

## ICNITAS TERÓPODAS DEL CRETÁCICO INFERIOR DE LA RIOJA (ESPAÑA).\*

FÉLIX PÉREZ-LORENTE<sup>1</sup>

M<sup>a</sup> MANUELA ROMERO MOLINA<sup>2</sup>

### RESUMEN

Se han analizado las icnitas terópodas de La Rioja de dos formas: aisladamente cada una de ellas una a una, y en la relación con las asociaciones de huellas que hay en los afloramientos en los que se encuentran. Al aplicar los criterios para su reconocimiento se observa que algunas icnitas se ajustan a las normas de identificación establecidas mientras que otras no se discriminan bien; también se encuentra que hay formas que permiten definir nuevos icnogéneros. Con respecto a las rastrilladas se concluye que la mayor parte de las asociaciones encontradas en el mismo yacimiento son de icnogéneros iguales - cada asociación debe pertenecer al mismo grupo social, que transitaba, deambulaba, o cuyos individuos concurrían con frecuencia en el mismo sitio. La edad de los yacimientos de huellas de dinosaurios de La Rioja es Cretácico inferior.

Theropod ichnites of the La Rioja region (Spain) have been analysed in two ways: i) one by one, and ii) as they are associated in the sites. On applying criteria for theropod footprint identification, the results obtained are that most of them are close to the established norms although there are some with no good discrimination from ornithopod prints. There are also tracks clearly belonging to new ichnogenera due to the morphological characteristics and biometrical parameters. With respect to the trackways we can conclude that most of the associations found in each site belong to the same ichnogenus and probably to the same social group which walked or wandered about, or frequently converged on, the same place. The geological age of the paleoichnological sites is Lower Cretaceous.

\* Conferencia leída el 30 de julio de 2001 en Enciso (La Rioja).

1 Instituto de Estudios Riojanos. Muro de la Mata, 8. E-26001 Logroño. Spain.

2 Área de Paleontología. Universidad de Granada. Fuentenueva. E-18071 Granada. Spain.

## 0. INTRODUCCIÓN

En La Rioja (fig. 1) se han encontrado alrededor de 8.000 huellas de dinosaurio. Las icnitas se encuentran en niveles cuya edad va desde el Berriasiense hasta el Albiense Inferior (Cretácico Inferior).

Como las icnitas de dinosaurios terópodos y ornitópodos son bípedas, para investigar todas estas pisadas se necesitan criterios de separación entre los tipos de pisadas. Se clasifican como si fueran marcas de actividad vital (Sarjeant, 1990) sin tener en cuenta el dinosaurio que las dejó.

Se analizan las huellas terópodos y se comparan con las ornitópodos, de acuerdo con las características discriminantes de las tablas 2 y 3. Dentro del grupo de icnitas terópodos señalado, hay algunas observaciones destacables de las cuales se han seleccionado para comentar: el tamaño de las pisadas, los nuevos icnotaxones y finalmente la distribución de pistas terópodos por los yacimientos riojanos.

Los nombres y siglas que se citan en este artículo son los que se han normalizado para el catálogo encargado por el Gobierno de La Rioja (Tabla 1).

## 1. DETERMINACIÓN DE ICNITAS

### 1.1. Variabilidad de las icnitas

Hay huellas que reproducen exactamente las estructuras de los pies que las produjeron y son válidas para la identificación, pero hay otras en las que su forma y dimensión tienen que considerarse con precaución. Una huella del pie de un dinosaurio es una marca en un estrato que depende no sólo de la forma del pie, sino del estado del barro que el animal holló. Si, por ejemplo, el barro era blando, el autopodio se hunde mucho. En el caso de pisadas terópodos, como los dedos suelen ser largos y separados, este hecho implica que:

- Varíe el ángulo interdigital según la profundidad alcanzada.
- Se desplace más barro donde se juntan los dedos y por lo tanto se acumule más cerca de los hipes.
- En las marcas más profundas, el barro caiga con facilidad hacia el interior del hueco dejado por los dedos, de manera que estos parezcan más esbeltos y acuminados de lo que en realidad lo son.
- En las marcas profundas se desdibujen las señales dejadas por las almohadillas, tanto las acolchadas del fondo como las constricciones laterales.

De estas pisadas quedan sin embargo algunas estructuras mensurables como son: la longitud del pie, la de los dedos, y casi todas las relativas a la rastrillada (paso, ángulo de paso, zancada, etc.)

### 1.2. Identificación

La mayor parte de las huellas de dinosaurios bípedos de La Rioja se pueden clasificar sin problemas dentro del icnogrupos Theropoda o del icnogrupos Ornithopoda. Está claro que las icnitas terópodos muy hundidas se distinguen de las ornitópodos porque estas tienen la marca de los dedos más corta y dejan una

especie de depresión redondeada o de caldera con los bordes elevados. Sin embargo, no se puede definir una huella en tales condiciones, porque su forma resulta del comportamiento del suelo y no del comportamiento del individuo o del contorno y estructuras de sus pies.

En este trabajo se consideran solamente las icnitas terópodos que están impresas con detalle suficiente, o aquellas cuyo tamaño o forma las hagan destacables.

## **2. DETERMINACIÓN DE ICNITAS TERÓPODAS. CRITERIOS GENERALES Y DIFICULTADES**

Los criterios generales seguidos en la identificación y discriminación de pisadas terópodos y ornitópodos se indican en las tablas 2 y 3 (basados en Haubold, 1971; Casanovas et al., 1989; Thulborn, 1990). Algunos son exclusivos de unas u otras, de manera que cuando quedan marcados en las huellas no hay ningún problema con la identificación, pero hay otros que se encuentran en cualquiera de los dos - "track classification is need of considerable revision"... (Lockley, 1991). A continuación se explican cada uno de los criterios y se especifica la dificultad que encierran para determinar el icnogrupo. Hay que tener en cuenta que estos criterios se aplican a icnitas de dinosaurio del Cretácico Inferior de La Rioja.

### **2.1. Envoltente del pie ovalada [Tabla 2(i)]**

En los dinosaurios terópodos la envoltente del pie suele ser ovalada, con el eje mayor del óvalo paralelo al eje del pie. El cierre distal y el trasero pueden ser agudos. Hay algunos terópodos pequeños de dedos delgados que tienen divaricación muy grande, en los que la envoltente del pie sería ovoide. (Fig. 2)

### **2.2. Impresiones de los dedos del pie largas y separadas [Tabla 2,(ii) y (iv)]**

Las pisadas terópodos son de dedos largos y relativamente independientes unos de otros. Hay autores que dicen que algunos ornitópodos pequeños tienen dedos largos y separados (Thulborn, 1990). En La Rioja, hay huellas de dedos del pie relativamente cortos y próximos, hecho que no se cumple para los terópodos. (5PL2.4, Fig. 3C)

### **2.3. Terminación acuminada de las impresiones de los dedos [Tabla 2, (iii)]**

Los dinosaurios terópodos tienen uñas largas y afiladas, tanto los grandes como los pequeños (fig. 3A yB). También está admitido que hay dinosaurios ornitópodos pequeños con uñas delgadas.

### **2.4. Varias almohadillas por dedo [Tabla 2, (v)]**

Algunas icnitas terópodos bien marcadas muestran varias almohadillas en cada dedo [fig. 3A (PP144.2); fig. 4 (3IA.3)]. Como en los casos anteriores se admite que hay icnitas de ornitópodos pequeños con esta misma característica.

### 2.5. Posición de la marca del hallus [Tabla 2, (vi)]

El hallus de los dinosaurios terópodos está dirigido hacia un lado o hacia atrás (fig. 4). En los dinosaurios ornitópodos el hallus va hacia delante ("the hallux extended posteriorly or straight backwards, whereas that of ornithopods extended anteromedially or straight inwards, toward the midline of the trackway" (Thulborn, 1990)

### 2.6. Unión entre las marcas de los dedos [Tabla 2, (viii)]

En las icnitas terópodos se suele ver que la unión entre los dedos III y IV es más íntima que entre el II y el III. (Los números romanos se utilizan en la nomenclatura de los dedos de los pies indicando I el dedo interno y V el externo). Esto es consecuencia de la almohadilla que constituye el talón (fig. 3A y B) la cual protege la articulación entre el metatarsal IV y la falange proximal del dedo IV. Se dice que también hay algunos dinosaurios ornitópodos pequeños que tienen esa misma forma.

### 2.7. Marca del talón saliente [Tabla 2, (vii), (ix)]

La almohadilla citada en el apartado anterior es la que da el talón de los dinosaurios terópodos, que generalmente es estrecha en su parte proximal. Muchas icnitas tienen el talón bilobulado ("sensu" Casanovas et al 1995a) porque la parte trasera de la almohadilla proximal del dedo II (figs. 3A, 3B) queda aislada. Hay dinosaurios ornitópodos pequeños que también tienen esta forma.

### 2.8. Pie más largo que ancho [Tabla 3, (x)]

Es un carácter también general. En la figura 5A, se representan datos de 51 pistas ornitópodos y de 204 terópodos, todas de La Rioja. Se observa que sobre la recta de pendiente igual a 1 ( $I = a$ : longitud del pie igual a su anchura) es donde se coloca la envolvente continua que encierra los rastros ornitópodos (fig. 5C). Los rastros terópodos están dentro de los contornos hechos a trazos. La tendencia a ser más largas que anchas las pisadas terópodos es clara, pero la intersección entre los dos campos de existencia es grande. Si se hace un histograma con los valores de la relación  $(I - a)/a$  (fig. 5B) también se aprecia lo mismo. La línea continua indica el porcentaje de pistas ornitópodos (predominan en los valores menores de 0'1, próximos a cero; es decir  $I$  aproximadamente igual a  $a$ ), más abundantes en la parte negativa. Las terópodos ocupan un campo mayor de valores mayores de cero, pero la intersección de los contornos es grande (más número de pistas terópodos en el intervalo entre -0'1 y 0'3).

### 2.9 Ángulo de paso [Tabla 3, (xi)]

La tabla 3 da por seguro que el ángulo de paso ( $Ap$ ) es mayor en las rastrilladas terópodos que en las ornitópodos. La figura 6 es también una gráfica del porcentaje de número de rastros tomados en intervalos de 10 grados de ángulo de paso. El ángulo de paso en terópodos es mayor en mayor porcentaje de rastros terópodos que de ornitópodos, pero la intersección de campos es muy grande. No es valor discriminatorio en La Rioja.

### 2.10. Relación de la marca del dedo III con la longitud del pie [Tabla 3, (xii)]

Es variación de las relaciones L/K o LÑ/M de Moratalla et al. (1988). En la figura 7 están representados los datos de marcas terópodos y ornitópodos de La Rioja. En ella se ve que la línea

$$\text{III/I} = 0'5$$

es casi la recta de regresión de las trazas ornitópodos, y es también el límite inferior de la nube de puntos terópodos. Los terópodos tienen valor mayor de 0'5, o dicho de otra manera, la longitud del dedo III es más de la mitad del pie. Aunque la zona de superposición de ambas nubes es muy grande, la tendencia de separación es más clara que en las representaciones hechas en las figuras anteriores.

### 2.11. Relación entre la zancada y la longitud del pie [Tabla 3, (xiii)]

Al repasar la recopilación de Haubold (1971) se deduce que los dinosaurios de patas delgadas tienen su relación  $z/I$  mayor que los de extremidades delgadas. Si se admite que entre los dinosaurios bípedos, los terópodos tienen las extremidades más delgadas que los ornitópodos, habrá que investigar si existe límite que separe, según esta relación, a unos de los otros.

Se ha proyectado  $z/I$  obtenida en pistas de La Rioja (fig. 8) y en la gráfica se encuentra que los dinosaurios ornitópodos están por debajo del valor 5'5 y los terópodos por encima de 4'8. No disponemos de datos para saber que ocurre con los que Thulborn (1990) llama ornitópodos pequeños.

### 2.12. Ángulo II<sup>IV</sup> [Tabla 3, (xiv)]

Sólo disponemos de 36 pistas ornitópodos de las que se extrae este valor, que además no muestra ninguna concentración o máximo. En los terópodos, con datos de 191 rastros, se detecta un máximo cerca de 60°.

### 2.13. Rastrillada estrecha [Tabla 3, (xv)]

El número que se utiliza para representarlo no es ningún valor absoluto (por ejemplo amplitud o luz de rastrillada) sin que se emplea la relación entre la amplitud de rastrillada (distancia entre el punto medio del pie y la línea media) y la anchura del pie ( $Ar/a$ ). Si el centro de la huella está sobre la línea media ( $Ar = 0$ ) la relación es cero; si la icnita es tangente a la línea media,  $Ar/a = 0.5$ .

En la figura 9 están representados los datos ornitópodos por una línea continua y los terópodos por una línea a trazos. La separación entre rastrilladas terópodos y ornitópodos no es neta.

### 2.14. Ángulo II<sup>III</sup> menor que el III<sup>IV</sup>

Este valor se encuentra si se mide el ángulo interdigital utilizando el eje de las marcas de los dedos. En los dinosaurios ornitópodos puede ser imposible de medir por la dificultad de encontrar tal eje en dedos que dejan marcas circulares, pero en los que se puede hacer, cumple también la citada condición (fig. 3A).

### 3. PISADAS CARNOSAURIAS Y COELUROSAURIAS

Las icnitas terópodos, de acuerdo con Thulborn (1990) las clasificamos en grandes (más de 25 cm de largo o carnosaurias) y pequeñas (menos de 25 cm de largo o coelurosaurias). El hallazgo de huellas ornitópodos pequeñas (de menos de 25 cm) con dedos cortos y redondeados, con una sola almohadilla, etc. nos permite deducir que hay icnitas de este tipo que no se pueden confundir con las terópodos. No obstante, también las hay cuyas características son similares y que no se distinguen a no ser que el hallus quede impreso.

### 4. TAMAÑO DE LAS ICNITAS TERÓPODAS DE LA RIOJA

#### 4.1. Icnitas Terópodos pequeñas

##### 4.1.1. YACIMIENTO DEL BARRANCO DE VALDEBRAJES (Figura 11)

Contiene las icnitas terópodos más pequeñas de La Rioja [rastrilladas VBR1 a VBR8, antes rastros 1 a 8 de Aguirrezabala et al. (1985) y rastrilladas CA1 a CA8 de Casanovas et al. (1991). Discusión y réplica Viera y Torres (1992) y Casanovas et al. (1992)]. La huella más pequeña es VBR3.2 de 7.5 cm de largo y las mayores (VBR6.2, VBR7.2 y VBR8.2) son de 12.5 cm. En este yacimiento hay un rastro terópodo con tres pisadas ( $I = 30$  cm) y varias icnitas terópodos y ornitópodos aisladas.

El valor medio de la longitud de las pisadas de cada uno de estos rastros está en la tabla 4. El pie es más ancho que largo en la mayor parte de los rastros (VBR1, VBR2, VBR4, VBR5, VBR6) por lo que los valores de  $(I - a)/a$  son menores de cero. Los dedos son más largos que anchos, están separados y tienen terminación acuminada. En algunas icnitas (VBR1.3, VBR2.1, VBR5.3) queda marcada la estría dejada por la uña de punta afilada. No se observan señales de almohadillas y los dedos dejan la misma impresión que la de una salchicha. No hay marca de hallus.

En la mayor parte de las pisadas no se imprime el talón, pero en las que lo hace, o es bilobulado (VBR4.2, VBR8.3) o queda señalada una almohadilla pequeña separada de los dedos (VBR1.6, VBR2.3) que deja marca de talón saliente y estrecho. Las huellas están poco marcadas y ni se aprecian las relaciones entre los dedos, ni las que haya entre ellos y la almohadilla del talón.

Los rastros son estrechos ( $Ar/a < 0.5$ , lo que indica que una parte del pie está sobre la línea media. El ángulo de paso es mayor 150-155° en dos rastros, y mide entre 165-166° en tres. La relación  $III/I$  que parece discriminativa entre icnitas terópodos y ornitópodos (Moratalla et al., 1988; Pérez-Lorente, 1996) es mayor de 0.5, valor propio de terópodos. El ángulo  $II/IV$  mayor de 50° sería más propio de dinosaurios ornitópodos (Thulborn, 1994). La relación  $z/I$  se ajusta a la que tienen los dinosaurios de extremidades delgadas.

Estos rastros se han definido como ornitópodos por Aguirrezabala et al., (1985) y por Lockley et al., (1999), mientras que Casanovas et al., (1991, 1992) dicen que son icnitas terópodos. Por los criterios expuestos, teniendo más en cuenta la clasificación de las icnitas que las de los dinosaurios que las producen nos inclinamos a pensar que serían las huellas terópodos más pequeñas encontradas en La Rioja.

Hay un argumento que no se ha utilizado en este proceso de discriminación. La velocidad de marcha de estos dinosaurios no indica carrera ( $z/h$  es menor de 1.8

en VBR6 y 1'5 en el resto de las pistas) lo cual indica que los dinosaurios apoyaban todo el pie en el suelo. Esto conduce a decidir que el talón de estos dinosaurios estaba algo levantado del suelo, disposición probablemente más correcta para un dinosaurio terópodo que para un ornitópodo. La poca profundidad de las huellas mencionada antes, no es la razón por la cual se imprime el total de las huellas excepto el talón; si fuera esta la razón, podrían no estar representadas tampoco otras partes del pie de estos dinosaurios.

#### 4.1.2. YACIMIENTO DE PEÑAPORTILLO (Figura 12)

Hay dos estudios detallados publicados por Viera et al. (1984) y Casanovas et al. (1993b). En ese lugar hay:

- un rastro probablemente ornitópodo que deja marca de la cola;
- tres rastros terópodos grandes ( $I > 30$  cm);
- y tres pistas de icnitas terópodos pequeñas ( $I < 16$  cm).

De los rastros terópodos grandes, dos (PP144, y PP145) van paralelos a los tres pequeños (PP147, PP148, PP149) y el tercero de los grandes (PP146) es perpendicular a los anteriores.

La longitud de las pisadas terópodos pequeñas oscila entre 12 cm y 16 cm. Los valores medios de las rastrilladas están en la tabla 5. Estas icnitas son más largas que anchas, los dedos son más largos que anchos, y en las pisadas cuyas marcas se conservan bien, están separados, con almohadillas y con terminación acuminada; no hay señal de hallus. El talón es saliente, y la almohadilla que lo deja está separada del dedo IV por una leve constricción (PP149.6, PP149.8, PP149.9, PP149.11 y PP148.8).

Los rastros son muy estrechos ( $Ar/a < 0'5$ ) y el ángulo de paso grande. La relación  $III/I$  es, en general, mayor de  $0'5$ , y el valor del ángulo  $II^{\wedge}IV$  es menor de  $50^{\circ}$ .  $z/I$  se acerca al valor propio de dinosaurios ornitópodos porque sólo es dos décimas superior a 5. La velocidad y la zancada relativa indican que caminaban despacio.

## 4.2. Icnitas Terópodos grandes

### 4.2.1. YACIMIENTO DEL CAMINO A TREGUAJANTES

En este yacimiento (Casanovas et al., 1995b) hay cuatro pisadas: tres que forman parte de un rastro (TR1.1 a TR1.3); y una (TR4) aislada. Son las huellas terópodos más grandes encontradas por nosotros en La Rioja. Si se mide la longitud de TR1.3 (incluyendo la marca de la uña del dedo III, fig. 2) se obtienen 75 cm (70 cm sin esta última marca). El pie es más largo que ancho. Los huecos dejados por los dedos son más largos que anchos, están separados y terminan en uñas largas (sobre todo los dedos II y III). No hay marca de hallus. Hay impresiones de almohadillas que parecen indicar que el dedo II tiene dos.

El talón se imprime en todas las pisadas, y es a manera de un saliente trasero; hay una almohadilla para el talón en TR1.1, TR1.2 y TR4 colocada en la prolongación del dedo IV.

El rastro es muy estrecho ( $Ar/a = 0'4$ ) y el ángulo de paso no es muy grande (155°). La relación  $III/I$  (0.66) es propia de terópodos. El ángulo interdigital ( $II-IV$

= 53°) está en el valor propuesto para dinosaurios ornitópodos. La relación  $z/I$  (4/2) es de dinosaurios de extremidades pesadas.

#### 4.3. Rastros terópodos de tamaño intermedio

En el histograma de la figura 10 están representadas 205 rastrilladas, agrupadas según la longitud del pie. No se han diferenciado las que tienen almohadillas de las que no las tienen. Se encuentra que el máximo de medidas está entre 28 y 30 cm de longitud. Se observa también un hecho muy común en las representaciones que se aportan a este trabajo, y es el de los dos máximos relativos que hay en los extremos del histograma.

### 5. ALGUNAS MARCAS TERÓPODAS DESTACADAS.

#### 5.1. Icnita LNO4.

En el yacimiento de Las Navillas (Casanovas et al., 1995c) hay dos rastros, LNO y LNS en los que se muestra un hecho destacable: la uña del dedo II está mucho mejor marcada y deja señal más grande que las de los dedos III y IV. En la figura 13 se reproducen ambas pistas para poder apreciar sus caracteres. Los datos biométricos coinciden con los de los rastros terópodos (Tabla 6). Las trazas LNO.4 o LNS.2 son los mejores modelos. El dedo II es, como en la generalidad de los rastros terópodos, a manera de un dedo lateral con respecto a la parte más sólida del pie (constituída por el par III-IV, este último asociado al talón).

El caso del dedo II con la uña mejor marcada no es exclusivo de Las Navillas, sino que también se encuentra en las rastrilladas: LM33, LM34, LM37, LM38, LM40, LM45(?), LM50 y LM53 en el yacimiento de Las Mortajeras (Casanovas et al., 1993b). En estas últimas pistas, además de que la marca de la uña II es más clara y larga que la del dedo IV, y mucho más clara y larga que la del dedo III, se verifica también que:

- a) La marca del dedo II sale desde el talón de la huella.
- b) El dedo IV se sitúa al lado del dedo III como si fuera un apéndice lateral.
- c) El dedo IV es el más delgado y corto de los tres.

A pesar de esta disposición no habitual de los dedos, el ángulo  $II^{\wedge}III$  es menor que el  $III^{\wedge}IV$  (Tabla 7).

#### 5.2 *Theroplastigrada encisensis* (Casanovas et al., 1993c; EVPA.13, figura 4).

Es un rastro en el que hay 22 pisadas alargadas con la impresión del metatarso y de los dedos I, II, III y IV, unidos todos ellos por la impresión de una membrana (Casanovas et al. 1993c). El pie digitígrado mide 36 cm de largo y 38 cm de ancho; la longitud del pie es de 60 cm si se mide con el metatarso incluido. Esta rastrillada se ha clasificado dentro de las terópodos porque las marcas de los dedos son largas y acuminadas y porque la marca del hallus va hacia atrás. Se encuentra, como en otras pistas plantígradas, que la velocidad es muy alta para el tipo de andar que se le supone. Pérez-Lorente (1993) citó que el eje del pie y del metatarso forman ángulo distinto de 180°, y lo relacionó con la posición y el movimiento relativo de los segmentos de la extremidad del dinosaurio.

## 6. DISTRIBUCIÓN DE LAS ICNITAS

### 6.1. Por yacimientos

Se dice que las huellas de dinosaurios se encuentran casi siempre agrupadas por yacimientos. Esto es un hecho que depende de la extensión del afloramiento (Tabla 8). En el primer apartado de la tabla, hay algunos lugares (señalados con asterisco) que solo contienen un rastro. En los del segundo y tercer apartados, los señalados con el signo de la suma (+) son aquellos en los que es mayoritaria un tipo de pisadas.

No se puede decir que las pisadas de uno u otro tipo de dinosaurio ocupen zonas geográficas preferentes en La Rioja. El modelo que dice que en cada región se encuentra solo un tipo de dinosaurio no se puede aplicar a La Rioja. La variedad de tipos de pisadas que hay en cada afloramiento es función de su extensión. El área media de los yacimientos que muestran uno, dos o más de dos icnotipos es de 60, 70 y 798 m<sup>2</sup>. Otra observación que se extrae de la tabla 7, es que las pistas terópodos son más abundantes y están en más afloramientos, aunque por ahora no hemos analizado la razón de esta abundancia.

## 7. ASOCIACIONES DE ICNOGRUPOS POR YACIMIENTOS.

En la mayor parte de los afloramientos de icnitas terópodos, las huellas son de la misma variedad. A veces la forma depende más de las características y comportamiento diferente del barro en el mismo afloramiento, por ejemplo las pisadas con marcas de dedos estrechas de La Senoba (Casanovas et al., 1989) debidas a la obliteración de las huellas por la caída del lodo hacia el interior de la huella y posterior colapso. Ninguno de esos casos se considerará en el análisis que se hace a continuación, sino que solo se examinarán las que tienen los mismo caracteres biomórficos.

### 7.1 Grupos apretados de huellas

No se han encontrado grupos de pisadas terópodos similares a los dejados por las manadas de ornitópodos o saurópodos que van hacia el mismo lado, en los que hay huellas superpuestas, y en los que la dinoturbación afecta a una franja o a todo el techo de la capa (Casanovas et al 1992, 1993a, 1993d, 1995a, y otros). En Las Mortajeras se encuentra que bastantes icnitas tienen forma peculiar (forma y disposición del dedo II). Estas trazas están en grupos de rastros paralelos, cada uno de orientación diferente. Hay muchas marcas superpuestas. No se puede decir que se deban al paso de una manada porque ninguna de las direcciones de paso es predominante, y el sentido de unas y otras rastrilladas es contrario (cf. fig. 28 de Casanovas et al., 1993b). El mismo caso que en Las Mortajeras se encuentra en el yacimiento de Munilla (Casanovas et al., 1995d), en el que en 75 metros cuadrados hay 37 rastrilladas y grupos de dos pisadas con los mismos caracteres biomórficos, y sin dirección predominante. Posiblemente sena puntos por donde, respectivamente, pasaron más de 31 y 37 dinosaurios terópodos distintos - a no ser que alguno o algunos volviesen sobre sus pasos y haya más de una rastrillada del mismo animal.

## 7.2. Grupos de varios individuos que van hacia el mismo lado

Hay tres lugares con pisadas en los que se observa esta disposición: el Barranco de Valdebrajes; la Era del Peladillo; y Peñaportillo.

En el primero (Casanovas et al., 1991), hay un grupo de 8 ó 9 dinosaurios pequeños (citado antes) que caminan con la misma dirección y sentido (N30E) ocupando una banda de unos 5 metros de anchura. No se ha podido deducir si son icnitas que indican el paso de una camada o el de otro grupo diferente de animales de la misma especie, por ejemplo una manada.

En la Era del Peladillo (Casanovas et al., 1993a) hay dos asociaciones de icnitas terópodos. Una constituida por tres rastros paralelos de más de 20 metros de longitud que caminan separados entre tres y siete metros, y la otra formada por dos, también paralelos, de 19 metros de longitud, que se cruzan con los anteriores formando un ángulo de 40°.

En el yacimiento de Peñaportillo (Casanovas et al., 1993b), hay cinco rastros terópodos que van en el mismo sentido, ocupando una franja de 4'5 m de anchura. Tres son de terópodos pequeños, con 14, 12 y 10 pisadas (PP147, PP148 y PP149, descritos antes) y dos son de terópodos grandes (PP144, PP145). Es probable que los tres dinosaurios pequeños formaran parte del mismo grupo, y hasta es posible que las icnitas grandes sean de dinosaurios adultos que les acompañaban. No hay criterios para confirmar ninguna de las dos hipótesis dado que la longitud de la banda que limita las pistas es de unos 6 metros y la coincidencia de dirección y localización de las citadas pistas puede ser debida a otras circunstancias.

## 7.3. Rastros terópodos aislados

Hay muchos puntos que tienen rastros de varios dinosaurios, de los que sólo uno es terópodo. También ocurre que en el lugar solamente hay una rastrillada y esta es terópoda (Tabla 8: Valdenocerillo, Treguajantes, Barranco de la Sierra del Palo). En todos estos casos, no se puede concluir que el animal andaba solo, porque los afloramientos no son suficientemente grandes. Solamente en Valdecevillo puede haber una excepción; la pista VAG4 cruza una capa muy larga y no se encuentran huellas similares asociadas.

## 7.4. Grupos de rastrilladas terópodos

La distribución de las icnitas terópodos en La Rioja indica que la mayor parte de ellas están asociadas según morfogrupos iguales, no influyendo la edad de las rocas en las que se encuentran impresas. Aunque hay rastrilladas que tienen la misma dirección y sentido (Era del Peladillo, 1, Barranco de Valdebrajes, Peñaportillo) hay otras en las que la dirección de marcha es la misma pero el sentido es opuesto (Era del Peladillo 3) o bien con dirección y sentido cruzados (Las Mortajeras, La Virgen del Campo, etc.) de manera que las muestras de comportamiento social gregario están limitadas.

En el primer caso, lo más probable es que se trate de dinosaurios que pertenecen al mismo grupo social (gregarios). En los demás casos, tanto es posible que sean del mismo grupo social, pero sus icnitas no indican tránsito sino concurrencia, y puede ser que las dejaran los dinosaurios al deambular o al concurrir al mismo lugar, de la misma manera que se agrupan ciertas aves en determinados lugares (en el borde de un lago, alrededor de un cadáver, etc.)

## 8. CONCLUSIONES

Aunque no hay límites biomórficos ni morfométricos precisos para separar pisadas terópodos de ornitópodos en La Rioja, hay dos tendencias de agrupación de manera que las icnitas se distinguen por su pertenencia a dos campos diferentes que se superponen parcialmente.

Las pisadas terópodos de La Rioja tienen en general los mismos caracteres. De ellas destacan dos icnotipos muy distintos *Theroplanitigrada encisensis* (Casanovas et al., 1993c) y LNO4.

Las huellas de dinosaurio de La Rioja no indican que los terópodos ocuparan un lugar en el que el resto de los dinosaurios no pisaran. El encontrar icnitas de un tipo de dinosaurio o de más de uno, sólo depende de la extensión del yacimiento.

Dado que la mayor parte de las icnitas terópodos del mismo yacimiento pertenecen al mismo icnogrupo, es muy probable que sean mayoritariamente de la misma especie de dinosaurios debido al comportamiento gregario o a las condiciones de hábitat que favorecen su la concentración de los mismos animales en los mismos sitios.

## 9. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es la culminación de la síntesis que se elaboró en el año 1999 por M.L. Casanovas, A. Fernández, F. Pérez-Lorente y J.V. Santafé. Tras muchas vicisitudes y pasos al inglés y al español, y después de aceptar las correcciones de Lockley (excepto en la identificación de las rastrilladas del Barranco de Valdebrajes) se presenta como conferencia en el ciclo programado por el IER para el año 2001. Los autores han variado porque el texto también lo ha hecho, y porque los antiguos investigadores no han dispuesto de tiempo ni de ganas para hacer las últimas versiones. A todas las personas citadas les damos las gracias.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirrezabala, L. R., Torres, J. A., Viera, L. J., 1985. El weald de Igea (Camerons - La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, (37). 111-118.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1992.- Un grupo de saurópodos en el yacimiento Soto 2. La Rioja (España). *Zubia*. (10). 45-52.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1993a. Huellas de dinosaurios palmeados y de terópodos en la "Era del Peladillo" Igea (La Rioja). *Zubia*. (11).14-53.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1993b. Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvacierro y la Era del Peladillo 2 (La Rioja. España). *Zubia monográfico*. (5), 9-133.

- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1993c. Icnitas digitígradas y plantígradas de dinosaurios en el afloramiento de El Villar-Poyales (La Rioja. España). *Zubía monográfico*. (5). 135-163.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1993d. Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site. (Igea, La Rioja. Spain). *Revue de Paleobiologie*. vol. spec. (7). 29-36.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., Torcida, F., 1995a.- Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja, España). Primera nota. *Zubía*. (13), 83-101.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1989. Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de la Virgen del Campo. *Ciencias Tierra*. I.E.R. (12). 190 p.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1991. Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdebajas (La Rioja. España). *Revista Española de Paleontología*. (6). 177-189.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1992. Icnitas de dinosaurios en Valdevajas (La Rioja). Nota de contrarréplica. *Revista Española de Paleontología*. (7). 97-99.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1995b. Un terópodo carnosaurio en el camino a Treguajantes (La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. I.E.R. *Ciencias Tierra*. (18). 13-14.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1995c. Icnitas de terópodos y saurópodos en el yacimiento de Las Navillas (La Rioja. España). En *Huellas de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. I.E.R. *Ciencias Tierra*. (18). 33-44.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V., 1995d. Dinosaurios terópodos del yacimiento de Munilla (La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. I.E.R. *Ciencias Tierra*. (18). 53-57.
- Haubold, H. 1971. Icnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. En *Handbuch der Paläoherpetologie*. O.Kuhn ed. (18). 124 pp.
- Lockley, M., 1991. *Tracking dinosaurs. A new look at an ancient world*. Cambridge University Press. 1-238
- Lockley, M. G., Matsukawa, M., 1999. Some observations on trackway evidence for gregarious behavior among small bipedal dinosaur. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. (150). 25-31.
- Moratalla, J. J., Sanz, J. L., Jiménez, S., 1988. Multivariate analysis on lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopodes and theropodes. *Geobios*. (21). 395-408.
- Pérez-Lorente, F., 1993. Dinosaurios plantígrados de La Rioja. *Zubía monográfico*. (5). 189-228.
- Pérez-Lorente, F., 1996. Pistas terópodos en cifras. *Zubía*. (14). 37-55.

- Sarjeant, W. A. S., 1990. A name for the trace of an act: approaches to the nomenclature and classification of fossil vertebrate footprints. En *Dinosaur systematics: perspectives and approaches*. Edit. K. Carpenter y P.J. Currie. Cambridge Univ. Press. 299-308.
- Thulborn, R. A., 1990. *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall. 410 pp.
- Thulborn, R. A., 1994. Ornithopod dinosaur tracks from the lower Jurassic of Queensland. *Alcheringa*. (18). 274-258.
- Viera, L. J., Aguirrezabala, L. M., 1984. El Weald de Munilla y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*. (36). 3-22.
- Viera, L. I., Torres, J. A., 1992. Sobre "Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja. España)" Nota de réplica y crítica. *Revista Española de Paleontología*. (7). 93-96.

TABLA I. *Identificación de huellas y rastros*

Identificación	Yacimiento	Sector	Pista	Número		
				de orden	Huella de colocación aislada en la pista	
EVPA13	El Villar-Poyales	Ícnitas 4	A	13		
EVPD.2		Ícnitas 4	D	2		
EVP1.5		Ícnitas 4	I	5		
3I3.3		Ícnitas 3	3	3		
3IA.3		Ícnitas 3	A	3		
LACB7.5, LACB11.3	La Cela	B	7, 11	5, 3		
LACC8		C			8	
LCA1.23	La Cuesta de Andorra		1	23		
LVC1.7	La Virgen del Campo		1	7		
LNO.1, LNO.2, LNO.3, LNO.4,	Las Navillas	O	1, 2, 3, 4			
LNS.1, LNS.2, LNS.3, LNS.4,		S	1, 2, 3, 4,			
LNS.5		S	5			
LM33, LM34, LM37, LM38,	Las Mortajeras	33, 34, 37, 38,				
LM40		40				
LM72					72	
MLV153.2	Malvaciervo		153	2		
MN35.2	Munilla		35	2		
NS9.1	Navalsaz		9	1		
2PL162.7	Era del Peladillo	2	162	7		
5PL2.4		5	2	4		
PP144.2	Peñaportillo		144	2		
PP145.3			145	3		
PP148.8			148	8		
PP149.9, PP149.10			149	9, 10		
TR1.3		Camino a Traguajantes		1	3	
VAC.4		Barranco de Valdecevillo			C	4
VBR1.3, VBR1.4		Barranco de Valdebrajes			1	3, 4
VBR2.1, VBR2.4			2	1, 4		
VBR3.2			3	2		
VBR4.2			4	2		
VBR5.3			5	3		
VBR8.2, VBR8.3			8	2, 3		

TABLA 2. *Criterios biomórficos para la diferenciación entre icnitas terópodos y ornitópodos.*

	<b>Icnitas terópodos</b>	<b>Icnitas ornitópodos</b>
i	Envolvente del pie ovalada	Envolvente circular
ii	Dedos alargados	Dedos redondeados o romboidales
iii	Terminación de los dedos acuminada	Terminación redondeada
iv	Dedos relativamente separados	Dedos apretados
v	Varias almohadillas por dedo	Una almohadilla por dedo
vi	Hallus lateral o hacia atrás	Hallus hacia delante
vii	Talón saliente y estrecho, a veces bilobulado	Talón amplio y redondeado
viii	Almohadilla plantar en continuación con las del dedo IV	Almohadilla plantar ancha
ix	Dedo más marcado IV; la parte proximal del dedo III algo más alta; dedo II relativamente independiente del par III-IV	Todas las almohadillas igual de hundidas

TABLA 3. *Morfometría de icnitas terópodos y ornitópodos.*

	<b>Icnitas terópodos</b>	<b>Icnitas ornitópodos</b>
x	Pie más largo que ancho	Pie mas ancho que largo
xi	Ángulo de paso alto	Ángulo de paso bajo
xii	$III/I > 0.5$	$III/I < 0.5$
xiii	$z/I > 5$	$z/I < 4$
xiv	$II \wedge IV < 50^\circ$	$II \wedge IV > 50^\circ$
xv	Rastro estrecho	Rastro ancho

TABLA 4. *Yacimiento de Valdebrajes. Valores medios.*

<b>Pista</b>	<b>VBR1</b>	<b>VBR2</b>	<b>VBR3</b>	<b>VBR4</b>	<b>VBR5</b>	<b>VBR6</b>	<b>VBR7</b>	<b>VBR8</b>
<b>l</b>	10'5	10'5	9	10'4	11	10'9	11'2	10'9
<b>a</b>	11	11'4	8	10'8	11'7	11'7	11'2	9'8
<b>l-a/a</b>	-0'09	-0'07	0'12	-0'03	-0'06	-0'05	0'00	0'1
<b>III/I</b>	0'7	0'8		0'6	0'6	0'7	0'7	0'7
<b>z/l</b>	7	6'5			6'9	7'7	6'4	6'2
<b>z/h</b>	1'6	1'5			1'8	1'5	1'5	1'5
<b>v</b>	4'1	3'8			4'3	5'1	3'8	3'6
<b>II \wedge III \wedge IV</b>	40-38	35-32		30-31	32-38	38-39	13-48	23-30
<b>Ar/a</b>	0'3				0'15	0'2	0'2	0'46

TABLA 5. *Yacimiento de Peñaportillo.*

Pista	PP147	PP148	PP149
I	14	16	13
a	11	12	11
(I - a)/a	0'3	0'3	0'3
III/I	0'4	0'6	0'6
z/I	5'1	5'2	5'2
z/h	1'1	1'2	1'1
v	2'7	3'0	2'6
II^III^IV	7-21	18-27	18-26
Ar/a	0'2	0'2	0'2

TABLA 6. *Yacimiento de Las Navillas.*

Pista	I	a	(I-a)/a	III/I	z/I	z/h	v	II^III^IV	Ar/a	Ap
LNO	44	40	0'1	0'6	5'7	1'2	5'1	12-33	0'3	168
LNS	52	38	0'4	0'6	5'1	1'1	4'9	19-20	0'3	159

TABLA 7. *Yacimiento de Las Mortajeras.*

Pista	LM33	LM34	LM37	LM38	LM40	LM45	LM50	LM55
I	32	34	36	40	32	33	39	27
a	25	35	31	40	24	27	30	25
(I-a)/a	0'2	0'03	0'2	0'0	0'3	0'2	0'3	0'1
III/I	0'6	0'6	0'7	0'7	0'6	0'6	0'6	0'6
z/I	5'0	5'6	6'6	6'4	7'9	6'6	6'6	10'4
z/h	1'2	1'1	1'3	1'3	1'6	1'3	1'3	2'0
v	5'4	4'3	5'5	5'6	6'5	5'1	5'6	8'5
II^III^IV	30-35	21-69	32-44	21-44	28-47	24-40	33-42	18-40
Ar/a	0	0'3	0'2	0'2	0'5	0'5	0'4	0'4
Ap	181	158	169	165	160	155	161	160

TABLA 8. *Distribución de rastrilladas por yacimientos.*

**Un icnotipo**

Tipo	extensión	yacimiento
1O	60	*La Cuesta de Andorra
2O	20	San Martín 2
7T	70	La Virgen del Campo 2
4T	40	San Martín 3
31T	207	Las Mortajeras
1T	18	*Valdenocerillo
1T	30	Treguajantes
1T	10	*Bco Sierra del Palo
S	3	San Martín 1
S	52	Soto 2
1S	300	*El Sobaquillo
1NI	35	Barranco Valdeño
1NI	21	*Barranco de Acrijos
1O	9	*Del Rio
T	10	Icnitas 3
35T	75	Munilla

**Dos icnotipos**

tipo	extensión	yacimiento
2O 1T	40	Valdecevillo Este
2O 5T	100	+San Vicente de Robres
4O 2T	40	Soto 3
T 1S	45	+Era del Peladillo 7
4O 1T	40	+Malvaciervo
2O 12T	150	+El Villar-Poyales

**Tres icnotipos**

tipo	extensión	Yacimiento
1O 1T 1NI	50	Corral de Valdefuente
8O 1T 5NI	530	+Navalsaz
4O 8T 5NI	30	Soto 1
3O 10T 2S	145	La Cela
2O 10T 3NI	190	+La Senoba
5O 37T 14NI	932	La Virgen del Campo
20T 5S 3NI	486	Las Navillas
7O 10T 2S 8NI	1300	Bco de Valdecevillo
O 39T S 12NI	2126	La Era del Peladillo

\* Solamente una pista

+ Predomina un icnogrupo

Pistas: T - terópodos; O - ornitópodos; S - saurópodos; NI - no identificadas

La extensión de los yacimientos está en metros cuadrados.

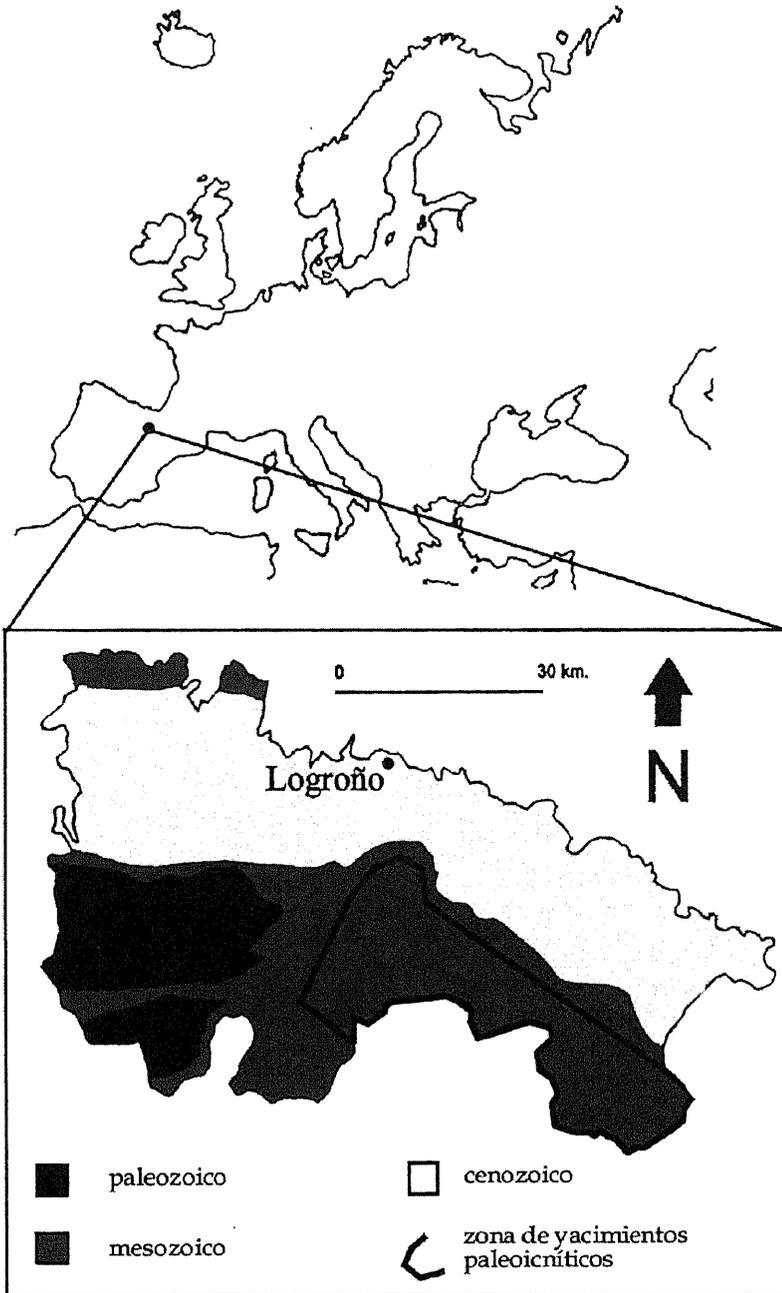


FIGURA 1. *Situación de la zona con huellas de dinosaurio.*

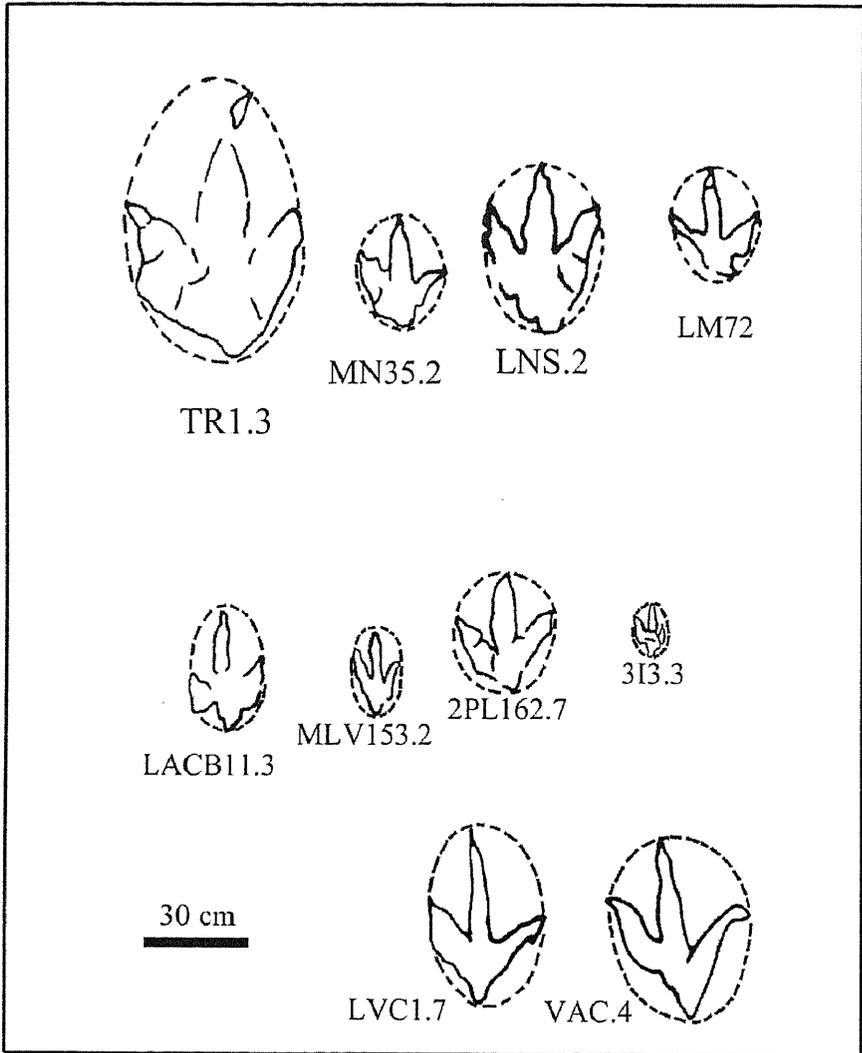


FIGURA 2. *Envolvente ovalada de las pisadas terópodos.*

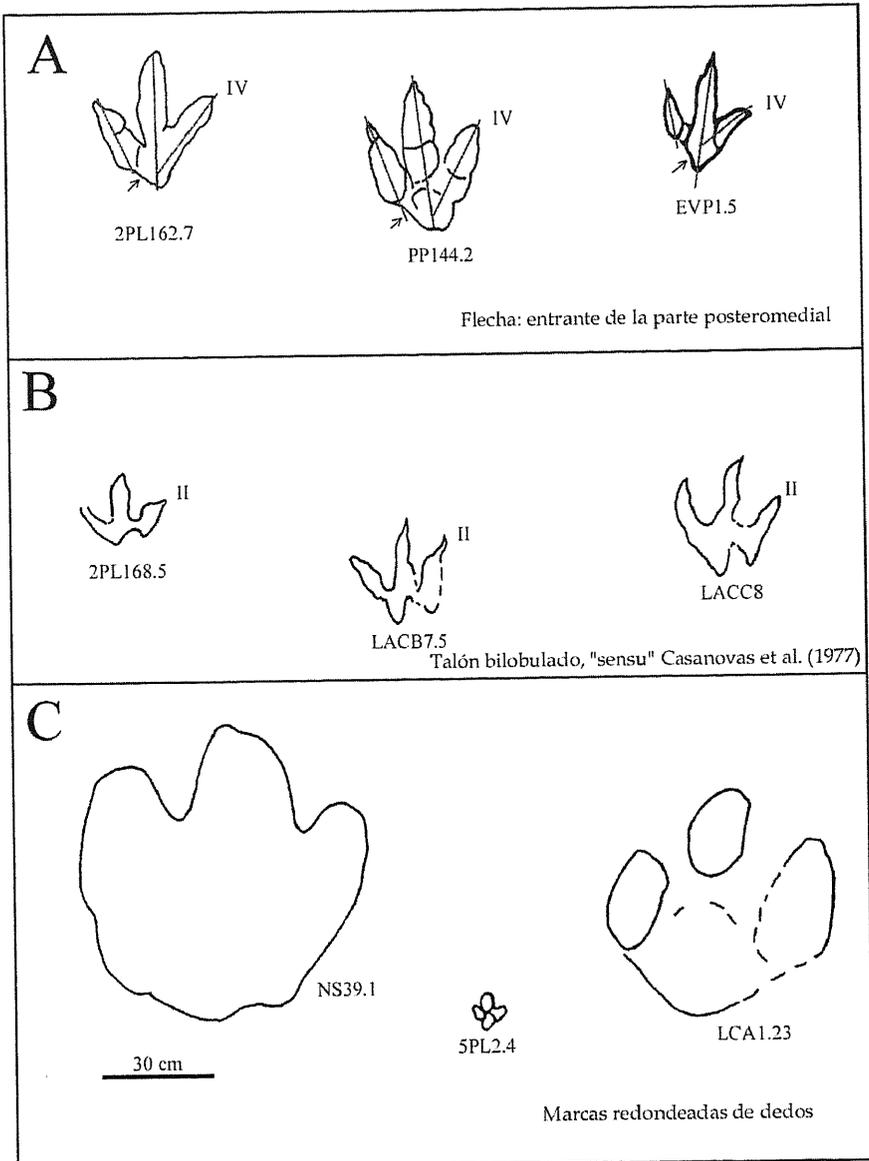


FIGURA 3. *Algunas impresiones de las estructuras de los dedos.*

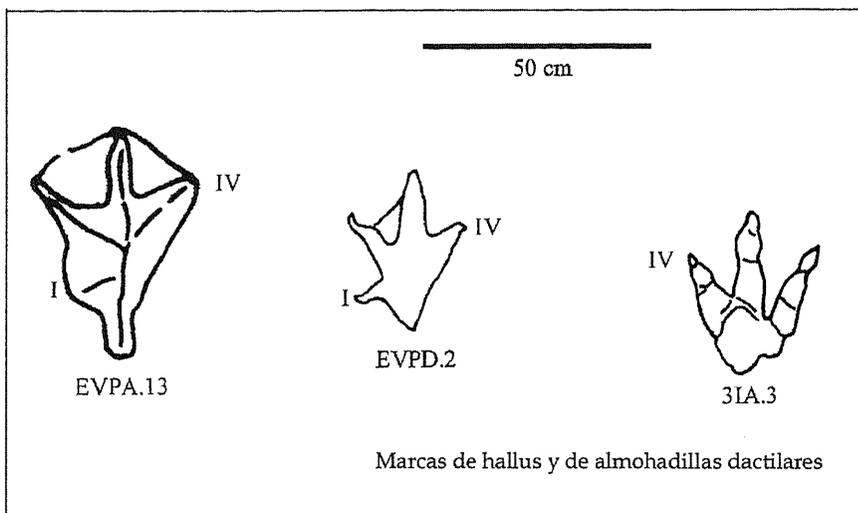


FIGURA 4.- *Theroplistigrada encisensis*; EVPD.2; 3IA.3. *Icnitas de los afloramientos de El Villar-Poyales (Casanovas et al., 1993c).*

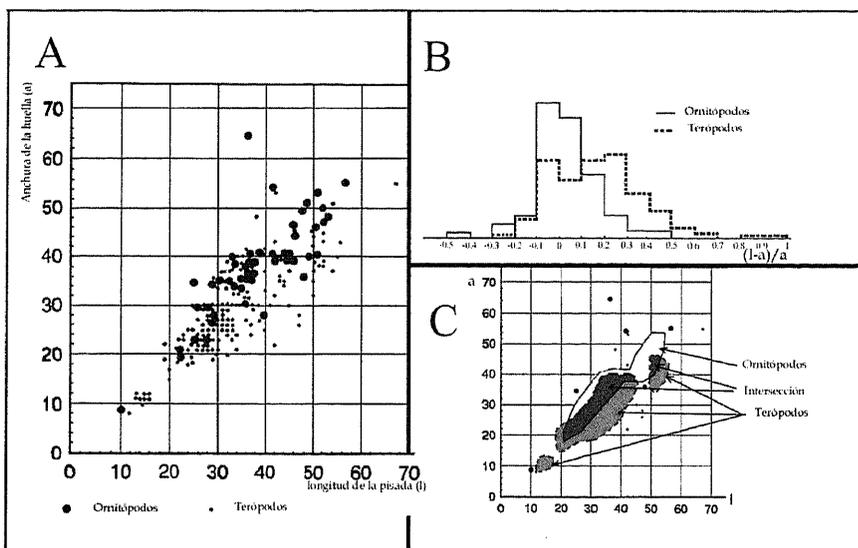


FIGURA 5. *A, C: relación entre la longitud y la anchura de las huellas obtenida de 51 rastrilladas ornitópodas y de 204 rastrilladas terópodas. B: Porcentaje del número de pistas según la longitud de la pisada. Máximo de las rastrilladas ornitópodas 20%; rastrilladas terópodas a 135 y a 115 %.*

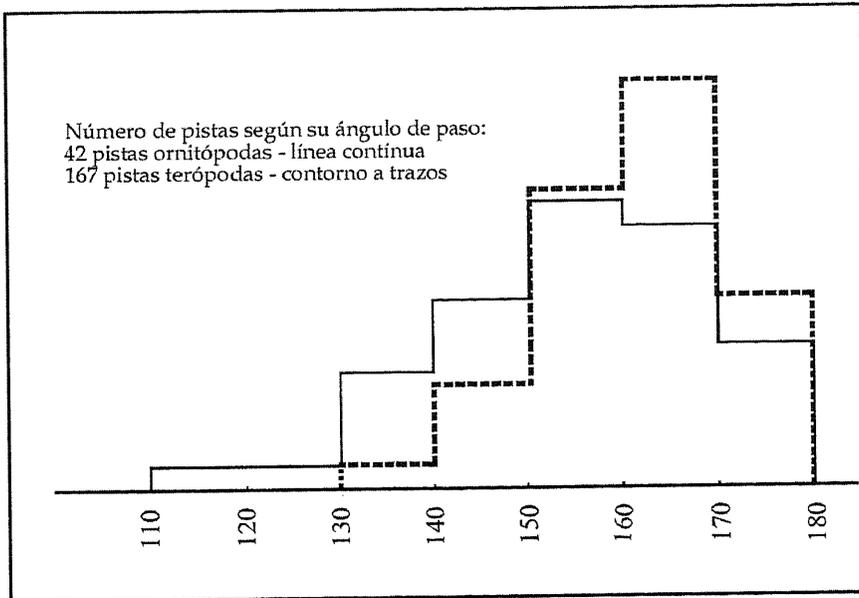


FIGURA 6. *Porcentaje de pistas según el ángulo de paso.*

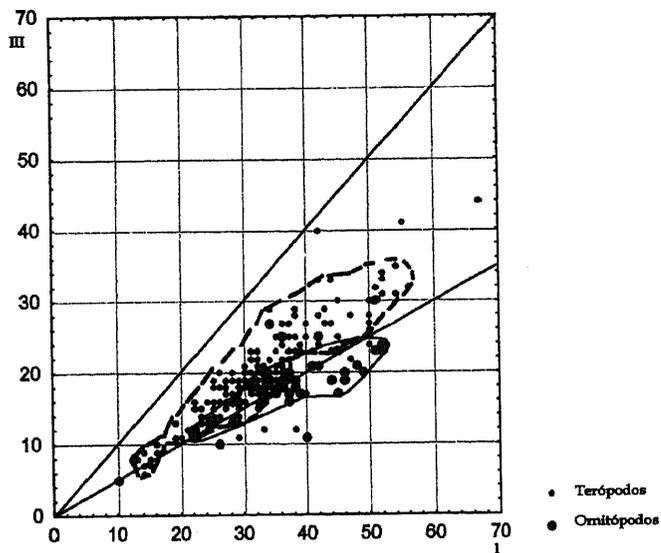


FIGURA 7. *Relación entre la longitud de la impresión del dedo central (III) y la longitud de la pisada (I).*

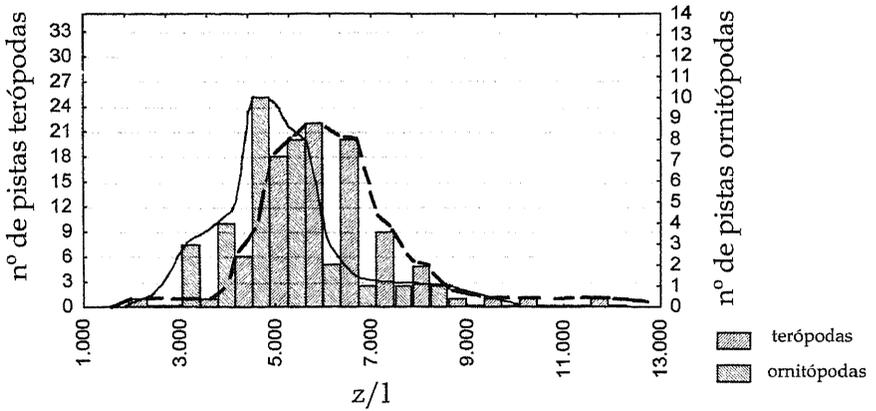


FIGURA 8. *Relación entre la zancada y la longitud de la pisada. Porcentaje sobre 48 rastrilladas ornitópodos (línea continua; máximo 12'5 %) y 160 terópodos (línea a trazos; máximo 8'5 %).*

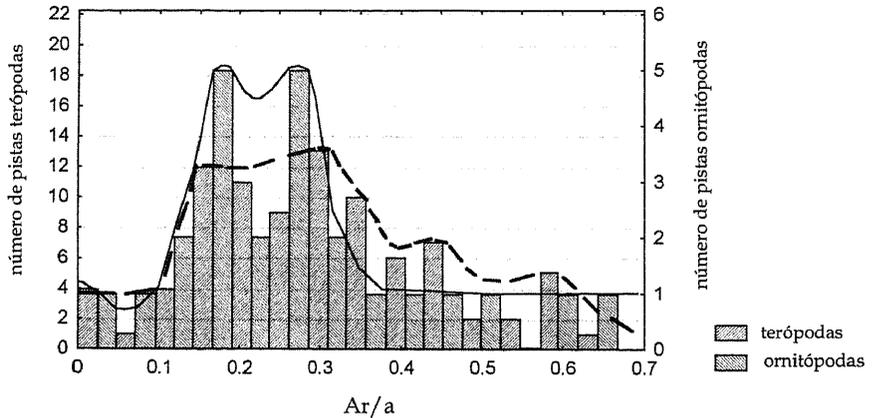


FIGURA 9. *Estrechez relativa de rastrillada. Porcentaje de 46 pistas ornitópodos (línea continua; máximo 19'5 %) y de 160 pistas terópodos (línea a trazos; máximo 14'5 %).*

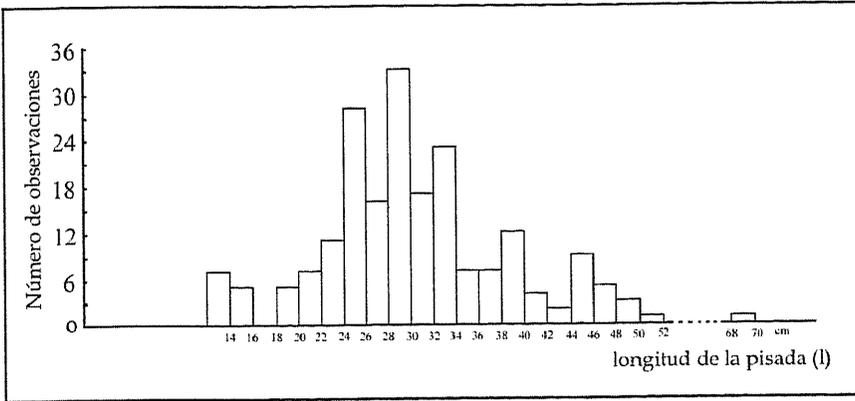


FIGURA 10. *Histograma del número de rastrilladas terópodas de acuerdo con la longitud del pie. El máximo es de 32 rastros para el valor de 32-34 cm de*

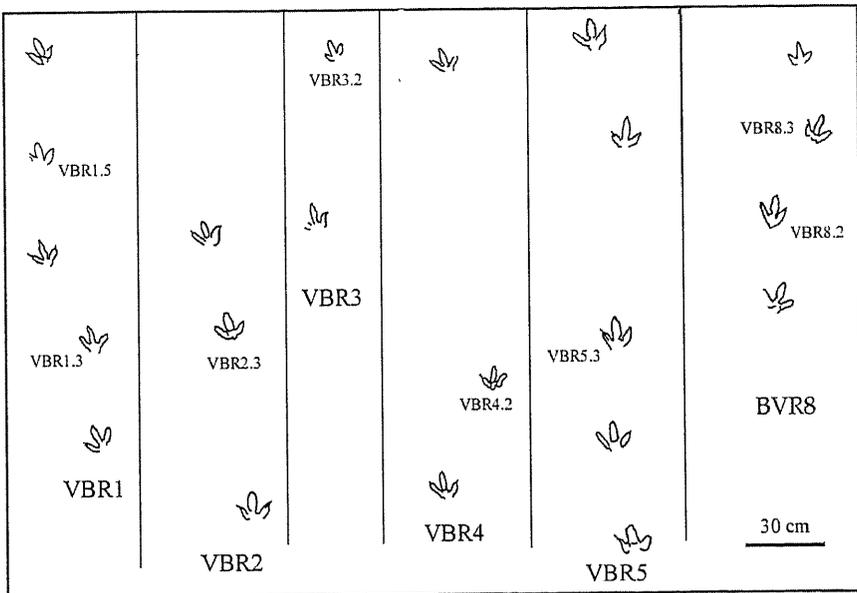


FIGURA 11. 6 *Rastrilladas del yacimiento del Barranco de Valdebrajes.*

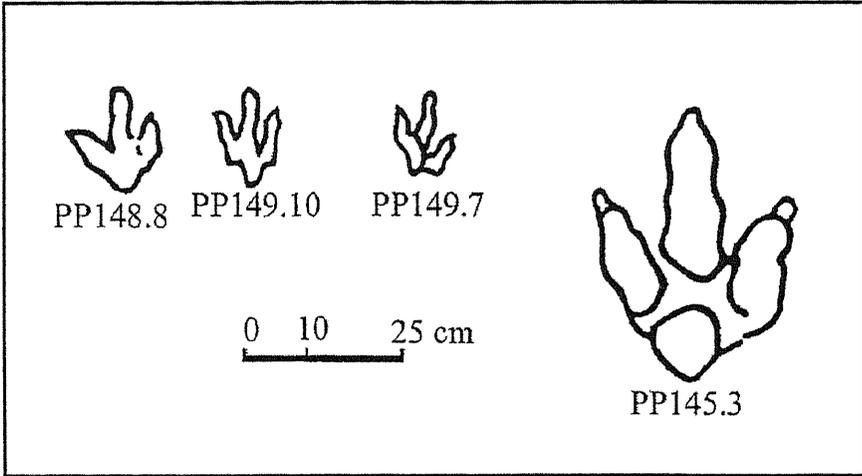


FIGURA 12. *Icnitas del yacimiento de Peñaportillo.*

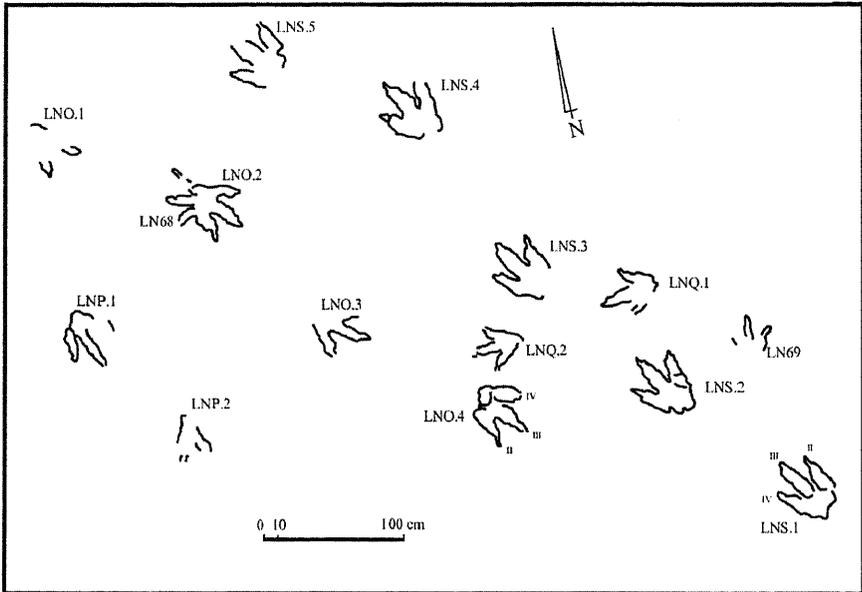


FIGURA 13. *Un sector del yacimiento de Las Navillas.*