

HUELLAS DE AVES Y MAMÍFEROS DEL NEÓGENO DE JALISCO, MÉXICO

Rubén Armando Rodríguez-de la Rosa¹ y José Rubén Guzmán-Gutiérrez²

Resumen

La icnofauna del Neógeno de San Juan de los Lagos, Estado de Jalisco, centro-norte de México, forma parte de uno de los episodios más interesantes de la historia de la paleoicnología de vertebrados en México, desde su primera mención a finales del Siglo XIX. Esta icnofauna incluye hasta el momento cuatro morfotipos diferentes de aves, un camélido (*Lamaichnum macropodum*), un proboscideo (Orden Proboscipedida) y un tipo de huella de félido que constituye un nuevo icnotaxón, *Mitsupes dugesii* icnogénero e icnoespecie nueva. Estas huellas son de tamaño mediano, presentan un conspicuo cojinete interdigital de contorno asimétrico, subtriangular a reniforme. Las manos se observan fuertemente impresas, a diferencia de las impresiones más someras de los pies, indicando un gran peso en la parte anterior del cuerpo; por lo que se interpreta que el productor de las huellas fue un miembro de la Subfamilia *Machairodontinae*, probablemente perteneciente a la Tribu *Homotherinii*. La diversidad icnotaxonómica de este sitio es moderada y en concordancia con lo observado en otras icnofaunas del Cenozoico tardío de Norte América, en las que de igual forma, conservan mayormente huellas de aves y mamíferos.

Palabras clave: Huellas fósiles, Homotherinii, Jalisco, Machairodontinae, México, paleoicnología.

Abstract

The Neogene ichnofauna from San Juan de los Lagos, Jalisco State, north-central Mexico, is one of the most interesting episodes of the history of vertebrate paleoichnology in Mexico, since its first mention at the end of the XIX Century. It includes four avian morphotypes, a camelid (*Lamaichnum macropodum*), a proboscidian (Orden Proboscipedida), and the tracks of a felid that constitute a new ichnotaxon named *Mitsupes dugesii* ichnogen. et ichnosp. nov. These felid tracks are medium to large in size; these bear a conspicuous interdigital pad, it is asymmetrical in outline, being sub-triangular to reniform. Hands are stronger impressed in the sediment than the feet impressions, this condition suggests a heavier anterior portion of the felid body; in this way it is assumed that the track producer was a member of the Subfamily Machairodontinae, probably a member of the Tribe Homotherinii. The ichnotaxonomical diversity of this track-site is moderate and in accordance with other late Cenozoic ichnofaunas in North America, that preserve abundant bird and mammal tracks.

Key words: Fossil footprints, Homotherinii, Jalisco, Machairodontinae, Mexico, paleoichnology.

Introducción

En México, el registro fósil de huellas de vertebrados es diverso en cuanto a formas registradas, pero escaso en cuanto al número de localidades icnofosilíferas conocidas, contabilizándose poco más de 20 sitios (*cf.* Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004); a la fecha, el rango de edad de las huellas registradas abarca del Jurásico Medio al Pleistoceno (Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004). La mayor parte del registro corresponde a dinosaurios y otros reptiles mesozoicos; por el contrario, el registro Cenozoico involucra sólo algunas localidades cuya edad se extiende del Eoceno al Pleistoceno, y corresponde a huellas de aves y mamíferos (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007; Lockley y Delgado, 2007; Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004).

1. Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas, Edificio de Biología, Campus II, Zacatecas, Zacatecas. Email: ruben_raptor@yahoo.com

2. Centro para la Conservación del Patrimonio Natural y Cultural de México A. C., Aguascalientes, Aguascalientes.

El registro paleoicnológico del Cenozoico, incluye:

a) Huellas avianas encontradas en la Formación Hornos, Eoceno de Sinaloa. Estas huellas no han sido descritas formalmente, no obstante, parecen ser las mencionadas por Leonardi en 1994 y atribuidas a Columbiformes o Galliformes (Leonardi, 1994: p. 74; Ortega-Gutiérrez, 2003, com. pers.).

b) Huellas aisladas pertenecientes a un cocodrilo y una ave, de edad eocénica, se conocen de las Formaciones Adjuntas y Carroza, Eoceno de Nuevo León (Vega-Vera, 2009, com. pers.).

c) Lockley y Delgado (2007) reportan huellas de camélidos de El Salto, Mioceno de Durango; de este sitio, los autores describieron un icnotaxón aviano relacionado con los pavos (Lockley y Delgado, 2007).

d) Uno de los sitios más importantes del Cenozoico de México es el ampliamente conocido Pie de Vaca, en

las cercanías de Tepexi de Rodríguez, al sur del Estado de Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004). La edad de esta icnofauna ha sido considerada como Plioceno o Pleistoceno (Cabral-Perdomo, 1995, 2000); no obstante, algunos autores la ubican dentro de la secuencia estratigráfica de la Formación Coatzingo, de edad Eoceno-Oligoceno (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006). La icnofauna de Pie de Vaca se compone de huellas de aves (Phoenicopteridae y Charadriiformes) y mamíferos, como camélidos, félidos grandes, proboscídeos, y pequeños ungulados entre otros artiodáctilos (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006; Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

e) Dávalos-Álvarez y colaboradores (2007) mencionan la presencia de huellas de mamíferos encontradas en estratos lacustres denominados informalmente Villa Alegría, al sur de Puebla, cuya edad corresponde al Plioceno-Pleistoceno (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007).

f) Otro de los sitios con huellas de vertebrados del Neógeno de México involucra a las huellas aquí presentadas. Estas huellas fueron mencionadas por vez primera en el Siglo XIX (Bárcena, 1885, 1892; Dugès, 1894). Durante más de un siglo no se hizo intento alguno para localizar el sitio icnofosilífero. No obstante, Rodríguez-de la Rosa y colaboradores (2004) hicieron una breve mención de estas huellas pensando que eran las originalmente descritas por Alfredo Dugès; las lajas sobre las que se fundamentó el comentario se encuentran alojadas en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Guadalajara, Jalisco; sin embargo, ha sido probado que estas huellas representan material adicional y diferente a aquel publicado originalmente por Dugès en 1894 (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004, 2006).

La presente publicación presenta una descripción de esta icnofauna y discute sus implicaciones paleontológicas.

Marco Histórico

En 1885 y 1892, el geólogo mexicano Mariano Bárcena hizo dos breves comentarios acerca de unas “impresiones fisiológicas” producidas por aves y un mamífero carnívoro, encontradas en rocas calizas que afloran en las cercanías de la Ciudad de San Juan de los Lagos, Jalisco (Figura 1; Bárcena, 1885, 1892).

Posteriormente, el naturalista franco-mexicano Alfredo Dugès, adquirió tres lajas portadoras de huellas colectados en el Rancho La Verdolaga, un sitio en las cercanías de San Juan de los Lagos y supuestamente el lugar en el que Bárcena observó los mismos fósiles. Dos de las tres lajas adquiridas por Dugès fueron ilustradas en 1894



Figura 1. Mapa de México, en el que se ubica la localidad icnofosilífera en el noreste del estado de Jalisco.

en la primera publicación acerca de huellas fósiles de vertebrados en México (Figura 2; Dugès, 1894).

Las huellas entonces presentadas pertenecen a aves y félidos. Dugès interpretó las huellas avianas como producidas por aves similares al moderno tildío (*Charadrius/Oxyechus vociferous*, Order Charadriiformes) y de esta forma se anticipó a una relación taxonómica de estas huellas (Dugès, 1894).

En relación a la huella de carnívoro, Dugès la comparó con las del puma moderno (*Felis concolor*) y mencionó a este félido como el productor probable de las huellas (Dugès, 1894: 423). Sin embargo, la morfología general de las huellas de félido de San Juan de los Lagos difiere claramente de la morfología de las huellas del puma moderno (*cf.* Aranda, 1994; Elbroch, 2003; Murie, 1974).

La edad de estas huellas se ubicó en el límite del Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano (Dugès, 1894), siguiendo la opinión del reconocido paleontólogo norteamericano Edward Drinker Cope, Dugès menciona el grado de litificación de las rocas portadoras de huellas como criterio de edad; adicionalmente, comenta el hallazgo de un cuerno de *Bison latifrons*, supuestamente en el mismo afloramiento de las huellas, aunque en un nivel superior, por lo cual Dugès no descartó la posibilidad de que las huellas fuesen del Pleistoceno Tardío (Dugès, 1894: 423).

Parte del material originalmente descrito por Dugès, fue redescubierto en el Museo Alfredo Dugès, de la Universidad Autónoma de Guanajuato, por el paleontólogo

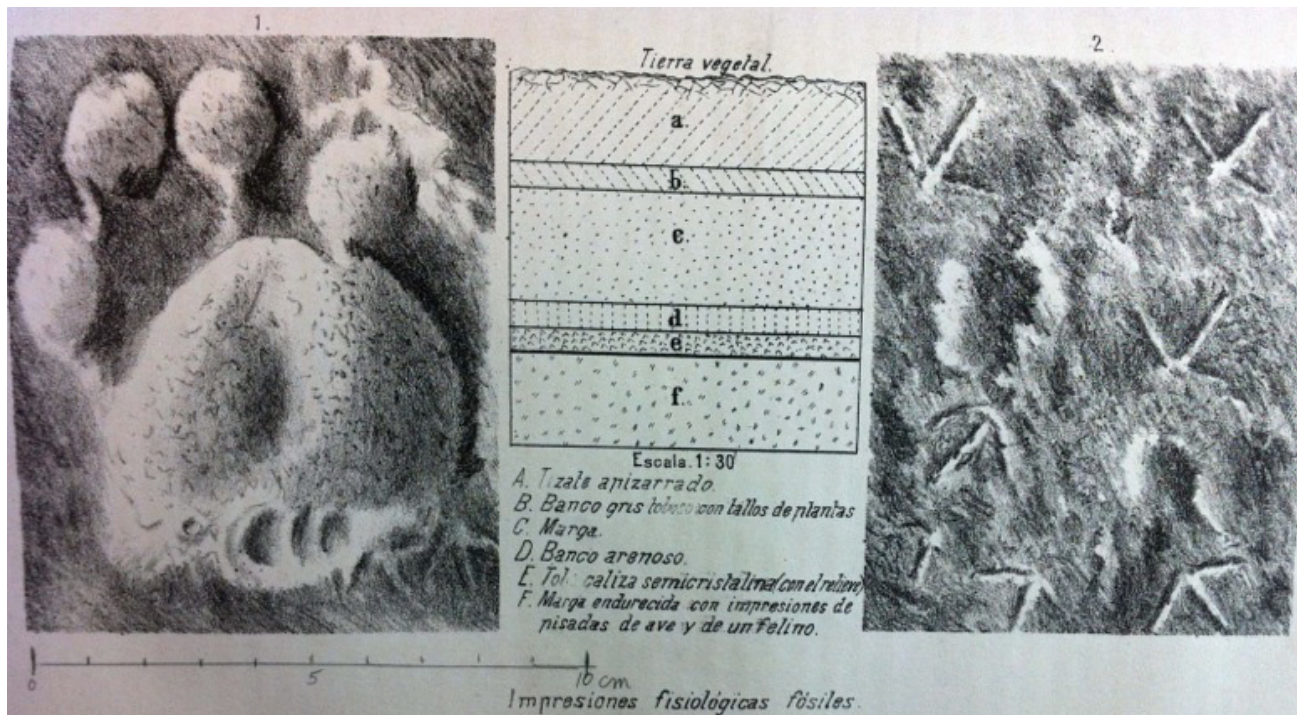


Figura 2. Lámina publicada por Alfredo Dugès en la Revista La Naturaleza, en la que ilustra las huellas de un félido y de aves. Tomada de Dugès (1894)

mexicano Óscar J. Polaco (†). Material adicional ha sido descubierto en dos lugares diferentes, alojado en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Aguascalientes y el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Guadalajara, Jalisco (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004).

Un esfuerzo relativamente reciente para relocalizar el sitio icnofosilífero, permitió a los autores de la presente publicación, contactar al Señor Manuel González Esqueda (Figura 3a), vecino de San Juan de los Lagos y actual propietario del sitio y nieto de Don Valentín Esqueda, la persona que colectó varias huellas fósiles, quien proporcionó las tres lajas descritas por Alfredo Dugès.

Marco Geográfico y Geológico

La localidad principal aflora en el Ejido Agostadero, Municipio de San Juan de los Lagos, Jalisco, México (Figura 1), entre los 21° 21' 11" de Latitud N, y los 102° 23' 35.1" de Longitud W, y una altitud de 1830 msnm; sin embargo, aún no se tiene la certeza de que este sitio sea el mencionado por Alfredo Dugès como Rancho La Verdolaga, debido a que este rancho se localiza a aproximadamente dos kilómetros de la localidad aquí mencionada. Suponiendo que los estratos portadores se extiendan ininterrumpidamente entre estos sitios, se trataría de una zona icnofosilífera de gran tamaño, i.e., un megatracksite, sensu Lockley (1991).

118 años después de su descubrimiento inicial muchas lajas portadoras de huellas se han perdido para un estudio formal de las mismas. Los trabajadores de la pedrera refieren la existencia de lajas con huellas de supuestas zarigüeyas, de un félido adulto acompañado de varios individuos juveniles, de un posible perezoso gigante, e incluso mencionan la existencia de un tafoglifo de ave.

Las lajas portadoras de huellas, en forma de hiporrelieves convexos, consisten de margas tufáceas, con cristales de feldspatos. La capa principal de roca, la cual conserva epirrelieves cóncavos de las huellas, está formada por marga blanca fuertemente consolidada. La secuencia estratigráfica portadora de las huellas no ha sido referida a ninguna unidad litoestratigráfica. A la fecha, la única información geológica disponible es la proporcionada por Dugès (1894) y tal como se mencionó anteriormente, la edad que se infiere para las huellas es del Plioceno-Pleistoceno.

No obstante, Aguirre-Díaz y Carranza-Castañeda (2001) describen sedimentos fluvio-lacustres a lacustres de una cuenca del Mioceno Medio al noreste de Jalisco y oeste de Guanajuato (designada San Juan de Los Lagos-Teocaltiche-León); Aunque la localidad icnofosilífera aquí comentada se encuentra situada en los límites de dicha cuenca y probablemente represente una de sus orillas; en ausencia de trabajo geológico que demostrase una continuidad estratigráfica y la edad de las rocas portadoras

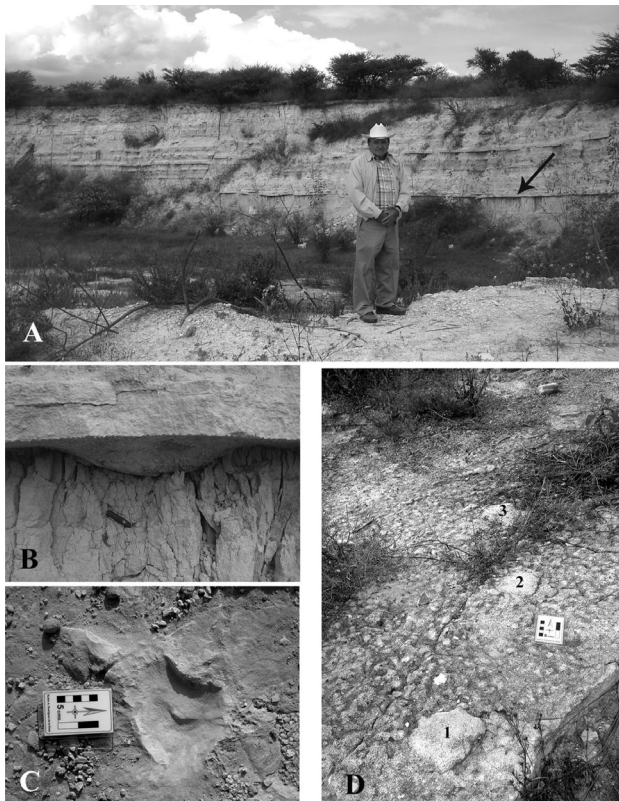


Figura 3. Detalles del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos, Jalisco. A) vista panorámica del sitio icnofosilífero, en un plano medio se ubica el Sr. Manuel González Esqueda, nieto de Don Valentín Esqueda, quien dió a Alfredo Dugès las lajas con huellas que sirvieron para el primer trabajo sobre paleoicnología de vertebrados en México, la flecha señala una huella en un nivel estratigráfico superior y mostrada en B; B) relleno natural de una huella posiblemente de proboscideo; C) posible huella de équido; D) rastro de un félido, conservando los rellenos naturales de las sobreimpresiones (1 a 3).

de las huellas, es pertinente no considerar una edad del Mioceno Medio para la localidad icnofosilífera.

Resultados

A la fecha, el material existente consiste de ocho lajas, la mayoría no catalogadas, que conservan huellas de mamíferos y aves. La mayoría de las lajas conservan huellas en forma de hiporrelieves convexos; sin embargo, la localidad icnofosilífera conserva asociaciones de epi- e hiporrelieves, así como también otros niveles portadores de huellas (Figura 3b-d). Material adicional incluye una laja con dos huellas de félido, alojada en el Museo Regional INAH-Aguascalientes y tres lajas con huellas de félido y de aves, alojadas en el Museo Regional INAH-Guadalajara. La icnofauna de vertebrados de San Juan de los Lagos se compone por huellas de aves y mamíferos (Figura. 4). Las huellas de mamíferos identificadas a la fecha pertenecen al menos a tres grupos: Artiodactyla, Proboscidea y Felidae (Figura 4).

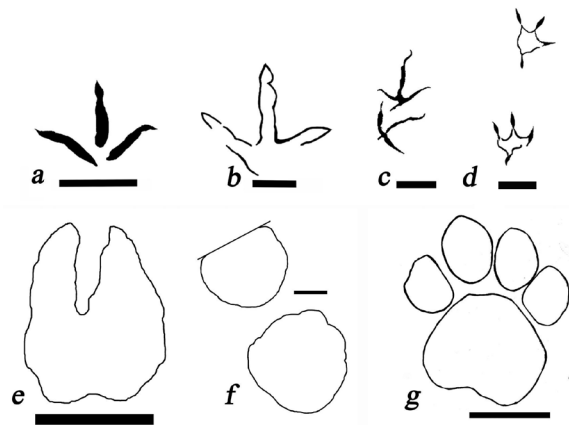


Figura 4. Huellas de vertebrados del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos. A-D) huellas de aves. E-G) huellas de mamíferos; E) huella de camélido, F) huellas de proboscideo, G) huella de félido. Las barras de escala en A-D equivalen a 2 cm, en E-G equivalen a 10 cm.

Paleoicnología Sistemática

División Vertebratichnia Vialov, 1966

Clase Avipedia Vialov, 1966

(Figuras 4, 5)

Las huellas más abundantes son las de aves, se han identificado al menos cuatro morfotipos diferentes (Figuras 4, 5), los cuales serán sujetos a una revisión icnosistemática en otra publicación, debido a la complejidad de los aspectos parataxonómicos de las huellas avianas. No obstante, se han observado morfotipos similares a las huellas del Orden Charadriiformes, huellas que muestran una clara anisodactilia (Figuras 4c, 5b), e incluso huellas pequeñas con una clara impresión de una membrana interdigital (Figuras 4d, 5a).

Clase Mammalipedia Vialov, 1966

Morfofamilia Pecoripediae Remeika *et al.*, 1995

Ichnogénero *Lamaichnum* Aramayo y Manera de Bianco, 1987

Ichnoespecie *Lamaichnum macropodum*

Sarjeant and Reynolds, 1999

(Figuras 4e, 6a)

Descripción y Discusión

Los autores colectaron dos lajas pequeñas, estas conservan huellas de contorno sub-oval, en las que se observan dos pezuñas claramente definidas, separadas por un espacio interdigital en forma de "V", ambas huellas presentan una depresión ligeramente cóncava en el área del talón (Figuras 6a). Las huellas tienen una longitud y anchura medias de 16 cm y 11.7 cm, respectivamente. Uno de los dígitos se observa sutilmente más delgado que el otro; sin embargo, esto es debido a que el pie entró al

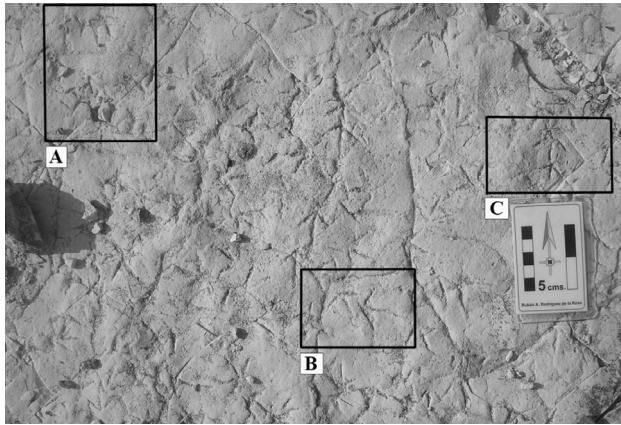


Figura 5. Detalle de la superficie portadora de huellas del sitio de San Juan de los Lagos; nótese la abundancia de huellas de aves. A) Huella pequeña con membrana interdigital, también mostrada en Figura 4D; B) huella anisodáctila que conserva impresiones fuertes de las garras, también mostrada en Figura 4C; C) Huellas tridáctilas, este tipo de huellas es el más abundante en el sitio icnofosilífero. La escala equivale a 5 cm.

sedimento de forma ligeramente oblicua, probablemente por el modo de locomoción de los camélidos (e.g., amblaje).

Lucas y Hunt (2007) revisaron la icnotaxonomía de las huellas de camélidos y restringieron el registro de este tipo de huellas a solo dos icnotaxa; una forma pequeña llamada *Lamaichnum guanicoe* Aramayo y Manera de Bianco (1987) y una forma de mayor tamaño llamada *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds (1999).

La talla y morfología generales de las huellas de camélidos de San Juan de los Lagos, concuerdan con los atributos de *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds, 1999, por lo que en este trabajo son referidas a este icnotaxón en particular.

Orden Proboscipedida Remeika *et al.*, 1995

(Figuras 4f, 6b)

Descripción y Discusión

Dos huellas asociadas estrechamente son atribuidas a Proboscídea, estas se encuentran conservadas en dos lajas y en ambos casos representan una asociación de pie/mano (Figuras 6b, 7b). Estas huellas son de contorno sub-circular; sin embargo, se observa una clara distinción en tamaño, siendo la impresión de mano más grande que la del pie. Las impresiones del pie tienen 25 cm de diámetro, las impresiones de mano tienen un diámetro de 28 cm; en ambos casos las impresiones de pie conservan la impresión de tres, posiblemente cuatro, dígitos (Figuras 6b).

Debido a la estrecha asociación entre pie y mano se piensa que se trata de las huellas de un solo individuo; la posición

que guarda la mano respecto al pie sugiere un productor de las huellas cuyo modo de locomoción era el amblaje.

Numerosas huellas de proboscidios, similares a las de San Juan de los Lagos, han sido descritas de algunos sitios de Norte América, éstas han sido referidas al icnogénero Proboscipeda (Panin y Avram, 1962; Scrivner y Bottjer, 1986; McNeil *et al.*, 2007; Morgan y Williamson, 2007); no obstante, debido a que se requiere de material adicional para asignar estas huellas a un icnotaxón en particular, es que se prefiere referirlas en el presente trabajo como huellas de Proboscidia (Orden Proboscipedida).

Orden Carnivoripedida Vialov, 1966

Morfofamilia Felipedidae Remeika, 2001

Mitsupes Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez,
Icnogénero nuevo

(Figuras 7-9)

Etimología: De *Mitsu*, gato en Huichol, en parte honrando a este grupo cultural mexicano y de *pes*, pie en Latín. Literalmente, “pie de gato”.

Diagnosis: La misma que para la icnoespecie.

Mitsupes dugesii Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez Icnospecie nueva

Etimología: El epíteto específico honra a Alfredo Dugès, quien estudió por vez primera estas huellas y realizó la primera publicación sobre huellas fósiles de vertebrados en México. Literalmente el nombre significa “el pie de gato de Dugès”.

Diagnosis: Huellas feloides de tamaño mediano (9-11 cm de longitud, 9-10 cm de ancho), con un cojinete interdigital de contorno asimétrico, ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme. Manos fuertemente impresas, a diferencia de las impresiones más someras de los pies, indicando un gran peso en la parte anterior del cuerpo.

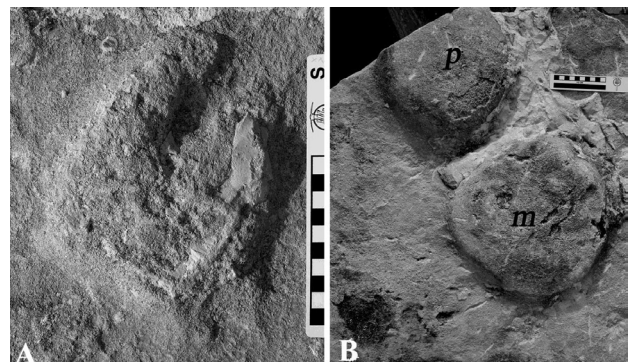


Figura 6. Huellas de mamíferos. A) huella de camélido, *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds, 1999; B) asociación de huellas de pie (p) y mano (m) de un proboscídeo (Orden Proboscipedida Remeika *et al.*, 1995). La escala equivale a 10 cm.

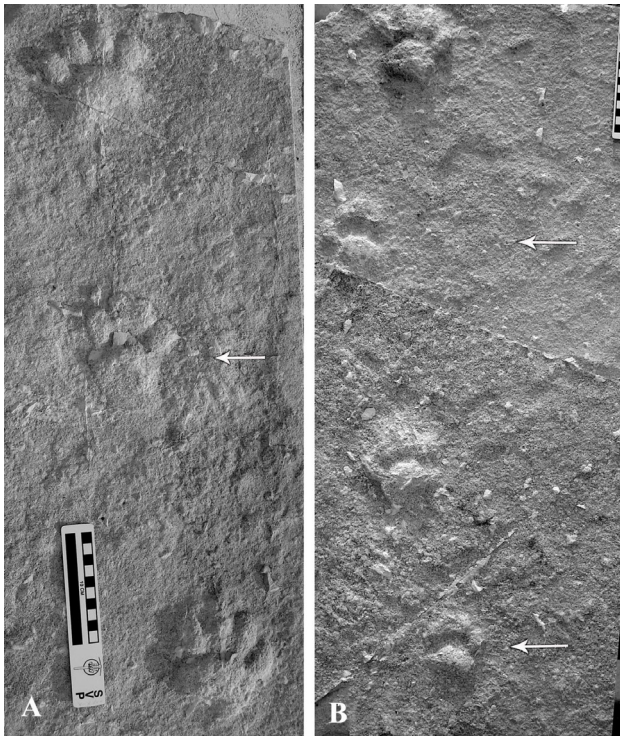


Figura 7. Lajas que conservan segmentos de rastros de félido, *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov. Las flechas blancas señalan las impresiones de pies; nótese las manos fuertemente impresas en comparación con las impresiones de pies. La escala equivale a 10 cm.

Especímenes: Cuatro lajas con los números de catálogo: PF-1332-5803, PF-1332-5804 y PF-1332-5805, PF-1332-5807. Estos números de catálogo fueron asignados por el Instituto Nacional de Antropología e Historia y pertenecen a una colección particular de uno de los autores (JRGG).

Holotipo: PF-1332-5807.

Descripción y Discusión

Las huellas más notables en la localidad icnofosilífera de San Juan de los Lagos son las pertenecientes a félidos (Figuras 7-9). A la fecha se cuenta con cuatro lajas portadoras de huellas, incluso algunas conservan segmentos parciales de rastros (Figura 7). De forma adicional se cuenta con las lajas conservadas en los museos de Guadalajara y Aguascalientes (*e.g.*, Figura 8).

Una relación con la Familia Felidae es fácilmente reconocible debido a su morfología general. En este sentido, las huellas de félidos presentan un cojinete interdigital que es relativamente grande en proporción al tamaño de los cojinetes dactilares; de igual forma, el espacio entre el cojinete interdigital y los cojinetes dactilares forma una “U” invertida, éste espacio forma una “X” en las huellas de los cánidos (*e.g.*, Anton *et al.*, 2004; Aranda, 1994; Elbroch, 2003; Murie, 1974). Las

huellas de félidos frecuentemente presentan una ausencia de impresiones de garras; sin embargo, en las huellas de San Juan de los Lagos fue posible identificar al menos dos impresiones de manos que conservan las impresiones de garras agudas y fuertemente recurvadas.

Estas huellas se conservan como hiporrelieves convexos; no obstante, entre los especímenes del Museo Regional del INAH, Aguascalientes, se conserva una porción pequeña de laja que representa un epirrelieve cóncavo (Figura 8).

Las huellas son paraxónicas; presentan cuatro cojinetes dactilares de forma sub-oval y un cojinete interdigital de forma ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme (Figuras 7, 8). La longitud media de las huellas es de 11.3 cm y el ancho medio es de 10.0 cm para las impresiones de mano; los pies tienen una longitud media de 11.0 cm y un ancho medio de 8.4 cm.

Los cojinetes dactilares se ordenan en un arco al frente de cada cojinete interdigital; en promedio, la longitud y ancho de los cojinetes dactilares es de 3.8 cm y 2.8 cm, respectivamente.

El cojinete interdigital es asimétrico, ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme. En su porción anterior, el cojinete es redondeado, mientras que el área posterior es conformada por dos lóbulos laterales, no distinguiéndose la presencia de un lóbulo medio-posterior característico de muchas huellas feloides (Elbroch, 2003); no obstante, el lóbulo posterior-lateral se encuentra fuertemente expandido posteriormente, con respecto

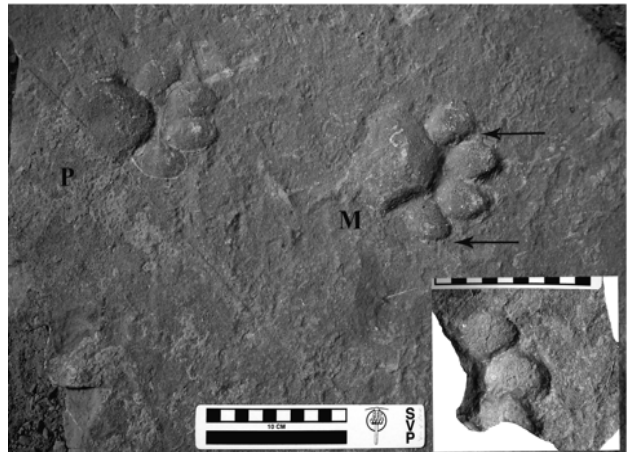


Figura 8. Laja con huellas de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov.; esta laja se encuentra conservada en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia, en la ciudad de Aguascalientes; el museo posee una porción de la huella conservada en forma de epi-relieve cóncavo (recuadro observado en la fotografía) que corresponde a la huella de mano (m), concretamente a la sección mostrada entre las flechas; esta laja conserva de igual forma una huella de pie (p). La escala equivale a 10 cm.

al lóbulo posterior-medial, ésta característica otorga el conspicuo contorno reniforme al cojinete interdigital (Figura 10).

Actualmente se conocen tres segmentos pequeños de rastros, los cuales conservan asociaciones de pie/mano (Figuras 7, 9). Cada impresión de pie se ubica por detrás de una impresión de mano, lo que resulta en un modo de locomoción conocido como “understep walk”, o de acecho. La longitud media de los pasos de mano y pie es de 54.5 cm y 57.1 cm, respectivamente; por lo que la distancia gleno-acetabular media se estima en 23.9 cm, siendo ésta inusualmente corta.

Una característica remarcable de los rastros es que la mano se encuentra fuertemente impresa en el sedimento, de forma contraria el pie usualmente se encuentra someramente impreso (Figuras 7, 9); esta característica sugiere una porción anterior del cuerpo más pesada y no un artefacto de la conservación debido a las características del sedimento; las condiciones homogéneas del substrato en las lajas portadoras de huellas son sugeridas por el hecho de que las impresiones de manos usualmente están situadas en el espacio entre dos impresiones someras de pies (e.g., Figura 7).

El registro fósil de huellas atribuidas a la Familia Felidae es escaso (Turner y Antón, 1997). Las huellas feloides más antiguas conocidas se encuentran conservadas en

sedimentos del Mioceno de España (Turner y Antón, 1997; Anton *et al.*, 2004; Figura 10).

En Norteamérica, huellas de félidos se conocen de algunos sitios del Neógeno y Cuaternario. En relación a esto, huellas atribuidas al icnogénero *Pumaeichnium* han sido reportadas del Plioceno de California; no obstante, este icnogénero fue reportado por vez primera del Pleistoceno de Argentina (Aramayo y Manera-de Bianco, 1987).

Scrivner y Bottjer (1986) reportan huellas de félidos del Neógeno de Death Valley en California, Estados Unidos; los autores atribuyen las huellas al icnogénero *Bestiopedia*, establecido por Vialov en 1961; sin embargo, Vialov estableció dicho género para huellas de carnívoros, sin marcar una diferencia entre huellas de félidos y cánidos (Vialov, 1961). Los autores mencionan como probable productor de las huellas de Death Valley a un organismo de talla similar a *Pseudaelurus* (Scrivner y Bottjer, 1986).

Huellas de félidos extintos se han reportado de depósitos del Pleistoceno Tardío de algunas cavernas en los Estados Unidos; éstas han sido atribuidas a félidos de gran talla, tales como una subespecie extinta de jaguar (*Panthera onca augusta*) y el león prehistórico norteamericano (*Panthera atrox*), otros reportes incluyen huellas de félidos de pequeño tamaño (Johnston, 1937; Oesch, 1969; Simpson, 1941; Graham *et al.*, 1996; Remeika, 2001; Scrivner y Bottjer, 1986).

En los casos mencionados arriba, sean de talla pequeña o grande, las huellas de félidos conservan un cojinete interdigital con una morfología feloide moderna, siendo simétricos bilateralmente; por lo anterior difieren de la morfología observada en los cojinetes interdigitales en las huellas de San Juan de los Lagos.

Aunque las huellas de Jalisco pueden ser identificadas con certidumbre como huellas de félidos (Figura 10), existen dos características que, en conjunto, sugieren un probable productor de las huellas y permiten hacer inferencias respecto a su anatomía funcional; estas características son la morfología del cojinete interdigital y la presencia de manos impresas más profundamente que los pies.

La fuerte asimetría de los cojinetes interdigitales constituye una diferencia notoria respecto a otras huellas de félidos; un patrón asimétrico similar ha sido observado para huellas feloides del Mioceno de Salinas de Añana, en España (Anton *et al.*, 2004; Figura 10), aunque tales huellas son de menor tamaño, comparadas con las huellas mexicanas.

El cojinete interdigital en las huellas de félidos modernos se compone de la fusión de un cojinete interdigital central

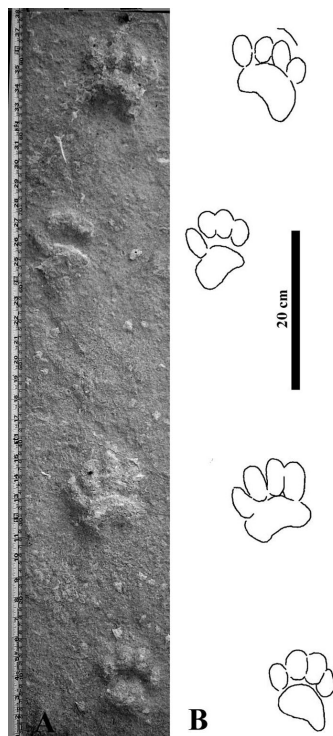


Figura 9. PF-1332-5807, holotipo (A) y contorno de las huellas (B) de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov. Nótese la fuerte asimetría del cojinete interdigital en pies y manos.

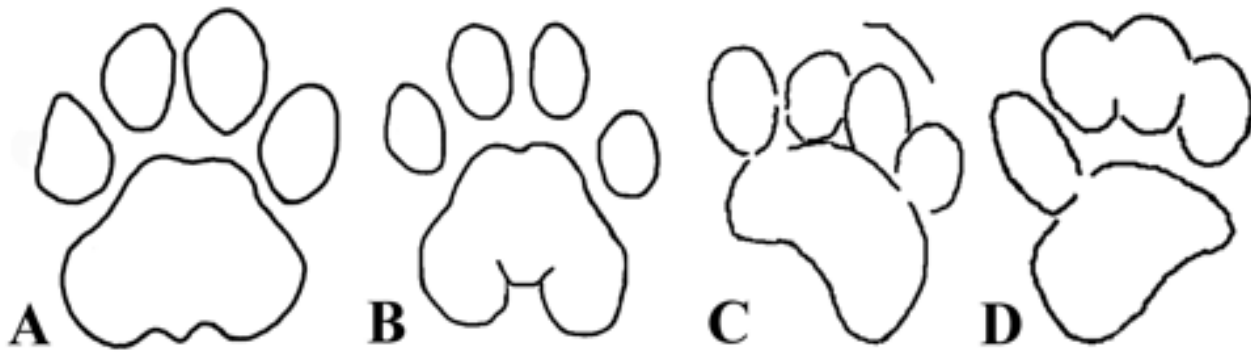


Figura 10. Comparación entre las huellas de algunos miembros de la familia Felidae. A) huella de mano izquierda de un león (*Panthera leo*); B) huella de mano derecha de félido de Salinas de Añana, España, nótese la postura semiplantígrada de la mano, representada por la extensión de los dos lóbulos posteriores del cojinete interdigital; mano (C) y pie (D) de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov., nótese el contorno reniforme del cojinete interdigital en ambos casos. A, tomado de Graham y colaboradores (1996); B, tomado de Turner y Anton (1997). Dibujos no representados a escala.

con dos cojinetes laterales de menor tamaño, conformando una estructura bilateralmente simétrica (Anton *et al.*, 2004; Elbroch, 2003; Murie, 1974). En el caso de las huellas de félidos de Salinas de Añana los dos cojinetes laterales al cojinete interdigital central se encuentran bien desarrollados, de hecho uno se proyecta más posteriormente que el otro (Figura 10).

La morfología de las huellas de España sugieren una postura supinada de los pies y las manos (Anton *et al.*, 2004), lo cual resultaría en una postura menos digitígrada; el resultado entonces es un cojinete interdigital capaz de producir huellas con una morfología más alargada, similares a lo observado en las huellas de San Juan de los Lagos (Figura 10).

En el presente estudio se interpreta que el productor de las huellas de félido de San Juan de los Lagos tenía una postura menos digitígrada. Adicionalmente, las manos están más impresas que los pies, sugiriendo que el productor de las huellas poseía una porción anterior del cuerpo más pesada.

Como ha sido demostrado por Lockley (1999), si conjuntamos las dos características antes mencionadas, bajo un punto de vista holístico, un patrón comienza a emerger, permitiendo sugerir un potencial productor de las huellas. Las manos fuertemente impresas sugieren un énfasis del peso corporal hacia la parte anterior, probablemente por la presencia de una gran musculatura; esta característica junto con una postura menos digitígrada, sugiere fuertemente que el productor de las huellas es un miembro de la subfamilia Machairodontinae; una afinidad con este grupo de félidos ya había sido sugerida previamente (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2007).

La gran musculatura en la parte anterior del cuerpo de los miembros de Machairodontinae estuvo presente en

los fuertes miembros anteriores; además, seguramente los grandes caninos representaban de igual forma un peso adicional (Turner y Antón, 1997). Sin embargo, hasta donde se conoce, no existen huellas atribuidas directamente a *Smilodon* u *Homotherium* en Norteamérica (Graham *et al.*, 1996).

No obstante, existen características anatómicas en algunos macairodontinos que les pudieron haber permitido dejar huellas similares a las de *M. dugesii*, como es el caso de *Homotherium*. La anatomía de *Homotherium* se conoce ampliamente; se trata de un félido atípico, con una apariencia que recuerda a los miembros de la familia Hyaenidae (Rawn-Schatzinger, 1992). Las características osteológicas de los miembros, anteriores y posteriores, sugieren un organismo con una postura que estriba de altamente digitígrada y cursorial, a un carnívoro semiplantígrado (Rawn-Schatzinger, 1992).

Algunos autores como Graham y colaboradores (1996) incluso han sugerido que los atributos anatómicos de *Homotherium* pudieron haber originado una configuración morfológica conspicua de sus huellas (Graham *et al.*, 1996: 343). *Smilodon*, sin embargo, pudo haber dejado huellas con un cojinete interdigital simétrico debido a los atributos anatómicos de sus pies y manos, en los que se observa una estructura de la zona tarsal y metatarsal típica de félidos actuales (Graham *et al.*, 1996; Anton *et al.*, 2004). Es así que, existe la probabilidad de que sólo una parte de los miembros de Machairodontinae, particularmente los miembros de la Tribu Homotherini (cf. Turner and Antón, 1997), hayan contado con atributos morfológicos y anatómicos capaces de producir huellas similares a *Mitsupes dugesii*, en donde se aprecia una clara supinación en pies y manos.

Un ejemplo de esta aseveración lo encontramos en huellas atribuidas a *Machairodus catacopsis*, reportadas del

Plioceno de Texas (Johnston, 1937). Estas huellas presentan un cojinete interdígital de forma asimétrica, por lo que presentan una gran similitud con las huellas de San Juan de los Lagos (Johnston, 1937: figura 1); es así que en el presente trabajo, dichas huellas del Plioceno de Texas son referidas de igual forma a *Mitsupes dugesii* Rodríguez-de la Rosa *et* Guzmán-Gutiérrez *icnoesp. nov.*

Otras huellas atribuidas a miembros de *Machairodontinae*, particularmente a *Machairodus*, han sido reportadas del Plioceno de Laetoli, en Tanzania; de igual forma se han propuesto para el Mioceno de Irán (Leakey y Hay, 1979; Abbassi y Shakeri, 2006). A este respecto es necesario comentar que el alcance estratigráfico de los miembros de la Tribu *Homotherinii* (e.g., *Homotherium*) es del Mioceno Tardío-Pleistoceno Tardío (Jefferson y Tejada-Flores, 1993).

La distancia glenoacetabular de *Mitsupes dugesii* *icnoesp. nov.*, es inusualmente corta (ca. 24 cm), esto se debe quizás a una mezcla de circunstancias, tales como el modo de locomoción del productor de las huellas o bien sus atributos morfoanatómicos; por ejemplo, si el productor de las huellas poseía una apariencia de hiaénido, como se observa en *Homotherium*, y adicionalmente éste progresa en una postura de acecho, ambas situaciones pudieron haber otorgado una distribución de las huellas en el rastro que resultara en un acortamiento aparente de la distancia glenoacetabular. En este caso, se requiere del hallazgo de una serie mayor de huellas en un solo rastro para confirmar esta aseveración.

Discusión General

La icnofauna del Neógeno de San Juan de los Lagos, Jalisco, es parte de uno de los episodios más interesantes de la historia de la paleoicnología de vertebrados en México. Esta icnofauna fue comentada por vez primera por Alfredo Dugès en 1894; dicho trabajo constituye el primer reporte sobre huellas de vertebrados en el país (Dugès, 1894).

A la fecha, esta icnofauna es constituida por cuatro morfotipos de aves, un camélido, un proboscideo y un tipo de félido (Figura 11). En relación a este último grupo, se asume que el productor de las huellas fue un miembro de la Subfamilia *Machairodontinae*, particularmente, el productor puede pertenecer a la Tribu *Homotherinii*, grupo en el cual se encuentran félidos como *Homotherium* y *Machairodus* (Turner and Antón, 1997). El primero presenta características anatómico-morfológicas que pudieron haber dejado huellas conspicuas, similares a las de San Juan de los Lagos (Rawn-Schatzinger, 1992; Graham *et al.*, 1996) y en el segundo de los casos, huellas similares a las mexicanas han sido atribuidas a *Machairodus*, debido a su estrecha asociación con restos esqueléticos de este félido (Johnston, 1937; Leakey y Hay, 1979; Abbassi y Shakeri, 2006).

La diversidad icnotaxonomía de este sitio icnofosilífero es moderada y en concordancia con lo observado en otras icnofaunas del Neógeno en las que, de igual forma, conservan mayormente huellas de aves y mamíferos (Lockley y Hunt, 1995; Mustoe, 2002). Una icnofauna comparable en diversidad a la de San Juan de los Lagos



Figura 11. Reconstrucción paleoambiental del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos, Jalisco, México. En ésta se observan aves, un camélido dejando las huellas de *Lamaichnum macropodum*, un félido macairodontino dejando las huellas de *Mitsupes dugesii* *icnoesp. nov.*, y un proboscideo en la distancia.

es la conservada en las calizas lacustres que afloran en Tepexi de Rodríguez, Puebla, en la parte central de México (Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

Entre los morfotipos de aves identificados en San Juan de los Lagos existen algunos que no han sido registrados previamente; no obstante, se requiere una revisión exhaustiva para poder realizar las asignaciones icnotaxonómicas correctas.

Huellas de camélidos han sido registradas en muchos sitios del Neógeno y su presencia no es sorprendente en el sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos. Huellas de camélidos han sido reportadas del sitio de Pie de Vaca, en Tepexi de Rodríguez, Puebla; en la localidad de El Salto, en Durango; y en Villa Alegría, al sur de Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Lockley y Delgado, 2007; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007). Sin embargo, las huellas de camélidos conservadas en los tres sitios antes mencionados son de tamaño pequeño, comparadas con las huellas encontradas en San Juan de los Lagos; es así que las huellas de los sitios de Puebla y Durango están emparentadas con *Lamaichnum guanicoe* Aramayo y Bianco (1987) y representan huellas de llamas, más que de camellos. No obstante, Beraldi-Campesi y colaboradores (2006) muestran huellas de camellos (*e.g.*, *Lamaichnum macropodum* Sarjeant y Reynolds, 1999) encontradas en las cercanías de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006: figura 9b).

En el caso particular de las huellas de proboscidos, tal como se mencionó con anterioridad, se prefiere solo relacionarlas con el Orden Proboscipedida, antes que nombran algún icnotaxón en particular. Huellas similares han sido reportadas únicamente de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

Hasta el momento, las huellas de félidos son las únicas reportadas para México, en las que es posible relacionarlas taxonómicamente con un grupo animal en particular; en éste caso *Mitsupes dugesii* Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez icnoesp. nov., es un tipo de huella relacionada con Machairodontinae (Tribu Homotherini).

Cabral-Perdomo (1995, 2000) sugiere que las huellas de félidos de Tepexi de Rodríguez, Puebla, fueron producidas por un organismo similar a *Smilodon* o bien *Panthera atrox*; en este último caso, se ha observado que las huellas de *P. atrox* son de tamaño considerablemente grande (ca. 22 cm de diámetro), comparadas con las huellas de félidos de Tepexi de Rodríguez, en Puebla (*cf.* Graham *et al.*, 1996).

Dávalos-Álvarez y colaboradores (2007) mencionan la presencia de huellas de supuestos félidos plio-pleistocénicos encontradas en sedimentos lacustres

denominados informalmente Villa Alegría, Puebla (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007). Sin embargo, la huella mencionada por los autores (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007: figura b1-b) presenta una morfología que difiere con las huellas atribuidas a los miembros de la Familia Felidae. A este respecto cabe mencionar que el espacio existente entre los cojinetes dactilares y el cojinete interdigital en los félidos tiene una forma de “U” invertida, mientras que en las huellas de los cánidos, dicho espacio tiene forma de una letra “X” (Murie, 1974; Elbroch, 2003), ésta última es la condición observada en las huellas de carnívoro reportadas para Villa Alegría, Puebla; por lo que dicha icnofauna se compone hasta el momento de huellas de camélidos y de un cánido de tamaño grande.

Reunidos los conocimientos, paleontológico y anecdótico, es posible apreciar que el sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos contiene un potencial enorme para el desarrollo de la paleontología, y particularmente el de la paleoicnología de vertebrados, en esta zona del País. El conocimiento derivado del estudio de esta icnofauna del Neógeno enriquece considerablemente el registro paleoicnológico de vertebrados y de igual forma se suma de manera importante a la historia de la paleontología Mexicana.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Señor Manuel González Esqueda y a trabajadores de la pedrera “el Paisa” en la Ciudad de San Juan de los Lagos, Jalisco, el apoyo ofrecido para la realización del presente estudio, particularmente a los señores Juan Reyes González y José Antonio Muñoz Cadena. El primer autor agradece en particular a Jesús A. Cortés Hermosillo y la Unidad Académica de Ciencias Biológicas, U.A.Z. el apoyo recibido. Los autores agradecen al Dr. Francisco Sour Tovar (FC-UNAM), Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca (IGLUNAM), así como a un revisor anónimo, las aportaciones significativas al presente manuscrito.

Referencias

- Abbassi, N., Shakeri, S., 2006, Miocene vertebrate footprints from the Upper Red Formation, Mushampa Area, Zanjan Province: Geosciences Journal, Publication No. 55, National Geoscience Database of Iran, p. 76-89.
- Aguirre-Díaz, G., Carranza-Castañeda, O., 2001, La Cuenca Miocena de León-San Juan de los Lagos-Teocaltiche. Un amplio paleolago en sector centro-occidental del Cinturón Volcánico Mexicano: Geos, Unión Geofísica Mexicana A.C., Boletín Informativo, Resúmenes y Programa, 21(3), p. 320.
- Anton, M., López, G., Santamaría, R., 2004, Carnivore trackways from the Miocene site of Salinas de Añana (Alava, Spain): Ichnos, 11, p. 371-384.

- Aramayo, S.A., Manera de Bianco, T., 1987, Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno Tardío) en la Localidad de Pehuen-Co (Partido de Coronel Rosales), Provincia de Buenos Aires, Argentina. Partes I y II: IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia I, p. 516-547.
- Aranda, M., 1994, Diferenciación entre las huellas de jaguar y puma: Un análisis de criterios. *Acta Zoológica Mexicana*: 63, 75-78.
- Bárcena, M. 1885. *Tratado de Geología Elementos Aplicables a la Agricultura a la Ingeniería y a la Industria*: México, Secretaría de Fomento, 435 p.
- Bárcena, M., 1892, Apuntes relativos a la geología del estado de Jalisco: *La Naturaleza*, 2ª serie, 2, p. 198-207.
- Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Centeno-García, E., Arenas-Abad, C., Fernández, L.P., 2006, Sedimentology and paleoecology of an Eocene-Oligocene alluvial-lacustrine arid system, Southern Mexico: *Sedimentary Geology*, 191, p. 227-254.
- Cabral-Perdomo, M.A., 1995, Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura, 107 p.
- Cabral-Perdomo, M.A., 2000, Pleistocene vertebrate tracks and traces from the Pie de Vaca Formation, in: *Guide Book of the Field Trips, 60th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, México, D.F., p. 115-119.
- Dávalos-Álvarez, O.G., Nieto-Samaniego, A.F., Alaniz-Álvarez, S.A., Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 2007, Estratigrafía cenozoica de la región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la falla de Oaxaca: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(2), p. 197-215.
- Dugés, A., 1894, Felis fósil de San Juan de los Lagos: *La Naturaleza*, 2ª serie, 2, p. 421-423.
- Elbroch, M., 2003, *Mammal Tracks & Sing: A guide to North American species*: Pennsylvania, U.S.A., Stackpole Books, 784 p.
- Graham, R.W., Farlow, J.O., Vandike, J.E., 1996, Tracking Ice Age felids: Identification of tracks of *Panthera atrox* from a cave in southern Missouri, U.S.A., in Stewart, K.M., Seymour, K.L. (eds.), *Palaecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals*: Toronto, Canada, University of Toronto Press, p. 331-345.
- Jefferson, G.T., A.E. Tejada-Flores, 1993, The Late Pleistocene record of *Homotherium* (Felidae, Machairodontinae) in the Southwestern United States: *PaleoBios*, 15(3), p. 37-46.
- Johnston, C.S., 1937, Tracks from the Pliocene of West Texas: *American Midland Naturalist*, 18(1), p. 147-152.
- Leakey, M.D., Hay, R.L., 1979, Pliocene footprints in the Laetoli Beds at laetoli, northern Tanzania: *Nature*, 278 (22), p. 317-323.
- Leonardi, G., 1994, *Annotated Atlas of South America Tetrapod Footprints (Devonian to Holocene)*: Brasil, Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, 246 p.
- Lockley, M. G., 1991, *Tracking Dinosaurs: A New Look at an Ancient World*: Cambridge, Cambridge University Press.
- Lockley, M.G., 1999, *The eternal trail, a tracker looks at evolution*: Cambridge, Perseus Books, 334 p.
- Lockley, M.G., Delgado, C.R., 2007, Tracking an ancient turkey: a preliminary report on a new Miocene ichnofauna from near Durango, Mexico, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 67-72.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995, *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States*: New York, Columbia University Press, 338 p.
- Lucas, S.G., Hunt, A.P., 2007, Ichnotaxonomy of camel footprints, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 155-168.
- McNeil, P., Hills, L.V., Tolman, M.S., Kooyman, B., 2007, Significance of Latest Pleistocene tracks, trackways and trample grounds from southern Alberta, Canada, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 209-223.
- Morgan, G., Williamson, T.E., 2007, Middle Miocene (Late Barstovian) mammal and bird tracks from the Benavidez Ranch local fauna, Zia Formation, Albuquerque Basin, Sandoval County, New Mexico, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 319-330.
- Murie, O.J., 1974, *A field guide to animal tracks*: Boston, Houghton Mifflin Company, 375 p.
- Mustoe, G.E., 2002, Eocene bird, reptile, and mammal tracks from the Chuckanut Formation, Northwest Washington: *Palaos*, 17, p. 403-413.
- Oesch, R.D., 1969, Fossil Felidae and Machairodontidae from two Missouri caves: *Journal of Mammalogy*, 50(2), 367-368.
- Panin, N., Avram, E., 1962, Noe urme de vertebrate in Miocenul Subcarpatilor Ruminesti: *Studii Cercet. Geol.*, 7, p. 455-484.
- Rawn-Schatzinger, V., 1992, The scimitar cat *Homotherium serum* Cope, osteology, functional morphology and predatory

- behavior: Illinois State Museum Reports of Investigations, 47, 80 p.
- Remeika, P., Jefferson, G.T., Murray, L.K., 1995, Fossil vertebrate faunal list for the Vallecito-Fish Creek and Borrego-San Felipe Basins, Anza-Borrego Desert State Park and vicinity, California, in Remeika, P., Sturz, A. (eds.), Paleontology and Geology of the Western Salton Trough Detachment, Anza-Borrego Desert State Park, California: San Diego, California, San Diego Association of Geologists. Field Trip Guidebook I: p. 82-93.
- Remeika, P., 2001, The Fish Creek Canyon ichnofauna: A Pliocene (Blancan) vertebrate footprint assemblage from Anza-Borrego Desert State park, California, in Santucci, V.L., McClelland, L. (eds.), Science and Research on Public Lands: Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference, p. 55-75.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Aguilón-Martínez, M.C., López-Espinoza, J., Eberth, D.A., 2004, The fossil record of vertebrate tracks in Mexico: *Ichnos*, 11, p. 27-37.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Guzmán-Gutiérrez, J.R., Polaco, O.J., 2006. Diversidad de huellas fósiles de vertebrados en San Juan de Los Lagos, Jalisco: Un informe preliminar (resumen), en Sociedad Mexicana de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, X Congreso Nacional de Paleontología, México, D.F., Libro de Resúmenes, p. 70.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Polaco-Ramos, O.J., Aguilar, F.J., Guzmán-Gutiérrez, J.R., 2007, Footprints of Machairodontid felids from the Late tertiary of Central Mexico, in Díaz-Martínez, E., Rábano, I. (eds.), 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America: Madrid, España, Instituto Geológico y Minero de España, Cuadernos del Museo Geominero, 8, p. 345-348.
- Scrivner, P. J., Bottjer, D.J., 1986, Neogene avian and mammalian tracks from Death Valley National Monument, California: Their context, classification and preservation: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57, p. 285-338.
- Sarjeant, W.A.S., Reynolds, R. E., 1999, Camelid and horse footprints from the Miocene of California and Nevada: *San Bernardino Museum Association Quarterly*, 46(2), p. 3-20.
- Simpson, G.G., 1941, Discovery of jaguar bones and footprints in a cave in Tennessee: *American Museum Novitates*, 1131, p. 1-12.
- Turner, A., Anton, M., 1997, The big cats and their fossil relatives. An Illustrated Guide to their evolution and natural history: New York, Columbia University Press, 229 p.
- Vialov, O.S., 1961, Paleogenovoy flish svenogo sklona Karpat: Kiev. Akad. Nauk. Ukr. S.S.R., Inst. Geol. Polezo. Iskopa.
- Vialov, O.S., 1966, Sledy zhiznedeiatel'nosti organizmow I ikh paleontogicheskoe znachenie. Kiev: Naukova Dumka.
-