder a tal rastri-llada. Para ello comenzaré por distinguir dos grandes grupos, el uno para incluir a los diferentes sistemas de LOCOMOCIÓN NATURAL, o SIMPLE, y el otro para aquellos de LOCOMOCIÓN ARTIFICIAL, o COM-PUESTA. Veamos qué significa esto; a continuación del cuadro hago las correspondientes aclaraciones.

Grupo A. Locomoción natural o simple.	A.1. Andares caminados.	A.1.1. Andar caminado propiamente dicho.
		A.1.2. Andar reptado.
	A.2. Andares saltados.	A.2.1. Salto (bipedal y polipedal).
		A.2.2. Galope de carrera.
Grupo B. Locomoción artificial o compuesta.	B.1. Con soporte sólido.	B.1.1. Patinaje o esquiado (Substrato: suelo).
		B.1.2. Balanceo (Superestrato: vegetación, etc.).
	B.2. Con soporte fluido.	B.2.1. Vuelo (Soporte aéreo).
		B.2.2. Salto con paracaídas (bipedal o polipedal). (Soporte aéreo).
		B.2.3. Natación. (Soporte hídrico).
		B.2.4. Salto con paracaídas (bipedal o polipedal). (Soporte hídrico).

¹¹ Por oposición a "análisis bio-estratigráfico". Esta distinción, útil en la práctica, ya fue establecida en mi trabajo de 1964 (a).

Aclaraciones:

1) Si incluyo la posibilidad de saltos bipedales es que imagino que el animal pudo haber saltado sobre base bipedal (miembro posterior) y haber impreso DESPUÉS los restantes miembros. La base polipedal no necesita aclaración.

2) Establezco una diferencia entre “natación” y “salto con paracaídas con soporte hídrico”, lo que se justifica si se piensa que en el primer caso pueden haber intervenido estructuras o dispositivos auxiliares (como branquias, movimientos de contracción, REMOS) para mantener al organismo separado del suelo (por tiempo teóricamente indefinido). En el segundo caso, sólo RETARDADORES del descenso. En el fondo es la misma diferencia que media entre el “vuelo” y el “salto aéreo con paracaídas”. Desde luego, no pierdo de vista el hecho de que un salto verdadero dentro del agua, sin un complemento, es prácticamente irrealizable.

3) Incluyo al “galope de carrera” entre los andares saltados porque en esencia realmente lo es. (Vide Hatt, 1932; Magne de la Croix, 1929; 1934; 1936; Casamiquela, 1964 a.) E incluyo sólo al galope de carrera (que posee “tiempos de suspensión en el aire”; VIDE Magne de la Croix, ídem; Casamiquela, 1964 a.) porque es el único que puede permitir la superposición de impresiones, ya que por lo menos uno de los miembros anteriores es retirado del suelo antes de la batida de los posteriores. Esto explica igualmente por qué no incluyo a otros andares, como el trote y la ambladura (*vide ídem*) entre los saltados. Desde el punto de vista de las rastrilladas son inseparables de los caminados (ya que si bien pueden permitir la superposición de pisadas, la rastrillada es siempre continua).

4) La denominación de “andar reptado” se utiliza aquí en el sentido de Magne de la Croix, es decir comprende al andar CAMINADO de los anfibios, reptiles en general y mamíferos primitivos, y se distigue de lo que aquí califico como andar “caminado propiamente dicho” —utilizado por los mamíferos en general y creo que por todos los artrópodos marchadores— por la conservación de “tiempos de parada de los miembros” (*vide* Magne de la Croix, Casamiquela, Ob. cit).

5) Y la última observación es que, si no yerro, son los distinguidos TODOS los sistemas de locomoción de posible aplicación a nuestro caso. Obviamente los andares ARRASTRADOS y aun otros aberrantes de

distinta naturaleza, como la “reptación geométrica” de las hidras¹², etcétera, se excluyen de manera natural. No obstante, queda todavía la posibilidad de andares MIXTOS, o de transición entre los ya expuestos. (Además, nada de lo dicho se refiere en absoluto al sistema de propulsión, que puede ser “a resorte”, “a chorro”, “a remo”, “con bastones de esquiador o propulsor”, etc., y también mixto).

Con todos estos elementos básicos en nuestro poder, comencemos pues el análisis.

De los andares del grupo A1, el “caminado propiamente dicho” (que podría por lo menos haber coexistido con el otro) se descarta de manera automática si se piensa que siempre existe separación, mayor o menor, entre los lotes. Y exactamente lo mismo vale para el “reptado”. Pasando al grupo A.2., en él me inmediato es posible eliminar al “galope de carrera” (propio de los mamíferos, es decir, cuadrúpedos), porque como carece de tiempos de parada, no puede dejar nunca rastrilladas de lotes hexapedales (y aun heptapedales). Los artrópodos, por su parte, no practican el galope de carrera ni ninguna clase de galope (que yo sepa), aunque sí, desde luego, otros andares saltados.

Resta el grupo A.2.1., el que rápidamente se descarta también si se recuerda que existe un caso de superposición de pisadas (lo que supone el retiro de miembros anteriores antes de la batida o arribo de los posteriores).

Pero aquí el lector habrá advertido quizá la posibilidad de un andar mixto o de compromiso, transicional entre el “salto anfibio” y el “galope de carrera”: supondría la combinación del salto con tiempo de parada propio de los anfibios (anuros) y el mecanismo particular de un galope avanzado del tipo “spring” (*vide* Hatt, 1932) o “brincado”, es decir, el “galope de carrera de la tercera categoría” de Magne de la Croix (*vide* Casamiquela, 1964, 76 y sigs.). Provisionalmente se lo podría denominar “galope con tiempo de parada”. Analizaremos *in extenso* esta hipótesis (1) *infra*.

Pasemos ahora al grupo B de formas de locomoción. Dentro de él es posible eliminar de inmediato al “patinaje o esquiado”, en tal

¹² Sugestión que agradezco al biólogo chileno Patricio Meneses. Desde luego las hidras u organismos semejantes carecen de verdaderos pies (digitados), y aunque los tuvieran, los lotes de impresiones serían alternos, porque el animal rota sobre sí mismo. E imaginar tal rotación para otras formas es imposible, por la presencia de surcos.

caso bipedal (y sobre el miembro posterior). En efecto, del análisis de los lotes se desprende que: 1) no hay en muchos casos anticipación suficiente de los miembros del segundo par como para que funcionen a manera de bastones de esquiador o propulsores; 2) según toda la evidencia, el animal trazaba el surco con el dígito central del pie, INVERTIDO, lo que se desprende de los casos en que el surco se hace triple y las tres líneas convergen en el extremo. Además, es muy difícil, prácticamente imposible, explicar la superposición de las pisadas con este método.

La posibilidad B.1.2., es decir, el “balanceo” o avance con los miembros anteriores a través de ramas u otros elementos, a la manera de los simios, es utópica y creo que sólo tiene un interés teórico. Queda prácticamente eliminada, además, por el sobrepisado, la presencia de surcos en las impresiones del segundo par, etc.

Algo semejante sucede con el vuelo, al que se opone, aparte de las mismas consideraciones anteriores, la regularidad de las rastrilladas. (En efecto, con toda probabilidad las impresiones aisladas, con aspecto “ornitoide”, no se deben sino a la dureza diferencial del terreno).

La categoría B.2.2., o “salto con paracaídas”, queda igualmente eliminada por el problema de la superposición de las pisadas..., a menos que la combinemos con otra categoría; en tal caso surge como una variante de nuestra hipótesis (1), o “galope con tiempo de parada”, y la notaré como (1') para remitirla a análisis posterior.

Restan la natación y el “salto con paracaídas en medio acuático”. En cuanto a la primera, o natación, propiamente dicha, se descarta por la misma razón fundamental que el vuelo. Y como el salto subacuático también se descarta por definición de salto, según vimos..., surge de nuevo la posibilidad de un andar mixto, o hipótesis (2), que denominaré provisionalmente “natación galopada”.

Vayamos, pues, al análisis de las dos hipótesis restantes, a saber:

(1) “Galope con tiempo de parada” y su variante (1'), “galope con tiempo de parada y paracaídas (aéreo o hídrico)”.

(2) “Natación galopada”.

La hipótesis (1), con su variante (1'), supone —si no yerro— a un vertebrado, ya que si bien en el salto de los artrópodos puede existir el tiempo de parada, es absurdo imaginar a un artrópodo SOBREPISÁNDOSE con el miembro posterior las impresiones dejadas por los anteriores. El tiempo de parada es, en cambio, típico de los ver-

tebrados continentales primitivos, y está presente en el salto de los Anuros. Vaya una aclaración sobre este aspecto para el lector no familiarizado con el asunto. La haré con la transcripción de algunos párrafos de mi trabajo de 1964 (p. 76 y siguientes), dedicados a la "filogenia de los andares", elaborada por Magne de la Croix: "Su edificio reposa sobre tres LEYES FUNDAMENTALES, o quizá mejor CLAVES: 1ª) La tendencia general a la reducción de las bases de sustentación, que debieron pasar de cuadrupedales con alternancia de tripedales, a unipedales; y a la disminución de los "tiempos de parada" de los miembros. 2ª) La equiparación del movimiento de los miembros, considerados individualmente, con el movimiento pendular (normal e invertido). 3ª) La tendencia a la desincronización progresiva del bípedo anterior con respecto al posterior, considerados como péndulos, en los andares caminados.

"En posesión de ellas, Magne de la Croix comienza por definir a los andares REPTADOS (ALLURE RAMPÉE = CRAWLING) y CAMINADOS, cuya diferencia fundamental resulta consistir en la existencia de una "parada del pie en el suelo" en aquéllos, parada que se produce 'entre dos evoluciones del miembro como péndulo normal e invertido y viceversa'. Es decir que si se recuerda que cada miembro funciona como péndulo normal (3 PERÍODOS, que corresponden a sus tres posiciones) e invertido (3 PERÍODOS alternativamente (=6 PERÍODOS en total; en realidad 4 'evolutivos' y 2 de 'interevolución', pero todos de idéntica duración), la diferencia entre un andar reptado y uno caminado estriba en que en aquél hay tiempos de parada entre las dos SERIES de posiciones, normal e invertida, y en éste tales tiempos de parada no se producen y por tanto las SERIES son continuas. En los andares SALTADOS hay además 'tiempos de suspensión completa del animal en el aire', no evaluables —o no evaluados— en períodos de péndulo. Y por fin, en los por él llamados andares REPTILIANOS SALTADOS se combinan los tiempos de suspensión con los de parada".

Y bien: ¿cómo podría haber marchado un pequeño vertebrado en tal andar y cómo se explicarían los lotes polipedales de impresiones? Las respuestas no son en realidad complicadas, a la luz de lo transcripto. Obviamente el animal saltaría, con propulsión posterior, caería sobre las "manos" (nuestro segundo par de impresiones) y recogería las patas (nuestro tercer par), aunque POR ADENTRO de las manos, separadas, es decir a la inversa de lo que sucede entre los mamíferos. En el momento de depositar los pies volvería a proyectar

las manos (con lo que posibilitaría el sobrepisado). La reimplantación de las manos, a su vez, más adelante (primer par), explicaría simple y naturalmente el número normal de seis impresiones —amén de la diferencia de intensidad de las impresiones. De tal modo el animal estaría en condiciones de iniciar un nuevo salto, con lo que se explicaría también a perfecta satisfacción la inversión en la disposición de los breves surcos presentes en el primero y segundo par de impresiones. Es decir, se trataría, pues, de un andar perfectamente mixto: un “galope de carrera” con tiempos de parada. Analicemos a continuación las observaciones (preferentemente objeciones) posibles a partir del análisis de las rastrilladas.

a) ¿Cómo se explica la existencia de lotes de más de seis impresiones? Muy fácilmente, si se piensa que el animal tenía tiempos de parada en el suelo, es decir, podía permanecer en él cualquier cantidad de tiempo. Es decir, que le era perfectamente posible reimplantar un miembro en cualquier dirección.

Ejemplos. — Explicación de la rastrillada nº 2610: Hay una pisada supernumeraria, retrasada y prácticamente retrovertida, que parece a primera vista impresa por un pie (tercer par), pero como el surco correspondiente vincula a ambos pies normales (es decir, de ambos lotes), evidentemente no se trata de un pie sino de una mano (segundo par). Es decir, parece como que el animal tendiera a caer de lado y para prevenir este accidente evertiera una mano, no importa si antes de asentarla en el suelo en su lugar normal o después de realizada esta acción (ya que nada se opone a que retomara el suelo, después del salto, con las manos dirigidas hacia afuera o atrás; esto suele suceder en el salto anuro).

b) ¿Cómo se explica la existencia de lotes de menos de seis impresiones? Ella se explica, en general, por la diferencia en la dureza del sedimento. No obstante, existe un caso en que vale la pena analizar las cosas más detenidamente.

Análisis de la rastrillada nº 2670 Ba - 2672 a (láms. VI y VIII). Se trata de una amplia serie de lotes perfectamente tetrapedales, distanciados regularmente entre sí, y en los que las pisadas de manos y pies, en general muy próximas, terminan por superponerse de manera alternada (es decir, el pie derecho a la mano de ese lado en un caso y el izquierdo a la izquierda en otro) e incluso, en un caso, aparentemente al mismo tiempo (*vide* lám. VI). En tal rastrillada la ausencia de impresiones anteriores se explicaría perfectamente bien si

—coincidiendo precisamente con la presencia de superposición— se aceptara que el animal marchaba a cierta velocidad y por consiguiente los miembros anteriores cumplían su período SUPLEMENTARIO de evolución en el aire, sin necesidad de volver a posarse en el suelo. Es el caso de los galopes mamíferos avanzados.

c) ¿Cómo se explica la presencia de un surco que en muchos casos prácticamente encadena a los lotes sucesivos en las rastrilladas? Esta es quizá la pregunta más engorrosa de todas las posibles. No obstante, la presencia de surcos pediales casi continuos es perfectamente compatible con el andar inferido si se piensa en una suerte de marcha torpemente agazapada, a la manera de los sapos actuales, en la que a la implantación de ambas manos en el suelo siguiera una retracción de las patas hasta la línea de las manos y un levantamiento de éstas contemporáneo (y no anterior) con la imposición de los pies. Como contraprueba valdría precisamente el ejemplo recién analizado de la rastrillada n^{os} 2670-1672: en ese caso, en que evidentemente las manos fueron retiradas ANTES de la implantación de los pies... no hay surcos visibles (ni reimpresión de las manos, como vimos).

Únicamente un andar de tal naturaleza podría explicar la presencia de surcos tales, ya que es sabido que tanto en el salto anuro (*vide* Gans, 1961; Stokely y Berberian, 1953) como en los galopes de carrera (*vide* Casamiquela, 1964a) los miembros abandonan por completo el suelo. En el primer andar, casualmente, la altura alcanzada por el cuerpo en el salto tiene extrema importancia con relación a la distancia a cubrir.

d) Una nueva objeción desde el mismo ángulo podría referirse a los casos en que la distancia entre lotes es muy grande. Si se echa un vistazo a las tablas de medidas se advertirá, no obstante, que tal distancia nunca es exagerada, en particular si se recuerda que el único caso en que se registra una distancia netamente superior a los 100 mm es muy dudoso por la mala calidad de la rastrillada. Pero aun en tal ejemplo (y en otros de 100 y 90 mm) creo que no existe real inconveniente. Piénsese que en un pequeño anuro tomado al azar las proporciones son, por ejemplo, para un largo de 15 mm del autopodio, 6,5 mm para el metapodio, 15 mm para el acropodio y 15 mm y otros 15 mm, respectivamente, para el zeugopodio y estilopodio del miembro posterior; y 9 mm, 8 mm, 8 mm, y 8 mm, 8 mm (zeugopodio y estilopodio), respectivamente, para el miembro anterior. Y todo esto con relación a 34 mm de largo del cuerpo, lo que

daría para el animal idealmente extendido una longitud total de 135,5 mm (con la cual salta normalmente unos 260 mm...). ¿Cuáles serían en *Orchesteropus atavus*? Si se parte de un autopodio de por lo menos 5 mm, creo que imaginar una pierna de alrededor de 30 mm en total no es por cierto descabellado, y ello sumado a un largo de cuerpo de unos 40 mm, ya da perfectamente los 100 mm de largo ideal (a los que hay que sumar el intervalo de salto verdadero, es decir, el espacio durante el cual los pies no tocaron el suelo). Esto significa que en el caso de la rastrillada n° 2607, por ejemplo, en que la distancia entre lotes es de 88,4 mm, la continuidad del surco por espacio de 61 mm es perfectamente normal.

e) La presencia de los breves surcos presentes en los dos primeros pares de impresiones, y su disposición, se explican, en cambio, de manera admirablemente natural, casi necesaria para la hipótesis, con el sistema de locomoción inferido. Así, al segundo par, que correspondería a la imposición de las manos, pertenecen sendos segmentos de arco POSTERIORES y en cierta medida convergentes; en cambio el primero, implantado prácticamente desde arriba y sin impulso, no puede poseer surcos posteriores..., pero sí es legítimo y esperable que los tenga ANTERIORES, es decir, originados por su levantamiento y no por su implantación.

f) Los “andares de perro”, es decir, las rastrilladas en las que algunos lotes, o pisadas dentro de ellos, se disponen algo sesgadas con respecto al eje de la rastrillada, se explican perfectamente como provocadas por lucha contra el viento de costado..., o bien no se explican, como no se explica tal andar en los perros actuales (según recuerda Caster, 1938).

Pasemos ahora a mencionar algunas observaciones EN FAVOR de la interpretación anterior, siempre desde el punto de vista de la rastrillada.

g) La ausencia de impresiones supernumerarias de otra naturaleza (huellas de cola, branquias, exoesqueleto, etc).

h) En relación con esto, la posibilidad de que el animal careciera de cola, y en relación con la reducción del número de dígitos, hubiera logrado tempranamente una cierta adaptación para el salto, lo que significaría una paralelización anticipada de las especializaciones anuras (cosa perfectamente coherente con el sistema de locomoción inferido, algo más avanzado que el de los Anuros, según veremos, pero dirigido en su misma dirección).

Y antes de pasar a las observaciones con respecto a las pisadas, dos palabras en cuanto al andar inferido en sí. Respetando el orden, comenzaré con una objeción, en realidad fundamental si se la realizara con criterio bio-estratigráfico, aunque este enfoque sería considerado después.

i) ¿Es teóricamente posible la existencia de un andar como el inferido? La respuesta es que para un vertebrado no solamente es posible sino que tal andar había sido ya en cierto modo anticipado por Magne de la Croix cuando se preguntaba si “ciertos animales podrían haber llegado al “ricochet”¹³ por el camino del salto cuadrupedal” (vide Casamiquela, 1964a, 79). Ignoro si el autor mencionado consideraba a las etapas deducidas del presente estudio, pero lo cierto es que un andar como el supuesto para la rastrillada n° 2670-2672 es precisamente el último posible antes del RICOCHET. Claro que por cierto el andar (o los andares) aceptados por esta hipótesis para *Orchesteropus* serían más avanzados que el de los anuros, lo que supone un desarrollo también superior del sistema nervioso.

j) La contraparte, u observación favorable a la realidad de un andar de esta clase está proporcionada, en cambio, por casos como el de la rastrillada n° 2610 (lám. III), en que hay (aparentemente al menos) reimplantación de un miembro en una nueva dirección, lo que supone una cierta plasticidad de los mecanismos nerviosos.

Hecha esta rápida exposición de posibilidades negativas y positivas a través del análisis de las rastrilladas, hagamos ahora lo propio con el análisis de las pisadas en sí. Como en los casos anteriores, comenzaré por las objeciones posibles.

k) Morfología general de las pisadas, perfectamente aberrante para un vertebrado.

l) En relación con ello, ausencia aparente de artejos en los dígitos.

m) Desigualdad en la nitidez de impresión de ambos pies, a primera vista impropia de un saltarín bipedal.

A las que se contraponen, en cierto modo:

n) La SUBIGUALDAD de los miembros inferidos, más propia de un vertebrado que de un artrópodo, si se recuerda el escaso número de impresiones. Veremos esto mejor *infra*.

o) La presencia de sólo tres dígitos, adaptación correlacionada con lo avanzado del sistema de locomoción.

¹³ Andar bipedal del canguro o del jerbo.

Creo que es preferible realizar el balance después de considerados los otros andares posibles. Pasemos a ellos.

(1') "Galope con tiempo de parada y paracaídas (aéreo o hídrico)".

Esta variante de la hipótesis (1), aunque muy teórica, podría resultar importante en la explicación del problema de la continuidad de los surcos pediales. Consideremos la primera posibilidad, es decir, "con paracaídas aéreo". Objeciones:

p) Es necesaria la presencia de estructuras especiales (aliformes, o membranas) que son un poco difíciles de concebir, en especial si se recuerda precisamente que el animal no desprende prácticamente el miembro posterior (?) del suelo y que tales estructuras evidentemente habrían de ser independientes de manos y pies. No obstante, una estructura membranosa semejante a la presente en *Draco fimbriatus*, la lagartija javanesa, por ejemplo (*vide* Schmidt *et alii*, 1960)¹⁴, desplegada al unísono con los miembros, podría haber cumplido quizá la función requerida.

q) Una segunda pregunta es: ¿por qué el animal no despegaba entonces los pies del suelo? Más importante, por cierto, habría sido una disposición semejante en el agua, a la manera de un verdadero FLOTADOR. Es decir, que estamos en la segunda variante de la hipótesis (1'), que concibe a un animal marchando DEBAJO DEL AGUA.

A ella se oponen, por lo pronto, los puntos *m*, *o* y *q*.

Por el contrario:

f) El andar diagonalizado, "de perro", se explicaría bien por la presencia de corrientes subacuáticas.

Resta sólo la hipótesis (2). Vayamos a ella.

(2) "Natación galopada".

Como en el caso anterior, el soporte material es el agua, pero a diferencia de él, el animal no se habría limitado en este andar a atenuar su descenso por medio de estructuras especiales, sino que habría contado con dispositivos (aletiformes, de contracción, vibratorios, etc.) que le permitirían una verdadera natación, aunque, por lo visto, de muy escasa autonomía de recorrido. (Todo esto es prácticamente incompatible con el modelo vertebrado, de manera que el poseedor de tan aberrante medio de locomoción habría de ser forzo-

¹⁴ También los anuros pueden poseer una forma elemental de paracaídas, dado por membranas interdigitales. *Vide* nuevamente Schmidt *et alii*, *OB. CIT.*

samente un artrópodo). Es decir, que el animal habría marchado, subacuáticamente, del siguiente modo: el impulso original estaría dado igualmente por el miembro posterior, el que a continuación restaría como un aparato ESTABILIZADOR o incluso INDICADOR (sensorial) ¹⁵. El animal se sostendría en el agua —a través de un breve trecho— por medio de dispositivos natatorios especiales y luego descendería el miembro ambulatorio anterior (o uno de ellos, según veremos) y tocaría tierra con él muy brevemente, ya que, llevado por la inercia del impulso el cuerpo continuaría su desplazamiento hacia adelante. De este modo sería el turno de tocar tierra al segundo par de miembros ambulatorios (participantes), a su vez elevados antes del arribo del par posterior o propulsor (es decir, posterior de los participantes). Casualmente este ORDEN DE BATIDAS —un perfecto “galope de carrera acuático”— es lo que me hizo descartar al simple paracaídas y aceptar un sistema cualquiera de natación, ya que el animal posa las extremidades y luego las retira ¹⁶.

Pasemos a las observaciones.

a') ¿Cómo se explica que sólo en un par de rastrilladas haya más de seis impresiones? Analicemos la n^o 2610 (lám. III), en que aparecen siete, por ser mucho más clara.

Hay que comenzar por decir que la objeción es realmente seria, ya que en tal caso la séptima o impresión supernumeraria debió corresponder a un miembro ANTERIOR al primer par normal (o funcional) porque lo lógico es que el propulsor sea el ÚLTIMO par, y sabemos que no pertenece a éste el miembro reimplantado desde el momento en que los surcos pediales son continuos. Pero es que si esto es así la impresión supernumeraria debió estar adelantada con respecto al resto del lote y no retrasada... E insisto en que pensar que el animal se impulsaba por medio del penúltimo par de patas ambulatorias (en vez del último) es absurdo: aparte de que en los Xifosuros, por ejemplo, llevan hasta el nombre de “propulsores” (PUSHERS) se hace imposible prácticamente imaginar que lo llevaran DE AUXILIO colgando por detrás del penúltimo par, el que a su vez iba tocando continuamente el suelo. Y esta misma objeción vale si se imagina a este hipotético par posterior como siendo empleado

¹⁵ A la manera de los “avisa-veredas” de los automóviles actuales.

¹⁶ Incluso existe la posibilidad de que los mismos miembros anteriores, retirados por simple acodamiento (es decir, encogidos), sirvieran como paletas natatorias, aunque tal posibilidad es extremadamente improbable.

en la natación, ya que la presencia de movimiento alternado en un par y la ausencia de movimiento en el contiguo AL MISMO TIEMPO son imposibles según todo lo que sé acerca de andares.

b') ¿Cómo se explica la existencia de lotes de menos de seis impresiones, notoriamente de cuatro constantes en la rastrillada n° 2670-2672? Obviamente, ambos casos suponen variantes de importancia en los reflejos nerviosos, difícilmente compatibles con el nivel inferible para los artrópodos (primitivos).

c') ¿Cómo se explica la presencia de un surco pedial prácticamente continuo, es decir por qué el animal no levantaba los pies del suelo? La respuesta es que quizá utilizaba los miembros posteriores (?) a manera de estabilizados o indicadores de distancia (como los "avisaveredas" aludidos *supra*).

e') ¿Cómo se explica la disposición de los surcos de los miembros anteriores, reiteradamente señalada? ¿Por qué ha de ser invertida y no idéntica en ambos miembros? Podría pensarse, desde luego, que el animal ATERRIZABA abruptamente con el primer par de miembros (funcionales), pero de cualquier modo es muy difícil imaginar un comportamiento diferencial de los distintos pares.

g') ¿Por qué nunca hay impresiones supernumerarias (exoesqueleto, telson, branquias, etc.), tan frecuentes en las rastrilladas de invertebrados? La única explicación posible para este importante punto aunque de orden negativo) estaría dada por un desarrollo particular de los miembros y por ende la existencia de una amplia distancia desde el cuerpo del animal al suelo.

Y luego una más:

r') ¿Por qué las pisadas en los lotes no se distribuyen de otro modo, es decir en tres pares similares, con idéntica luz (o separación) entre ambas impresiones contralaterales? Desde luego, ello ha de estar relacionado más con la morfología del autor que con el sistema de locomoción empleado.

En cambio, se vuelven favorables a la hipótesis las observaciones:

d') Es decir, la amplia distancia entre lotes en algunos casos.

f') Los "andares de perro", es decir en este caso motivados por las corrientes de agua.

Como en el examen anterior, antes de pasar al análisis de las pisadas en sí me detendré brevemente en el problema del aberrante andar inferido:

i') ¿Es teóricamente posible un andar como el inferido? La respuesta es desde luego afirmativa, aunque no se conoce —que yo sepa— nada semejante ni en el mundo actual ni a través de impresiones fósiles.

s) ¿Por qué, pues, si el animal era capaz de nadar, no lo hacía sobre distancias mucho más considerables? Ignoro la respuesta, presuntamente relacionada con particularidades del sistema nervioso (?).

Y pasemos ahora al análisis de las pisadas:

n) Recordemos lo dicho con respecto a la morfología subigual de los miembros, más propia de un vertebrado que de un artrópodo (si se tiene presente el escaso número de impresiones presentes. De nuevo remito al lector al análisis final, en *infra*). Aunque debo recordar, por un lado que si alguna diferencia de tamaño existe es a favor del segundo par y no del tercero, y por el otro —en contraposición—, que bien podría ser que el primer par poseyera dos dígitos en lugar de tres...

Pero en cambio son favorables a la idea de un autor artrópodo:

k) La morfología general de las pisadas. (Muy importante).

l) La ausencia aparente de artejos en los dígitos.

m) La desigualdad de impresión de las pisadas, ya que los miembros de cada par pueden haber estado disociados en las batidas (aun el miembro posterior, o el considerado como tal, en el momento de la implantación).

2.1.1. Balance preliminar

Antes de pasar al análisis bio-estratigráfico de los materiales en estudio creo importante hacer un rápido balance preliminar de los resultados obtenidos, que nos permita fijar ideas y despejar un poco el panorama.

Por lo tanto se habrá advertido que la variante (1') de la primera hipótesis —por otra parte innecesaria— es extremadamente dudosa. Creo que puede descartarse sin inconvenientes. En cambio, entre las dos hipótesis restantes la elección es muy difícil. Estimo que si recordamos el hecho de que en muchos ejemplos de pisadas de vertebrados **PROBADOS** la presencia de artejos no es evidente, los argumentos de algún peso en contra de la interpretación vertebradológica son escasos: a saber la forma de las pisadas (que suponen miembros de morfología

muy particular) y quizá la desigualdad de impresión de algunos PIES. Desde luego esto último carece de importancia, porque nada se opone a que el animal cargara el peso más sobre un miembro que sobre el otro; y en cuanto a la objeción anterior, la respuesta es que había de ser esperable encontrar estructuras aberrantes en vertebrados tan primitivos y de locomoción etambién tan aberrante... No obstante, no dejo de advertir que esta observación, u objeción si se prefiere, tiene verdadera fuerza y es la única que puede hacer tambalear a todo el edificio. Vuelvo sobre esto *infra*.

En cambio los argumentos en contra de la otra interpretación, o hipótesis (2), como los señalados bajo las lestras *a* (, *b*), *d*), *g*) y *s*) son bastante serios, y si al todo se suma el ABSURDO de una locomoción semejante... hay que convenir en que a través de este primer balance la hipótesis (1), o interpretación vertebradológica, resta como la más plausible.

Y como complemento de este balance vayan algunas palabras sobre los aspectos clasificatorios formales inferibles.

2.1.2. *Afinidades y ubicación sistemática.*

Hipótesis (1): Desde un punto de vista puramente teórico creo que lo más lógico sería clasificar a *Orcheteropus* (y la forma afín) como un anfibio avanzado o bien un reptil primitivo. Habla en tal sentido la extraordinaria especialización de su andar, casi terminal por la vía del "salto reptiliano" o andar "skirterpético" de Magne de la Croix (vide Casamiquela, 1964), que es el practicado por los anuros actuales. Como dije, bastante más avanzado que este andar, ya especializado. En correlación con él hay que tomar en cuenta la notable especialización anatómica inferible para *Orcheteropus*. No obstante ello, y siempre desde este enfoque puramente especulativo, los mamíferos, nivel más alto en el desarrollo de los andares, como así los reptiles superiores, se descartarían por la existencia de tiempos de parada, incompatibles con los ANDARES CAMINADOS de estos grupos. Nada más por ahora en este acápite. Ahondaré en el problema en el correspondiente al análisis bio-estratigráfico.

Hipótesis (2): Ya en la hipótesis invertebradológica, desde luego la presencia de apéndices de las características inferidas (o inferibles) y aun el sistema de locomoción posible, tan avanzado, ubican a la forma en estudio en los Artrópodos. Dentro de este gran grupo, no obstante, son escasas las formas que podrían responder a la morfología y

el andar de *Orchesteropos*. A saber: entre los Proartrópodos los Trilobitomorfos, y entre los Euartrópodos sólo un grupo de Quelicerados, los Merostomos. La morfología de los miembros descarta rápidamente a Arácnidos y Pantópodos (Picnogónidos) entre los Quelicerados y a Crustáceos y Miriápodos (Picnogónidos) entre los Antenados o Mandibulados. Restan sólo los Insectos dentro de este gran grupo, pero ellos a su vez se descartan si se recuerda que la forma en estudio debió poseer por lo menos cuatro pares de patas. Los Trilobitomorfos, en general, se eliminan a su vez de inmediato por el excesivo número de apéndices ambulatorios, que se haber estado presentes en *Orchesteropos* tendría que haber dejado huellas en alguna muestra¹⁷. Por otro lado, si bien los Trilobitas, por ejemplo, muestran en algún caso un PRETARSO (“autopodio”) trifurcado, la morfología de las espinas es perfectamente diferente de la observada en las impresiones en estudio (*vide* Harrington, 1949, fig. 57 y especialmente Seilacher, 1962, fig. 2).

Guiado en particular por el “aire de familia” que las pisadas muestran con aquellas de *Paramphibius*, por ejemplo (*vide* Willard, 1935; Caster, 1938), probablemente un Xifosuro después del profundo análisis de Caster, y con otras muchas atribuidas a representantes de este grupo (como señala el propio Caster, normalmente tomadas por huellas de vertebrados; cf. Gregory, 1937; Heyler y Lessertisseur, 1962) creo que lo más racional es centrar nuestra atención directamente en los *Xiphosura* (Clase *Merostomata*).

No obstante, hemos aquí enfrentados de inmediato a una primera dificultad. “De acuerdo con Woodworn (1867), los limuloideos y los euriptéridos (tribu *Poelecipoda* de McCoy, 1854) están caracterizados por sus pies torácicos ambulatorios didáctilos”, ha apuntado Caster (1938, 4)¹⁸. Obviamente éste no es el caso de *Orchesteropos*, y

¹⁷ Esto amén de que las impresiones individuales de los miembros de los Trilobitas dejan impresiones muy diferentes de aquellas de *Orchesteropos* (*cf.* por ejemplo Seilacher, 1962, fig. 2).

¹⁸ Vale la pena agregar dos palabras en cuanto a nomenclatura y morfología y distribución de los apéndices en *Limulus* actual, como referencia (de acuerdo con Owen, 1873, y Woodward, 1865-78, *fide* Caster, *ob. cit.*, 12 y 13). Detrás de las ANTÉNULAS existen cinco pares de GNATÓPODOS (o “patas ambulatorias” *auctorum*), de las cuales el primero, las ANTENAS, rara vez se imprime en el suelo. Los tres pares siguientes, similares pero de tamaño creciente, se denominan MANDÍBULAS (el primero) y MAXILAS; en conjunto, ENDOGNATOS. Por fin, el último par de GNATÓPODOS son los MAXILIPES o ECTOGNATOS, vulgarmente “propulsores” (PUS-

podría sentirme tentado de abandonar el asunto de no saber, por lo pronto, que en las patas posteriores existe un sistema de ESPINAS (“pusher blades” *vide* Caster) complementarias ubicadas en la unión de los dos segmentos distales (*propodos* y *dactylus*) que se imprimen perfectamente en el suelo a manera de “dígitos” (*vide* Caster, *íd.* fig. 3). Y además, por el propio Caster (*íd.*, p. 25), que el número de tales espinas presenta una cierta variabilidad, ya que si bien el número normal es de cuatro se han contado cinco en distintas ocasiones (lo que explicaría ese número precisamente en *Paramphibius*). Además he visto personalmente en el Instituto Geo-paleontológico y Museo de la Universidad de Tubinga pisadas de un Xifosuro del Supra-Bundsstein de Nagold (sur de Alemania), que muestran claramente tres “dígitos”. Y de no saber, en fin, complementariamente, que por lo menos en algún representante fósil de este grupo singular todos los miembros ambulatorios fueron subiguales y precisamente contruidos sobre el patrón del posterior. Me refiero al hallazgo de *Weinbergina* (Infradevónico), forma incluida en el suborden *Synziphosurina* (*vide* Stormer, 1955), y que, gracias a un azar feliz, conservaba todas sus patas ambulatorias. Y bien, es curioso observar allí, aparte de un amplio desarrollo de los miembros (Richter, R. y E. 1929, figs. 3 y 4) la presencia en todos de dos espinas, a las que ha de sumarse (a manera de APÉNDICE CAUDAL en la marcha) un último segmento o DÁCTILO, desde luego también bifurcado. Es decir que desde este punto de vista anatómico, o más concretamente, referido a la anatomía de los miembros, las objeciones fundamentales podrían ser soslayadas.

Restan, por cierto, las objeciones referidas a la rastrillada y al andar en sí de *Orchesteropus*. Pero vamos a suponer, por un momento, que se trata de una relación de causa y efecto, es decir que precisamente es el andar aberrante de nuestra forma el que explica la ausencia de impresiones supernumerarias en la rastrillada (aunque siempre será difícil explicar por qué faltan en todos los casos, aun en aquellos en que los lotes de impresiones se aproximan tanto como

HERS). Los últimos dos segmentos de cada miembro se denominan respectivamente PRÓPODO (*propodos*) y DÁCTILO (*dactylus*). En las patas simples conforman entre ambos una QUELA a manera de pinza. Y en los maxilipies un apéndice aguzado y más largo, móvil, o UNGUIS, y una espina también móvil, conforman una “pseudoquela”. Por cierto este último segmento deja siempre su rastro (normalmente bifurcado), por detrás de las “hojas impulsoras” ya mencionadas, digitiformes.

para hacer pensar que el animal prácticamente CAMINABA). Restará siempre explicar el sistema de locomoción, tan particular de acuerdo con el análisis teórico realizado ¿Existen antecedentes de andares semejantes entre los Xifosuros? No, que yo sepa. No obstante, el bello trabajo de Caster contiene valiosas referencias a la locomoción de estos animales (con buena bibliografía). Casualmente se refiere también a la natación¹⁹ a ras de suelo y apunta que “esta operación deja un rastro que consiste en ondulitas hechas por el abanicado de las branquias, raspaduras ocasionales hechas por los pies quelicerados y ocasional canal o surco hecho cuando el telson es bajado para impulsar al organismo desde el suelo, y una ocasional impresión de propulsor” (ob. cit., p. 16). Por cierto la diferencia con el andar inferido para *Orchesteropus* —sobre todo si se recuerdan el presunto papel de los miembros posteriores y la periodicidad de los descensos— es bastante grande, aunque no es necesario crear un abismo entre ambas formas de locomoción. A título provisional, y a falta de otras direcciones de investigación, creo que debemos aceptarla como posible.

Ahora sí pasemos al análisis bio-estratigráfico.

2.2. *Análisis bio-estratigráfico.*

Desde este enfoque, obviamente, la balanza se desequilibra sensiblemente en sentido contrario, es decir en favor de la hipótesis invertebradológica. Basta para ello recordar que los primeros vertebrados continentales conocidos datan casualmente del Suprasedevónico. Y con ellos estamos en presencia de animales perfectamente PISCIFORMES y por consiguiente de morfología —y desarrollo nervioso— muy alejados del MODELO que habría de satisfacer los requerimientos de la locomoción particular inferida para *Orchesteropus*.

Pero como desde un ángulo meramente teórico nada se opone a que los vertebrados hayan ganado la tierra firme mucho tiempo an-

¹⁹ La natación es practicada a través del “uso de los apéndices prosomales, plegamiento del escudo contra el cefalotórax, ondulación del opérculo y las branquias, y operación de remado del telson. Aparentemente cualquier combinación de estos órganos es posible y resulta una forma de natación”. Caster no menciona la característica de los xifosuros de nadar con el cuerpo invertido (*vide* Waterlot, 1953, 550). Este autor también señala (*ibid.*) que en el andar caminando el animal se apoya en el telson, lo que desde luego sería incompatible con muchas de las rastreadas en las que tal huella no está presente.

tes —idea incluso sostenida por varios investigadores—, me es necesario de cualquier manera discutir las presuntas vinculaciones y correlacionada ubicación sistemática posible de nuestro icnogénero en el *phyllum Vertebrata*. Siempre a la luz del enfoque bio-estratigráfico, lo lógico es pensar *prima facie* en los Anfibios. Como en esta CLASE —si bien realizadas en tiempos posteriores, ya que los Anuros se originan en el Triásico— existen incontestablemente las POTENCIALIDADES necesarias creo, repito, que sería especulación estéril la de imaginar por ahora una CLASE diferente, *sui generis*, para ubicar a *Orcheteropus*. En cambio su asignación a nivel más bajo sí es un problema difícil, presuntamente no solucionable en el estado actual de nuestro conocimiento de los anfibios primitivos. Analicemos.

Descartado entre los Apsidospóndilos²⁰ el grupo de los *Ichthyostegalia*, el único devónico conocido, por la morfología “pisciforme” y la talla incluso de sus representantes, corresponde centrar nuestra atención en los anfibios del Carbonífero Inferior, lo que descarta a los Raquitomos, Trematosaurios y Estereospóndilos entre los *Temnospondyli*, y a los Seymouriamorfos entre los *Anthracosauria*. Restan de este último grupo los Embolómeros y, desde luego, los Lepospóndilos entre los *Urodelomorpha*. Pero la enorme distancia entre cinturas descarta de inmediato a aquéllos... y haría lo propio con éstos de no mediar en su favor la existencia de una plasticidad particular, la que, sumada a la presencia de representantes de muy pequeña talla, hará que proceda en cambio a detenerme en este grupo.

Al hablar de plasticidad no entiendo referirme solamente a los Aistópodos, serpentiformes (aunque supracarboníferos) y aun los Nectridios, de larga cola aplastada y cráneos aberrantes, sino a los mismos Microsaurios, los verdaderamente interesantes para nosotros por el hecho de ser conocidos desde el Infracarbonífero. Además, suman a estas características su extrema pequeñez, de alrededor de 10 cm entre sus formas más antiguas, y el hecho de que “sus más ancianos representantes ofrecen ya una gran diversidad de tipos, lo que muestra que ignoramos el debut de su historia” (Dechaseaux, 1915, 293). Quizá habría que agregar todavía su FISONOMÍA REPTILIANA, que ha hecho que algunos autores los incluyeran —y los incluyan— entre los reptiles. Pero desde luego nada más.

Sólo si se recuerda que los primeros Microsaurios fueron encontra-

²⁰ Sigo la clasificación de Lehman (1955), aunque sin considerar como grupo separado a los Filospóndilos.

dos gracias a su casual conservación en verdaderas trampas naturales proporcionadas por los huecos de los árboles (ibid, 288) y que por consiguiente —como por otra parte es bien sabido— es más que probable que sólo conozcamos en la actualidad un ínfimo porcentaje de las formas, y aun grupos enteros, que florecieron en los tiempos devónico-carboníferos; sólo si esto se tiene presente, repito, es posible asignar a *Orcheteropus* a los Lepospóndilos. Desde luego esta ubicación, a título puramente provisional y especulativo y contando siempre con las potencialidades evolutivas y la antigüedad del grupo.

En lo que hace a los invertebrados las cosas son por cierto diferentes, prácticamente contrarias. El biocrón de los Trilobitas, y desde luego los Merostomados, es muy amplio y como es sabido, para los Xifosuros se extiende incluso hasta la actualidad (y con formas muy semejantes a las del Paleozoico). Por otra parte, tampoco el tamaño —en el caso de las pisadas patagónicas— sería problema, desde que la talla de algunos Xifosuros alcanza a los 60 cm! y la de algunos representantes de los Trilobitas no le va demasiado en zaga.

De manera que como corolario de este rápido balance bio-estratigráfico es necesario repetir lo dicho al comienzo, acerca del mayor peso en el platillo de la balanza en favor de una interpretación invertebradológica.

2.3. *Reconstrucciones.*

Hipótesis (1): Como ya he dicho, y en especial si se recuerda que el miembro posterior ha de haber funcionado a la manera de un resorte (como en los anuros e insectos saltarines actuales), hay que imaginar para *Orcheteropus* un miembro posterior de por lo menos 30 mm —quizá mucho más. Eso da, si se descuenta el largo del pie, algo menos de 20 mm para el zeugopodio y estilopodio sumados. (Por cierto no considero el posible alargamiento de algún segmento, como el acropodio de los Anuros). Hay que pensar además, según lo visto, que el miembro anterior es todavía más largo, y esto a su vez nos lleva a imaginar la postura del animal en el momento del salto: seguramente agazapado (sentado sobre el segmento distal de la perna), con un corto (y/o muy flexible) tronco en posición diagonal hacia adelante y las manos en el suelo, apenas por delante de la línea de los pies. La cortedad del tronco —y/o su presunto arqueamiento— es obvia, sobre base cuadrupedal tan pequeña, a menos que se conceda a los brazos un largo desmesurado, incompatible con

el desarrollo de las manos, apenas mayores que los pies. En favor de la cortedad del cuerpo depone además la ausencia de cola, que de haber existido debió haber dejado por fuerza alguna marca si se imagina al animal en cuclillas de la manera dicha. Como en los Anuros, la ausencia de cola y la especialización toda para el salto (visible también en la reducción en el número de dígitos) habrían provocado además un adelantamiento especial de la cintura posterior (*vide* Hodler, 1949 *a* y *b*; Westenhöfer, 1929). Y en favor de un arqueamiento de la columna depondría además la imagen que debemos hacernos de la situación de la cabeza, seguramente en posición subhorizontal y no remontada al cielo según la disposición general del eje del tronco. Hay que agregar a ello seguramente una cierta movilidad de la región cervical-cefálica, en relación con las posibilidades de aprovechamiento total de los sentidos en virtud de la marcha saltada. Y ya en este terreno, no sería tampoco absurdo imaginar para *Orchestreropus* una visión bien desarrollada y aun la presencia de un oído completo, es decir un órgano auditivo aéreo —todo ello siempre en acuerdo con el sistema de locomoción. Por fin, dado el AVANCE de dicho andar y lo dicho con respecto a los sentidos, habría que aceptar un desarrollo muy especial del sistema nervioso, seguramente aun por encima del nivel ANURO. En suma: una versión anticipada y posiblemente MEJORADA de los Anuros. SI NON VERO, por lo menos BEN TROVATO...

Hipótesis (2): Sólo dos palabras con respecto a esto, ya que el lector compartirá conmigo a esta altura la imagen XIFOSUROIDE de la reconstrucción posible. En realidad los únicos datos objetivos disponibles para tentar una, serían el largo de las extremidades y la situación relativa de los pares de pisadas, que podrían darnos una imagen ovalada del contorno del cuerpo; a ella podría contribuir la fisonomía de los surcos —pero todo esto desde luego es muy relativo. Una vez más la ausencia de rastros del telson y otras estructuras auxiliares conspiran contra la reconstrucción. Así, tampoco es posible avanzar nada en cuanto al verdadero mecanismo de la natación. Ni siquiera sobre la presencia de un “espolón” (dácilo) es posible estar del todo seguros, aunque los dos o tres casos de desplazamiento relativo del trazo caudal con respecto al surco deponen abiertamente en su favor. Y por fin, sí sería del todo lícito imaginar a un miembro quitinoso, rígido, a cuya primera articulación distal (o a su hueco, mejor dicho) correspondería la morfología *sui generis* del “talón”, precisamente EN RELIEVE para las pisadas en hueco.

3. BALANCE FINAL. DIAGNOSIS

3.1. *Balance final.*

De acuerdo con todo lo expuesto se apreciará que no es simple llegar a una conclusión definitiva plenamente satisfactoria. No es necesario que repita aquí todos los argumentos barajados en pro y en contra de ambas hipótesis posibles. A mi juicio —y a pesar de mis confesadas simpatías de vertebradólogo por la hipótesis (1)— la balanza se inclina al cabo en favor precisamente de la hipótesis (2), es decir aquella que interpreta a *Orcheteropus atavus* (y a su forma afín) como a un artrópodo aberrante, presuntamente un miembro desconocido del grupo (costanero marino) de los *Xiphosura*. Y curiosamente no deciden tanto mi opción los argumentos de orden bioestratigráfico como los de orden meramente bio-morfológico. Para borrar mis escrúpulos en cuanto al problema de enfrentarme con una forma ultraespecializada en tiempo tan remotos como el Supradévónico, podrían bastar las palabras de Polansky, conocido geólogo ruso radicado en la Argentina, dichas al término de la presentación de estos materiales durante las “Segundas Jornadas Geológicas Argentinas (Salta, 1963): “Si el análisis teórico es correcto, con respecto a la antigüedad no tenga miedo; aquí en Sudamérica todo es diferente...”

Pero claro está que todo cambia de aspecto si el argumento bioestratigráfico va a sumarse al bio-morfológico. En especial, desde este enfoque, me impresiona el parecido extraordinario de las pisadas de *Orcheteropus* con las correspondientes a *Paramphibius* (Willard, 1935), probadamente un Xifosuro después del exhaustivo análisis de Caster. Echese un vistazo por ejemplo a las impresiones de las láminas 1 a 9 del trabajo de este autor (1938) y se apreciará hasta qué punto esto es real. ¿Pueden llegar a asemejarse tanto las pisadas de un vertebrado a las de un invertebrado? No lo sé, pero se me ocurre que es muy difícil.

Por otro lado, no conozco otros materiales dignos de confrontación. Frenguelli en su oportunidad hizo una rápida recorrida de los hallazgos carbónicos de pisadas, desde el punto de vista del vertebradólogo, y no encontró nada parecido. En cuanto a mí, de todo lo manejado quizá lo único que podría hacerme recordar vagamente a las impresiones en estudio es la rastrillada de *Crucipes parva*, descrita sucintamente y dibujada (muy esquemáticamente) por Butts

(1891) para el "Upper Coal Measure Group" de Kansas City, EE. UU. Se trata de un fragmento de rastrillada compuesto de dos lotes bipedales —aparentemente— de un pequeño animal caudado. Las impresiones PEDIALES, tridáctilas y aparentemente provistas de espolón caudal, son paralelas y ambos pies están muy distanciados entre sí —tanto en realidad como para que haya la misma distancia también entre lote y lote; es decir que las cuatro impresiones vienen a estar en los ángulos de un cuadrado ideal casi perfecto. Desde ya que la sola presencia de rastro de "cola" desautoriza una eventual comparación con *Orcheteropus*, pero de cualquier modo sería muy interesante reanalizar dichos materiales. (Por otra parte bastante más modernos).

No habiendo sido resuelta, pues, la incógnita fundamental del material en estudio, es decir la extracción biológica y por ende sistemática de su autor, se hace sumamente difícil correlacionadamente dar una diagnosis formal. No obstante, corresponde ensayarla, ya que la dada por Frenguelli deja obviamente de ser válida.

3.2. *Diagnosis.*

Phyllum incertae sedis.

*Orcheteropus atavus*²¹ Frenguelli (1950).

Impresiones correspondientes a un andar aberrante, con características de SALTADO, de un pequeño animal de miembros aparentemente subiguales y TRIDÁCTILOS. Normalmente dispuestas en lotes hexagonales distanciados entre sí por intervalos regulares; en ellos las pisadas por lo general distribuidas en tres pares de posición relativa algo variable. Las correspondientes al par normalmente posterior PLANTÍGRADAS, MESAXIALES, y por lo común más profundamente impresas que las otras, menos claras, en especial las del par anterior, en las que no son visibles mayores detalles. Impresiones del segundo par aparentemente algo mayores que las del tercero. En todas las visibles el DÍGITO mayor es el mediano y le siguen el externo y el interno, en ese orden; estos últimos normalmente curvados ha-

²¹ Me refiero directamente a la especie, teniendo presente la advertencia de Peabody (1959), en el sentido de que es prácticamente imposible distinguir especies a través de las pisadas; cuando las diferencias son claras, corresponden casi siempre al nivel genérico. (No obstante, no dejo de reconocer que quizá esto sea válido sólo para los vertebrados). No he de tentar, por otro lado, una diagnosis para ?*Orcheteropus* sp.

cia adentro. Angulo interdigital subigual, menor en el segundo par que en el tercero. En el par posterior presencia de una especie de "talón" bifurcado, *sui generis*; algo semejante, no tan claro, en el segundo par. En ambos pares presencia posible de un "espolón". Surcos muy desarrollados, originados por el tercer par; surcos breves en el segundo y en el primero, en este último anteriores a la pisada. Presencia de artejos, uñas, o rastros supernumerarios de cualquier naturaleza, no observados.

V. SIGNIFICACION. CONCLUSIONES

1. SIGNIFICACIÓN

Prescindiendo de la exacta naturaleza de la forma en estudio, es decir de su extracción vertebradológica e invertebradológica, es evidente que *Orchesteropus* (y la forma austral, tan próxima) posee un interés particular desde otros enfoques, a saber: ecológico, estratigráfico y, en fin, presuntamente también paleozoogeográfico.

1.1. Desde el primer enfoque, queda claro que el habitat de *Orchesteropus* (y por ende las formas afines) era estrictamente subcontinental, marino o lagunar-marino. A juzgar por la cercanía de la vegetación (de acuerdo con lo dicho acerca de la presencia de impresiones de frondes prácticamente en la misma capa) lo más probable es que estos animales vivieran en lagunas costeras, salobres, de escasa profundidad²². De inmediato se advierte, pues, el interés extraordinario que este dato supone desde el punto de vista geológico —sedimentológico y más propiamente FACIOLÓGICO— y aun paleogeográfico, con relación en especial a la delimitación de las costas marinas en los distintos momentos involucrados.

1.2. El valor como "fósil guía" de *Orchesteropus* (y afines) está por demostrarse —en particular si es válida la hipótesis (2) y se recuerda el enorme conservatismo de los Xifosuros. Pero sus posibilidades son ciertamente muy grandes. Por el momento es de sumo interés saber que las dos únicas formas afines conocidas (*Orchesteropus atavus* y la forma patagónica) están restringidas al Meso-Suprapaleozoico. No

²² Del análisis de los PERFILES geológicos transcriptos *supra* se desprende una semejanza general de los procesos con los descriptos por Willard (1935) con relación al habitat de *Paramphibius*, para el cual se inclinaría a aceptar un "ámbito estuarino". Frenguelli (1950) habló de condiciones de "playa húmeda".

sería en absoluto imposible que en el futuro —dada su abundancia— lleguen a constituir excelentes indicadores para terrenos de esa edad (en esa determinada *facies*).

1.3. Por fin, el interés paleozoogeográfico es hipotético, aunque no por ello menos real hasta nueva evidencia. Lo cierto es que hasta el presente, y a pesar de los muchos hallazgos realizados en el Devónico y Carbónico de todo el mundo, no se conoce nada semejante fuera de América del Sur (o en todo caso Gondwana, si nos situamos temporalmente). El tiempo dirá si esta restricción geográfica es sólo aparente o tuvo realidad física.

2. Conclusiones finales

2.1. Con *Orchesteropus atavus*, del Infracarbónico de San Juan (y su forma afin, de mayor talla, del presunto Supradevónico de Santa Cruz), Argentina, estamos en presencia de un pequeño animal de extracción zoológica y por ende taxinómica desconocidas. Es imposible decir si se trata de un vertebrado primitivo y especializado al mismo tiempo, de posibles afinidades lepospóndilas en tal caso, o bien de un artrópodo aberrante, de supuestas afinidades xifosuras. Se caracteriza por un sistema de locomoción que participa de las características de los andares saltados y que, según las dos hipótesis elaboradas, responde bien a una combinación de “galope de carrera” con “salto reptiliano” (o SKIRTERPÉTICO, el salto de los Anuros actuales), es decir un galope particular con tiempo de parada o detención en el suelo después del salto; bien, a una combinación de “galope de carrera” con natación, por ende en este caso en medio acuático (subacuático). Ninguno de los dos sistemas de locomoción posibles, inferidos estrictamente a través del análisis de las rastrilladas, es conocido para formas vivientes —o extinguidas— de ninguna parte del mundo.

2.2. En relación con su habitat ecológico, costanero o subcontinental, se subraya el interés geológico (sedimentológico y paleogeográfico) de los hallazgos.

2.3. Se subraya su interés como fósil guía para los tiempos Meso-supraleozoicos (de dichas *facies*).

2.4. Se deja constancia del posible futuro interés de las formas estudiadas desde un punto de vista zoogeográfico, dada la aparente restricción de su dispersión.

Y para cerrar este trabajo, en fin, una renovada exhortación a los investigadores, en actividad o en ciernes, y en particular de mi patria, para que se dediquen al apasionante estudio de los rastros fósiles, de tanto valor para la biología y la geología *lato sensu*.

ADDENDUM

Estando en prensa el presente trabajo tuve la oportunidad de realizar una brevísima visita a la zona del Lago San Martín, de donde proceden las pisadas en cuestión. Aunque no pude ubicar otras, advertí en cambio la presencia de abundantes superficies (de capas de arenisca de pocos centímetros de espesor) cubiertas de los llamados “calcos de estructuras espatuladas o linguales” (“marcas de cavas lobuladas” de Shrock), originadas por corrientes de reflujo de marea con toda probabilidad (según el mismo autor y otros), dato que apoyaría decisivamente la interpretación de costaneros (zona intercotidal) de los sedimentos portadores de las pisadas.

VI. OBRAS CITADAS

- BONARELLI, G. y NÁGERA, J. J. 1921. *Observaciones geológicas en las inmediaciones del lago San Martín (territorio de Santa Cruz)*. — Dir. Gral. Minas, Geol., Hidrol., Bol. 27 B.
- BUTTS, E. 1891. *Recently discovered foot-prints of the Amphibian Age, in the Upper Coal Measure Group of Kansas City, Missouri*. — The Kansas City Scientist, 5,2 : 17-19.
- CASAMIQUELA, R. M. 1961. *Un pipoideo fósil de Patagonia*. — Rev. Museo La Plata (Na. Ser.), Pal., 4 : 71-123.
- 1964a. *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (“Reptilia, Mammalia”) de la Patagonia*. Bs. Aires, 1964.
- 1964b. *Sobre la existencia de un nuevo macrotaxón de anfibios ultraevolucionados en el Carbonífero Inferior de la Argentina (icnología)*. (Resumen). — Ameghiniana, Rev. Asoc. Pal. Arg., 3,6 : 183.
- CASTER, K. E. 1938. *A reestudy of the tracks of “Paramphibius”*. Willard. — Jour. Pal., 12,1 : 3-60.
- DECHASEAUX, C. 1955. *Série des Urodélomorphes. Lepospondyli*. En *Traité de Paléontologie* (J. Piveteau) 5 : 275-305. Paris, 1955.
- FERUGLIO, E. 1949. *Descripción geológica de la Patagonia*. I. Bs. Aires.
- FRENGUELLI, J. 1935. *“Ptilophyllum hislopi” (Oldham) en los “Mayer River Beds” del lago San Martín*. — Notas Museo La Plata, 1, Pal. 3 : 71-83.

- 1950. *Ichnites en el Paleozoico Superior del Oeste argentino*. — Rev. Asoc. Geol. Arg., 5 : 136-148.
- 1953. *Recientes progresos en el conocimiento de la geología y la paleografía de Patagonia basados sobre el estudio de sus plantas fósiles*. — Rev. Museo La Plata (Na. Ser.), 4 Geol. : 321-342.
- CANS, C. 1961. *A Bullfrog and its prey. A look at the biomechanics of jumping*. — Nat. Hist., 70,2 : 26-37.
- GREGORY, W. K. 1937. *The bridge that walks. The story of Nature's most successful design*. — Nat. Hist., 39 : 43.
- HALLE, T. G. 1913. *Some mesozoic plant-bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras*. — Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, B. 51,3.
- HARRINGTON, H. J. et al. 1959. Trilobita. En Treatise on Invertebrate Paleontology. (R. C. Moore, ed.). Part O Arthropoda 1. Univ. Kansas Press and Geol. Soc. Amer. 1959.
- HATT, R. T. 1932. *The vertebral columns of ricochetal rodents*. — Amer. Mus. Nat. Hist. Bull., 63 : 599-738.
- HEYLER, D. y LESSERTISSEUR, J. 1962. *Remarques sur les allures des Tétrapodes paléozoïques, d'après les pistes du Permien de Lodève (Hérault)*. — En Colloques Internat. Centre Nat. Rech. Scient., n° 104 Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés) : 123-133. Paris 1962.
- 1963. *Pistes de Tétrapodes permien dans la région de Lodève (Hérault)*. — Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. (Ne. Ser.) C, 11,2 : 125-222. Paris.
- HODLER, F. 1949 a. *Zur Entwicklung der Anurenwirbelsäule*. — Eine morphologisch-entwicklungs-physiologische Studie. Rev. Suisse Zool., 56 (2) : 327-330.
- 1949 b. *Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren*. — Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus. Rev. Suisse Zool., 56 (4) : 749-790.
- LEHMAN, J. P. 1955. *Amphibiens. Amphibia Linné. Généralités*. — En Traité de Paléontologie (J. Piveteau), 5 : 3-52. Paris, 1955.
- MAGNE DE LA CROIX, P. 1929. *Filogenia de las locomociones cuadrupedal y bipedal en los vertebrados y evolución de la forma consecutiva de la evolución de la locomoción*. — Ann. Soc. Cien. Arg., 108.
- 1934. *Les modes de locomotion des vertébrés terrestres*. — La Nature, febrero. Paris.
- 1936. *The evolution of locomotion in mammals*. — Jour. Mammal., 17,1 : 51-54.
- OWEN, R. 1873. *On the anatomy of the king crab*. — Linn. Soc. Lond. Trans., 28 : 459-506.
- PEABODY, F. E. 1955. *Taxonomy and the footprints of Tetrapods*. — Journ. Paleont., 29,5 : 915-918.
- QUENSEL, P. D. 1911. *Geologisch-petrographische Studien in der patagonische Cordillera*. — Bull. Geol. Inst. Upsala, 11 : 1-113. Upsala.

- REIG, O. A. 1957. *Los anuros del Matildense*.—En P. N. Stipanovic y O. A. Reig, El complejo porfirico de la Patagonia extraandina y su fauna de anuros. Acta Geol. Lilloana, 1 : 185-297.
- RITCHER, R. y E. 1929. "*Weinbergina opitzi*" n. gen. n. sp.—Ein Schwerträgeres (*Merost.*, *Xiphos.*) aus dem Devon (Rheinland). Senckenbergiana, Bd. 11,3 : 193-209.
- SCHMIDT, H. et al. 1960 *Der Flug der Tiere*. W. Kramer, Frankfurt. a. M.
- SEILACHER, A. 1962. *Form und Funktion des Trilobiten-Daktylus*.—Paläont. Zeit. H. Schmidt-Festband: 218-227.
- STEFFEN, H. 1904. *Bericht über eine Reise in das chilenische Fiordgebiet*.—Verh. d. Deutsch. wiss. Vereins, Santiago de Chile.
- STOKELY, P. S. y BURBERIAN, J. F. 1953. *On the jumping ability of frogs*.—Coepia, 3 : 187.
- STORMER, L. 1955. *Chelicerata*.—En Treatise on Invertebrate Paleontology (R. C. Moore, ed.). Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1955.
- VIALLETON, L. 1924. *Membres et ceintures des vertébrés tétrapodes. Critique morphologique du transformisme*. Paris.
- VOLKHEIMER, W. 1962. *Nuevos hallazgos de Paleozoico marino en la Precordillera de San Juan* (con un perfil estratigráfico detallado del Carbónico).—Rev. Asoc. Geol. Arg., 17,1-2 : 97-104.
- WATERLOT, G. 1953. *Classe des Mérostomes ("Merostamata" Woodward 1866). Classe des Arachnides ("Arachnida" Cuvier 1812)*.—En Traité de Paléontologie (J. Piveteau), 3 : 529-554. Paris, 1953.
- WESTENHOFER, M. 1929. *Zur Morphogenese der Anuren*.—Sitzungsbericht der Ges. naturforsch. Freunde, 14 Mai 1929.
- WILLARD, B. 1935. *Chemung tracks and trails from Pennsylvania*.—Jour. Pal., 9 : 43-56.
- WOODWARD, H. 1865-1878. *A monograph of the British Fossil "Crustacea" of the order "Merostomata"*.—Paleontogr. Soc. Mon.

INDICE

I. Palabras previas.....	187
II. Introducción.....	189
III. Aspectos geo-cronológicos.....	191
1. Yacimiento de San Juan.....	191
2. Yacimiento de Santa Cruz.....	194
3. Conclusiones.....	197
4. Análisis petrográfico de los sedimentos portadores de las icnitas.....	197
IV. Análisis del material.....	198
1. Análisis objetivo.....	198
1.1 <i>Orcheateropus atavus</i> Frenguelli.....	198
1.1.1. Materiales n ^o P. V. L. 2591 a 2676.....	198
1.1.2. Material n ^o F. C. N. 2624 Holotipo de <i>Orcheateropus atavus</i>	211
1.2. ? <i>Orcheateropus sp.</i>	211
1.3. Descripciones.....	211
1.3.1. <i>Orcheateropus atavus</i>	211
1.3.2. ? <i>Orcheateropus sp.</i>	215
1.4. Afinidades de ? <i>Orcheateropus sp.</i>	216
1.5. Tabla de medidas.....	217
2. Análisis teórico.....	218
2.1. Análisis bio-morfológico.....	218
2.1.1. Balance preliminar.....	230
2.1.2. Afinidades y ubicación sistemática.....	231
2.2. Análisis bio-estratigráfico.....	234
2.3. Reconstrucciones.....	236
3. Balance final. Diagnósis.....	238
3.1. Balance final.....	238
3.2. Diagnósis.....	239
V. Significación. Conclusiones.....	240
1. Significación.....	240
2. Conclusiones finales.....	241
VI. Obras citadas.....	242

789 ...
790 ...
791 ...
792 ...
793 ...
794 ...
795 ...
796 ...
797 ...
798 ...
799 ...
800 ...
801 ...
802 ...
803 ...
804 ...
805 ...
806 ...
807 ...
808 ...
809 ...
810 ...

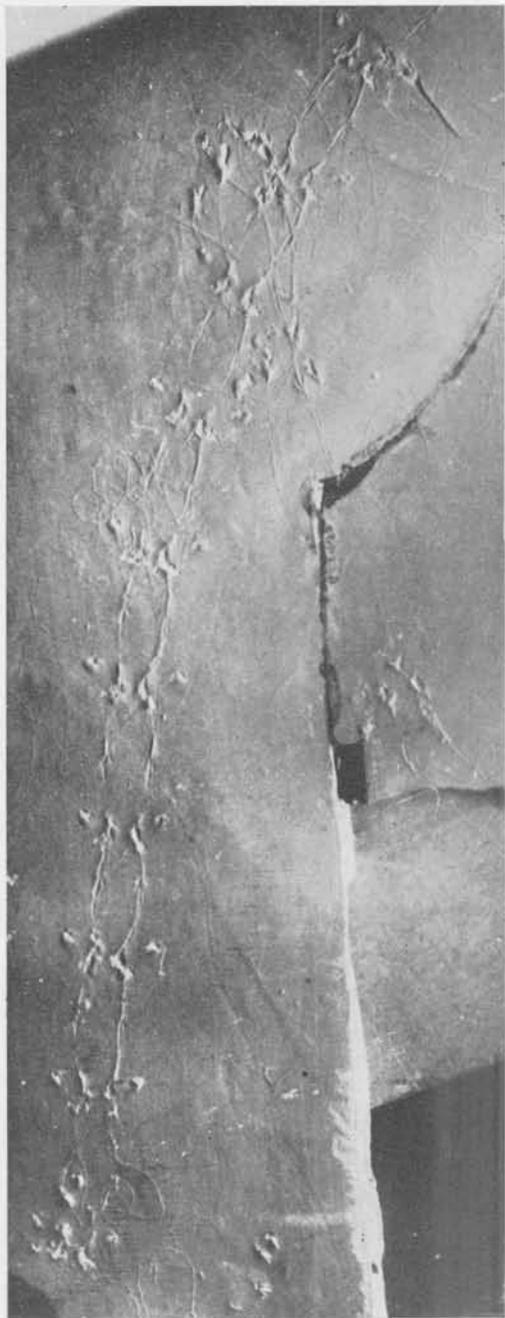
REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA (Nueva Serie), tomo IV: Paleontología, 29 de marzo de 1966

811 ...
812 ...
813 ...
814 ...
815 ...
816 ...
817 ...
818 ...
819 ...
820 ...
821 ...
822 ...
823 ...
824 ...
825 ...
826 ...
827 ...
828 ...
829 ...
830 ...
831 ...
832 ...
833 ...
834 ...
835 ...
836 ...
837 ...
838 ...
839 ...
840 ...
841 ...
842 ...
843 ...
844 ...
845 ...
846 ...
847 ...
848 ...
849 ...
850 ...
851 ...
852 ...
853 ...
854 ...
855 ...
856 ...
857 ...
858 ...
859 ...
860 ...
861 ...
862 ...
863 ...
864 ...
865 ...
866 ...
867 ...
868 ...
869 ...
870 ...
871 ...
872 ...
873 ...
874 ...
875 ...
876 ...
877 ...
878 ...
879 ...
880 ...
881 ...
882 ...
883 ...
884 ...
885 ...
886 ...
887 ...
888 ...
889 ...
890 ...
891 ...
892 ...
893 ...
894 ...
895 ...
896 ...
897 ...
898 ...
899 ...
900 ...

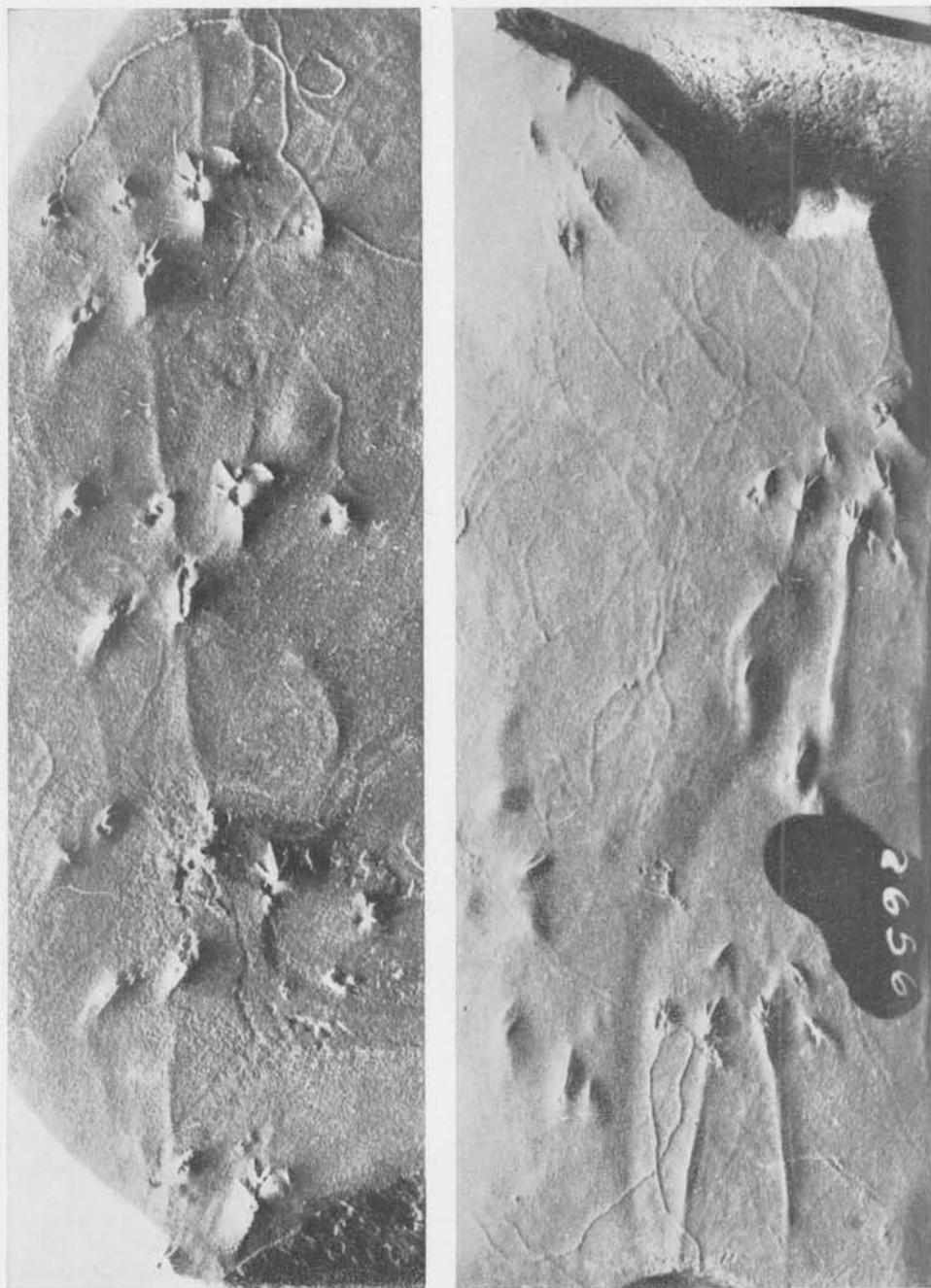
LAMINAS



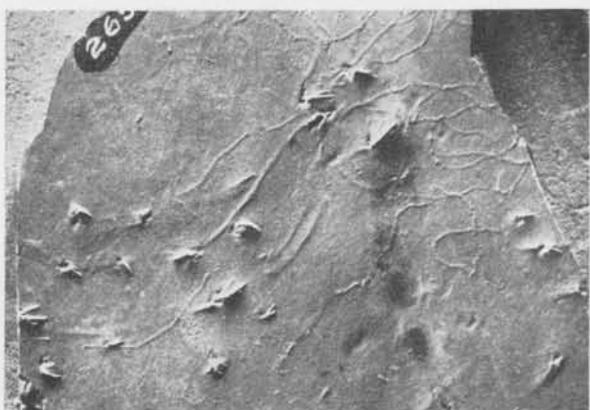
Nº P. V. L. 2597. *Orchesteropus atavus*. Rastrillada de dos lotes hexapedados, en relieve



N^{os} P. V. I. (izquierda) y 2604a (derecha). *Orchesteropus atavus*. La primera, rastrillada aberrante de cuatro lotes, en relieve. La segunda, gran rastrillada de once lotes, en hueco



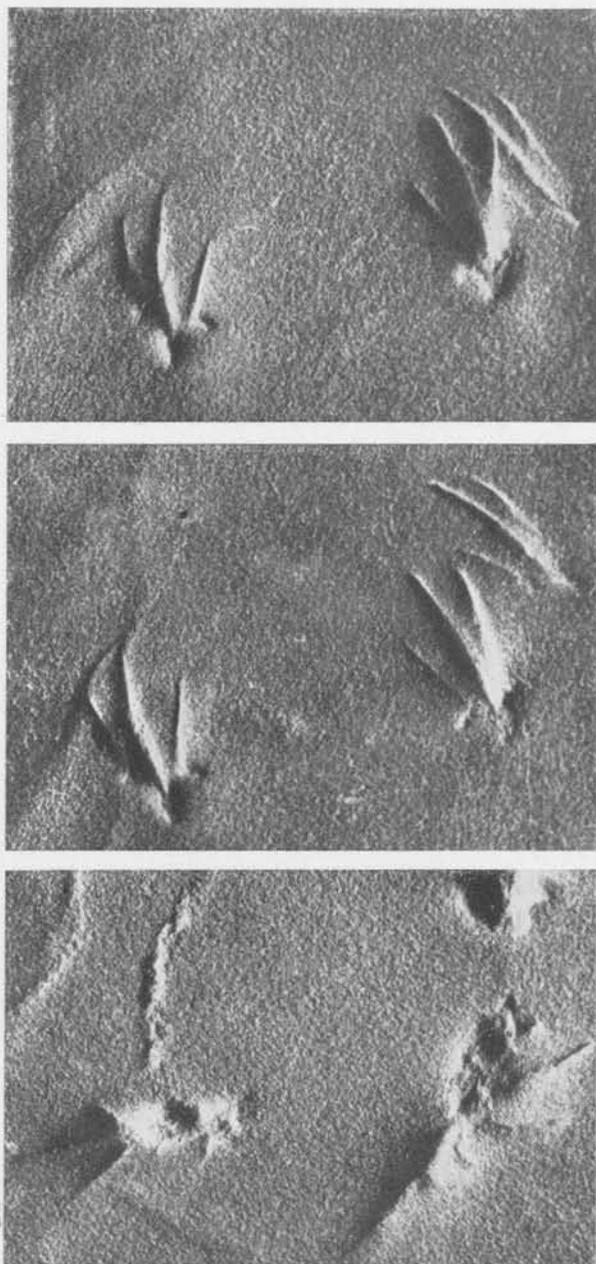
N^o P. V. L. 2610 y 2656. *Orchesteropus atarus*. La primera, rastrillada de cuatro lotes contiguos en relieve, heptapedales. La segunda, rastrillada de tres lotes, describiendo una curva, en relieve



N^{os} P. V. L. 2593 a, 2624 d y 2655 a. *Orcheropterus atarus*. Arriba, vista de la impresión derecha del segundo par y su equivalente del tercer par (en hueco). Centro, basepedal, en hueco. — Abajo, rastrillada de tres lotes hexapedales, describiendo una curva, en relieve.



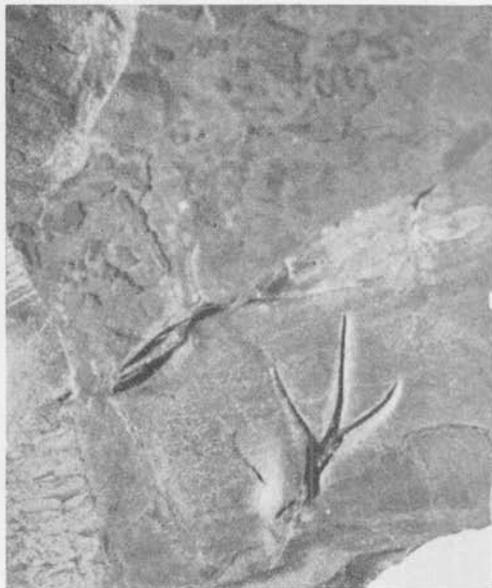
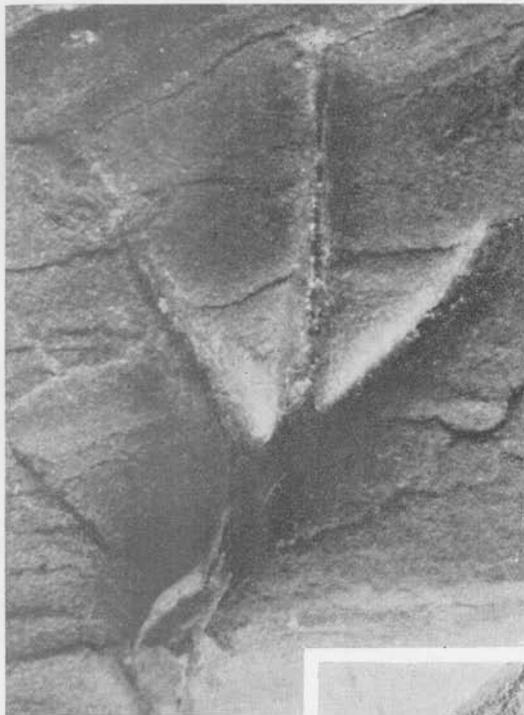
Nº P. V. L. 2659 a. *Orcheteropus atarus*. Lote aislado, hexapedal, en hueco
Apréciense los surcos



N^{os} P. V. L. 2670 Ba (las dos primeras) y 2632. *Orcheterops atavus*. Arriba, apréciense la sobreposición de las pisadas. Centro, ídem (en hueco). Abajo, apréciense la retroversión del miembro izquierdo del segundo par (en hueco).



Fos P. V. L. 2670 Ba y F. C. N. 2624. *Orchesteropos atavus*. La primera (izquierda), rastrillada de seis lotes tetrapedales, en hueco, en la que se constata superposición de las pisadas. La segunda (derecha), holotipo: rastrillada de cuatro lotes pentapedales, en relieve.



Nº M. L. P. 65-VII-6-1, ? *Orchosteropus* sp. Arriba, izquierda, pisada aislada, en hueco ; derecha, pisada aislada, en relieve. Abajo, pisada aislada, en relieve.