

# ZUBÍA

REVISTA DE CIENCIAS

29

*ier*

Instituto de Estudios Riejanos

ZUBÍA  
REVISTA DE CIENCIAS,  
Nº 29 (2011). Logroño (España).  
P. 1-154, ISSN: 0213-4306

## **DIRECTORA**

Purificación Ruiz Flaño

## **CONSEJO DE REDACCIÓN**

Luis Español González

Rafael Francia Verde

Juana Hernández Hernández

Luis Miguel Medrano Moreno

Enrique Requeta Loza

Rafael Tomás Las Heras

## **CONSEJO CIENTÍFICO**

José Antonio Arizaleta Urarte

(Instituto de Estudios Riojanos)

José Arnáez Vadillo

(Universidad de La Rioja)

Susana Caro Calatayud

(Fundación Patrimonio Paleontológico de Enciso)

Eduardo Fernández Garbayo

(Universidad de La Rioja)

Rosario García Gómez

(Universidad de La Rioja)

José M<sup>a</sup> García Ruiz

(Instituto Pirenaico de Ecología)

Javier Guallar Otazua

(Universidad de La Rioja)

Teodoro Lasanta Martínez

(Instituto Pirenaico de Ecología)

Joaquín Lasierra Cirujeda

(Hospital San Pedro, Logroño)

Luis Lopo Carramiñana

(Dirección General de Medio Natural del Gobierno de La Rioja)

Fernando Martínez de Toda

(Universidad de La Rioja)

Juan Pablo Martínez Rica

(Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC)

José Luis Nieto Amado

(Universidad de Zaragoza)

José Luis Peña Monné

(Universidad de Zaragoza)

Félix Pérez-Lorente

(Universidad de La Rioja)

Eduardo Viladés Juan

(Complejo Hospitalario San Millán-San Pedro de Logroño)

Carlos Zaldívar Ezquerro

(Dirección General de Medio Natural del Gobierno de La Rioja)

## **DIRECCIÓN Y ADMINISTRACIÓN**

Instituto de Estudios Riojanos

C/ Portales, 2

26071 Logroño

publicaciones.ier@larioja.org

Suscripción anual España (1 número y monográfico): 15 €

Suscripción anual extranjero (1 número y monográfico): 20 €

Número suelto: 9 €

Número monográfico: 9 €

INSTITUTO DE ESTUDIOS RIOJANOS

# ZUBIA

---

REVISTA DE CIENCIAS

Núm. 29

*ier*

Gobierno de La Rioja  
Instituto de Estudios Riojanos  
LOGROÑO  
2011

**Zubía** –N. 3 (1985)– . –Logroño : Instituto de Estudios Riojanos, 1985-v.; il.; 24 cm. Anual  
D.L. Lo 56-1986  
Es suplemento de esta publicación : Zubía. Monográfico, ISSN 0213-4306  
Es continuación de : Berceo. Ciencias  
ISSN 0213-4306 = Zubía  
5/6

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse ni transmitirse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito de los titulares del copyright.

- © Logroño 2011  
Instituto de Estudios Riojanos  
C/ Portales, 2  
26001-Logroño, La Rioja (España)
- © Diseño de cubierta e interior: ICE Comunicación
- © Imagen de la cubierta: Bosque en el valle del Najerilla  
(Fotografía de David Lasanta Santolaya)

Imprime: INO Reproducciones, S.A.

ISSN 0213-4306  
Depósito Legal LO-56-1986

Impreso en España - Printed in Spain

A Jesús Palacios Remondo  
*In memoriam*



## ÍNDICE

### **RUBÉN LADRERA FERNÁNDEZ, ALFREDO RUEDA DIEZ**

Estudio del estado ecológico del río Najerilla (La Rioja)

*A study on the ecological status of river Najerilla (La Rioja)* ..... 9-30

---

### **MARÍA MELERO RUBIO, FÉLIX PÉREZ-LORENTE**

Huellas en las obras. Reconocimiento y estudio de huellas fósiles de dinosaurio en las obras de la presa de Enciso (La Rioja, España)

*Footprints in the public works. Recognition and study of dinosaur footprints in the works of Enciso's dam (La Rioja, Spain)* ..... 31-60

---

### **IGNACIO DÍAZ-MARTÍNEZ**

Generalidades sobre las icnitas ornitópodas de La Rioja (Cuenca de Cameros, España)

*Generalities of the ornitopod footprints from La Rioja (Cameros Basin, Spain)* ..... 61-84

---

### **TOMÁS SANZ, MARCELIANO LAGO, ANDRÉS GIL, ANDRÉS POCOVÍ,**

#### **TERESA UBIDE, CARLOS GALÉ**

Peculiaridades de los afloramientos basálticos del frente Norte de la Sierra de Cameros (La Rioja), dentro del magmatismo alcalino triásico del Rift Ibérico

*New contributions to the basaltic outcrops study from the north of the Sierra de Cameros (La Rioja, Spain), included in the upper-triassic alkaline iberian magmatism* ..... 85-116

---

### **JUAN CARLOS GUERRA VELASCO**

La memoria general de repoblación forestal del distrito de Logroño y el primer croquis dasográfico de La Rioja

*The general report on the reforestation of the district of Logroño (Spain) and the first forest sketch of La Rioja (Spain)* ..... 117-132

---

### **SERGIO IBÁÑEZ PASCUAL, JOSÉ LUIS PÉREZ SOTÉS, FERNANDO PEREGRINA**

#### **ALONSO, ENRIQUE GARCÍA-ESCUADERO DOMÍNGUEZ**

La cubierta vegetal como sistema alternativo de mantenimiento de los suelos de viñedo en la D.O.ca. Rioja

*Cover crops as alternative soil management system in D.O.ca. Rioja vineyards* ..... 133-148

---





## GENERALIDADES SOBRE LAS ICNITAS ORNITÓPODAS DE LA RIOJA (CUENCA DE CAMEROS, ESPAÑA)

IGNACIO DÍAZ-MARTÍNEZ<sup>1,2</sup>

### RESUMEN

En este trabajo se agrupan varios conceptos generales extraídos de la bibliografía existente de icnitas ornitópodas de La Rioja. Para ello se ha actualizado el número total de icnitas de dinosaurio estudiadas de La Rioja, se ha sintetizado la icnotaxonomía usada en el estudio de estas huellas, se han expuesto algunas de las icnitas y rastrilladas ornitópodas singulares, y se han mostrado algunos de los problemas existentes a la hora de distinguir entre icnitas ornitópodas y terópodos.

*Palabras clave:* generalidades, icnitas, ornitópodas, La Rioja.

*In this work, general concepts from bibliography of ornithopod footprints from La Rioja have been resumed. For this, the total number of dinosaur footprints from La Rioja have been updated, the ichnotaxonomy used in the footprints researches have been summarized, some singular ornithopod footprints and trackways have been exposed, and some of the problems to distinguish between ornithopod and theropod footprints have been showed.*

*Key words:* generalities, footprints, ornithopods, La Rioja.

### 0. INTRODUCCIÓN

La Cuenca de Cameros es un lugar privilegiado para el estudio de las huellas de dinosaurio. Es una cuenca mesozoica que geográficamente ocupa parte de las provincias de La Rioja, Soria y Burgos. En ella se encuentran es-

- 
1. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. Portillo, 3. 26586, Enciso (La Rioja)./ Edificio C. C. T. de la Universidad de La Rioja. Madre de Dios, 51. 26006, Logroño (La Rioja). E-mail: *inapor-tu@botmail.com*
  2. Grupo Aragosaurus-IUCA. Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza.

tratos depositados desde el Titónico hasta el Albiense. En el sector riojano de la Cuenca de Cameros se habían contabilizado hasta el 2003 aproximadamente unas 8000 icnitas de dinosaurio (Pérez-Lorente, 2003a) en el intervalo de edad Berriasiense-Aptiense. Si a este número se le añaden las nuevas icnitas estudiadas posteriormente, el global supera las 9000 huellas, de las que más de 1300 son ornitópodos.

La mayoría de las huellas ornitópodos de La Rioja se caracterizan por ser de gran tamaño, tener una almohadilla por dedo y terminación de los dedos roma (aunque también existen ejemplos de icnitas ornitópodos pequeñas con características diferentes). Este tipo de icnitas ya se analizaron en el primer trabajo sobre huellas de dinosaurio de La Rioja y las clasificaron como icnitas de *Iguanodon* Mantell, 1825 (Casanovas y Santafé, 1971). Posteriormente, a estas icnitas se las denominaron “iguanodóntidas, iguanodontías, iguanodontoides” y varias de ellas fueron asignadas a icnotaxones ya existentes o se crearon nuevos (ver apartado 5).

En algunos de los trabajos sobre huellas ornitópodos de La Rioja se han estudiado icnitas y rastrilladas poco comunes en el registro icnológico mundial. Por ejemplo, rastrilladas ornitópodos con marcas de mano, lo que muestra que sus icnopoyetas, a pesar de ser bípedos facultativos, podrían desplazarse de manera cuadrúpeda. Dado que se han encontrado yacimientos grandes, se ha analizado también rastrilladas largas, en las que se ha visto que en ocasiones las trayectorias de los icnopoyetas no son rectas, sino que tienen trazados curvos. Hay varios yacimientos en los que se ha interpretado como evidencias de comportamiento gregario varios rastros de huellas ornitópodos con la misma orientación y sentido. También se han encontrado icnitas ornitópodos con marcas de metatarso, impresión más común en icnitas terópodos.

Se ha examinado en numerosos trabajos la manera de distinguir entre las huellas de los icnopoyetas terópodos de los ornitópodos, pero actualmente este tema no está solucionado del todo. Por ejemplo, los pies de ornitópodos pequeños dejarían huellas totalmente diferentes a los grandes, más propias de dinosaurios terópodos (huellas más largas que anchas, varias almohadillas por dedo, terminación acuminada, etc.).

## 1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

La Cuenca de Cameros está al NO de la Cordillera Ibérica, y es una de las cuencas del Sistema de Rift Mesozoico Ibérico (Más *et al.*, 2002) (Figura 1). Está limitada al NO por la Sierra de la Demanda, al N por la cuenca terciaria del Ebro, y al S por las cuencas terciarias del Duero y Almazán. Más *et al.* (1993) afirmaron que se acumulan 5000 metros de espesor vertical de sedimentos desde el Titónico hasta el Albiense, que representan hasta 9000 metros de registro estratigráfico. Beuther (1966) y Tischer (1966) definieron cinco grandes grupos de unidades sedimentarias para la cuenca (Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Oliván), cuyas capas no son sincrónicas en toda la región.

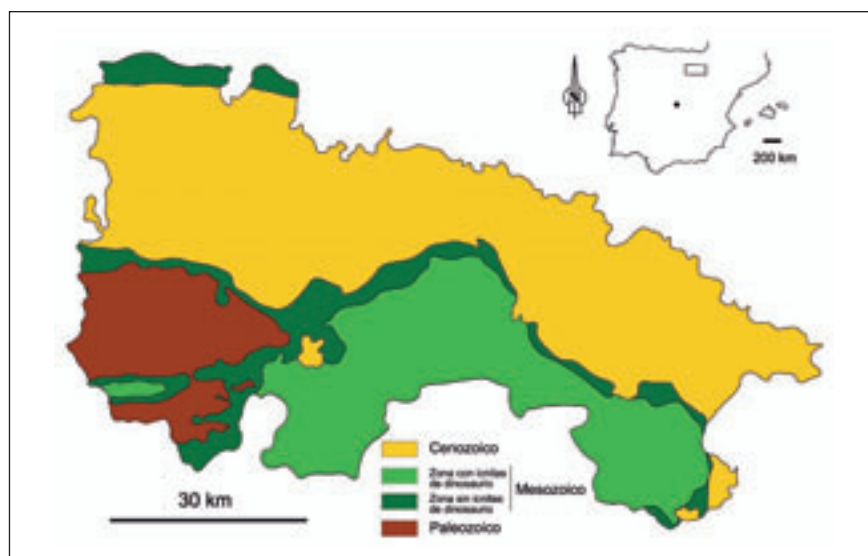


Fig. 1. Mapa geológico de La Rioja simplificado.

A continuación se cita la composición, ambiente, edad y datos generales de los yacimientos de icnitas riojanas de los cinco grupos, a partir de la síntesis de estos aspectos de los trabajos de Mas *et al.* (2002) y Pérez-Lorente (2002; 2003a):

Grupo Oliván: Formado totalmente por materiales detríticos de origen fluvial meandriforme. Se considera que tiene una edad Aptiense superior-Albiense inferior. Se citó en él un yacimiento con icnitas de dinosaurio que ya no existe porque se expolió.

Grupo Enciso: Está compuesto por materiales detríticos y carbonatados (de origen palustre y lacustre). Se ha datado como Aptiense inferior-Aptiense superior. Es el Grupo con mayor número de huellas de dinosaurios de la Cuenca.

Grupo Urbión: Mayoritariamente detrítico de origen fluvial (braided y meandriforme) y algún material carbonatado proveniente de lagos someros. Se considera Berriasiense terminal-Aptiense inferior. Se han encontrado numerosos yacimientos con icnitas, aunque menos abundantes que en el Grupo Enciso.

Grupo Oncala: Está formado por materiales detríticos de origen fluvial meandriforme y deltaico lacustre, y carbonatados de origen lacustre. Es de edad Berriasiense. No se han encontrado muchos yacimientos con huellas en este Grupo en La Rioja, debido a que no aflora mucho este grupo. En Soria aflora más y las icnitas son más abundantes.

Grupo Tera: Principalmente compuesto de materiales detríticos de origen fluvial (braided y meandriforme) y algunos carbonatados de lagos someros. Se le asigna una edad de Titónico-Berriasiense. En La Rioja el Grupo

Tera aflora generalmente como areniscas de grano grueso y conglomerados y no se han encontrado huellas. En Burgos sin embargo, afloran materiales carbonatados y las icnitas de dinosaurio son abundantes.

## 2. CARACTERÍSTICAS DE LAS HUELLAS ORNITÓPODAS

Los dinosaurios ornitópodos son dinosaurios ornitísquios fitófagos y generalmente bípedos, opcionalmente cuadrúpedos, sin armadura dérmica y algunos de los cuales (los hadrosaurios) tienen una compleja dentición. Los ornitópodos se encuentran desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico Superior (Norman *et al.*, 2004).

La fórmula falangiana de los pies de los ornitópodos basales es de 2-3-4-5-0 (Leonardi, 1987). Los más evolucionados, como los hadrosaurios, pierden el dedo I (fórmula 0-3-4-5-0) (Horner *et al.*, 2004). Los dedos terminan con una falange ungular de anchura similar a de las pezuñas. Son de andar digitígrado o unguilgrado. No poseen dedo V (Carrano y Wilson, 2001).

Las icnitas de los ornitópodos basales y de los ornitópodos pequeños tienen características similares a las de los terópodos pequeños (Romero *et al.*, 2003). Esto hace que sea complejo diferenciar sus huellas de entre las que dejaron los dinosaurios terópodos. Algunos autores (ver referencias en Lockley *et al.* 2009) apuntan a la simetría de la huella, a la divergencia entre los dedos II y IV, y a la presencia de huellas de manos asociadas como la solución de este problema. Otros (Moratalla *et al.*, 1988a; Romilio y Salinsbury, 2011) proponen métodos estadísticos para separar las huellas terópodos de la ornitópodos. Para las huellas ornitópodos grandes, este problema suele ser menor. Pero también se encuentran en la bibliografía casos en los que una icnita ornitópoda ha sido definida como terópoda. Por ejemplo *Tyrannosauropus petersoni* Haubold, 1971, atribuido en su origen a un dinosaurio terópodo, y actualmente se considera un ornitópodo.

### 2.1. Características de las icnitas ornitópodos

Como ya se ha comentado antes, las icnitas de los ornitópodos pequeños suelen presentar características comunes con las icnitas terópodos (dedos largos, delgados, con terminación acuminada y varias almohadillas por dedo, más largas que anchas, terminación proximal asimétrica, etc). A continuación únicamente se exponen los principales caracteres presentes en las huellas de dinosaurios iguanodontios (ornitópodos grandes) según Thulborn (1990): icnitas mesaxónicas tridáctilas (II-III-IV) o tetradáctilas (+I); relación longitud/anchura igual o inferior a la unidad; terminación proximal redondeada; dedos relativamente pequeños y gruesos; terminación de los dedos en forma de U o de V; ángulo interdigital entre los dedos II y III menor que entre III y IV, aunque mayores que en huellas terópodos; si se marca el hallux, este va dirigido hacia adelante; y una almohadilla en cada dedo a veces con forma romboidal. Además Pérez-Lorente (2001) añade que la envolvente del pie es semicircular.

No se suele encontrar marcas de manos. En La Rioja se han descrito huellas de manos de ornitópodos en dos yacimientos. Sus caracteres principales son: forma oval, a veces con alguna constricción (Moratalla *et al.*, 1992); y en los dedos II y III impresiones de la falange ungular con forma de pezuña (Carrano y Wilson, 2001).

### 3. YACIMIENTOS Y NÚMERO DE HUELLAS ORNITÓPODAS

Tomando como base el estudio de Pérez-Lorente (2002, 2003a), en La Rioja había 125 (o 145) yacimientos con icnitas de dinosaurios citados en la bibliografía hasta ese momento. Se ha restado un yacimiento al total porque el Totico 3 en el estudio de Jiménez-Vela y Pérez-Lorente (2005-2006) se incluye dentro del yacimiento del Barranco de Valdegutiérrez. Actualmente a esa cifra hay que sumarle 4 yacimientos que se han estudiado desde entonces: Los Chopos y CCM en Cabezón de Cameros; Mina Victoria en Navajún; y Valdeperillo en Cornago. El número total preciso de yacimientos es difícil de calcular porque varía según la fuente que se consulta, o si se cuentan yacimientos de una sola huella o desaparecidos (Pérez-Lorente, 2003a). Considerando el cálculo anterior, actualmente hay 129 (o 149) yacimientos, de los cuales en 50 hay huellas ornitópodas.

En el último recuento publicado sobre las huellas de dinosaurio de La Rioja, se llegó a la conclusión de que había 7967 icnitas, divididas en huellas terópodos (5150), ornitópodos (951), saurópodos (1096) y no identificadas (770) (Pérez-Lorente, 2003a). En este estudio no se habían incluido los datos de los yacimientos del Barranco de Valdegutiérrez, Totico 1, Totico 2 y La Pellejera que estaban en ese momento en estudio, ni los de Los Chopos, CCM, Mina Victoria y Valdeperillo estudiados posteriormente. Después de añadir los datos de estos yacimientos, se obtiene un total de 9102 icnitas, de las cuales 5602 son terópodos, 1351 ornitópodos, 2019 saurópodos y 1030 no identificadas (Tabla 1; Gráfico 1).

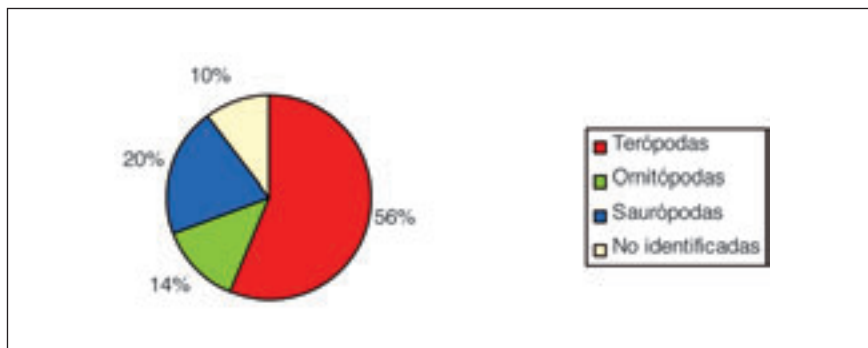


Gráfico 1. Porcentajes de las huellas de dinosaurio de La Rioja.

**TABLA 1.**  
**Número de huellas de dinosaurio en La Rioja hasta la actualidad**

	Huellas	Terópodos	Ornitópodos	Saurópodos	No identificadas
Pérez-Lorente (2003)	7967	5150	951	1096	770
Barranco de Valdegutiérrez	78	22	16	2	38
Totico 1	20	13	7		
Totico 2	240	4	70		166
La Pellejera	727	386	286		45
Los Chopos	7		7		
CCM	24	3	2	19	
Mina Victoria	38	20	9		9
Valdeperillo	11	4	3	2	2
<b>Total</b>	<b>9102</b>	<b>5602</b>	<b>1351</b>	<b>2019</b>	<b>1030</b>

Los datos de los yacimientos nuevos se han extraído de: Pérez-Lorente y Jiménez-Vela (2006-2007) para el Barranco de Valdegutiérrez; Jiménez-Vela y Pérez-Lorente (2006-2007) para el Totico 1 y 2; Requeta *et al.* (2006-2007) para La Pellejera; Díaz-Martínez *et al.* (2007) para Los Chopos y CCM; y Ansorena *et al.* (2008) para Mina Victoria y Valdeperillo.

#### 4. ICNOTAXONOMÍA DE LAS HUELLAS ORNITÓPODAS EN LA RIOJA

##### 4.1. Evolución de la nomenclatura

Casanovas y Santafé (1971), en el primer artículo sobre las icnitas de la Cuenca de Cameros, citaron un yacimiento con huellas ornitópodos. Según los autores los caracteres de las 12 icnitas tridáctilas de la Cuesta de Andorra (tamaño grande, un poco más largas que anchas y terminación de los dedos redondeados) son los de un dinosaurio ornitópodo de la superfamilia de los iguanodóntidos tal como *Iguanodon*. Posteriormente, Casanovas y Santafé (1974) nombraron de la misma manera a icnitas encontradas en los yacimientos Barranco de Valdecevilla y Gilera. Brancas *et al.* (1979) sugirieron que unas huellas halladas en los alrededores de Enciso eran de “Iguanodontes-Bernisartienses”. Viera y Torres (1979) también en las cercanías de Enciso estudiaron icnitas ornitópodos a las que denominaron Tipo 2 y de las que afirmaron eran similares a las de *Iguanodon* de Casanovas y Santafé (1971). En Mutila, Viera y Aguirrezabala (1982) y Viera *et al.* (1984) asignaron a *Iguanodon* unas icnitas tridáctilas de gran tamaño, proponiendo además los últimos autores que eran del Tipo 2. Aguirrezabala *et al.* (1985) describieron varias huellas de ornitópodos de la familia Iguanodontidae también como Tipo 2 en Igea. En este tipo estaban incluidas icnitas grandes como las de los yacimientos de Las Torres, y pequeñas como las de Valdebrajés. Posteriormente, a las icnitas de dinosaurio riojanas de este tipo las llamaron huellas iguanodontidas, de iguanodóntidos o de ornitópodos de la familia Iguanodontidae (por ejemplo, Casanovas *et al.*, 1985; Sanz *et al.*, 1985; Martín-Escorza 1986; Pérez-Lorente *et al.*, 1986; Moratalla *et al.*, 1988b). En la década de los 90, esta denomina-

ción se siguió usando, se definieron varios icnotaxones y se asignaron algunas icnitas a otros ya descritos (este tema se tratará de manera rigurosa en el siguiente apartado). Finalmente, en los últimos años ha cambiado la clasificación de los dinosaurios ornitópodos de manera que Norman *et al.* (2004) sugiere que Iguanodontidae es un grupo parafilético. Por eso se ha utilizado los términos huellas iguanodontias (Díaz-Martínez *et al.*, 2007) y huellas producidas por dinosaurios iguanodontoideos (Moratalla y Hernan, 2008).

## 4.2. Icnotaxones descritos o citados en La Rioja

En este apartado se describen brevemente en orden alfabético los icnotaxones ornitópodos definidos y asignados a icnitas de La Rioja sin valorar su validez parataxonómica:

### 4.2.1. “*BRACHYGUANODONIPUS PREJANENSIS*” MORATALLA, 1993

Este icnotaxón se definió en el yacimiento de La Magdalena (Préjano) en el Grupo Enciso y se ha asignado también a las icnitas de La Cuesta de Andorra (Navalsaz). Se consideran caracteres diagnósticos principales de este icnotaxón el tamaño (50-70 cm), la forma de los dedos (anchos, robustos y cortos) y la carencia de escotaduras en el talón. Díaz-Martínez *et al.* (2009b) denominan a este tipo de huella como Morfotipo 1 de las huellas ornitópodos del Grupo Enciso (Figura 2A).

### 4.2.2. *DINEICHNUS ISP*

Son varios los trabajos que citan que el icnogénero *Dineichnus* Lockley, Dos Santos, Meyer y Hunt, 1998 se encuentran en La Rioja. Lockley *et al.* (1998a) y Lockley y Meyer (2000) consideran el parecido de las huellas del yacimiento de Valdebrajés o Valdebrajos con las de *Dineichnus* de Utah y Portugal. Estas icnitas habían sido consideradas como huellas de ornitópodos por Aguirrezabala *et al.* (1985) y Viera y Torres (1992); y como huellas terópodos por Casanovas *et al.* (1991) y Casanovas *et al.* (1992). En el yacimiento de la Era del Peladillo 6, Gierlinski *et al.* (2009) asigna las huellas ornitópodos más pequeñas de La Rioja (García-Ortiz de Landaluce *et al.* 2009) a cf. *Dineichnus*.

### 4.2.3. *HADROSAURICHNOIDES IGEENSIS* CASANOVAS, EZQUERRA, FERNÁNDEZ, PÉREZ-LORENTE, SANTAFÉ Y TORCIDA, 1993

Icnotaxón ornitópodo definido en la Era del Peladillo (Igea) en estratos del Grupo Enciso. Los autores consideran la impresión de la membrana interdígital y la forma romboidal de las almohadillas digitales como caracteres diagnósticos. En el yacimiento hay 220 icnitas, posiblemente formadas por una manada de dinosaurios ornitópodos, asignadas a *Hadrosaurichnoides* (Casanovas *et al.*, 1993a). En el pueblo San Martín de Jubera, Casanovas *et al.* (1995a) asignan a un rastro de 3 icnitas ornitópodos del yacimiento San Martín 2 del Grupo Urbión al mismo icnotaxón. Pérez-Lorente y Jiménez-Vela

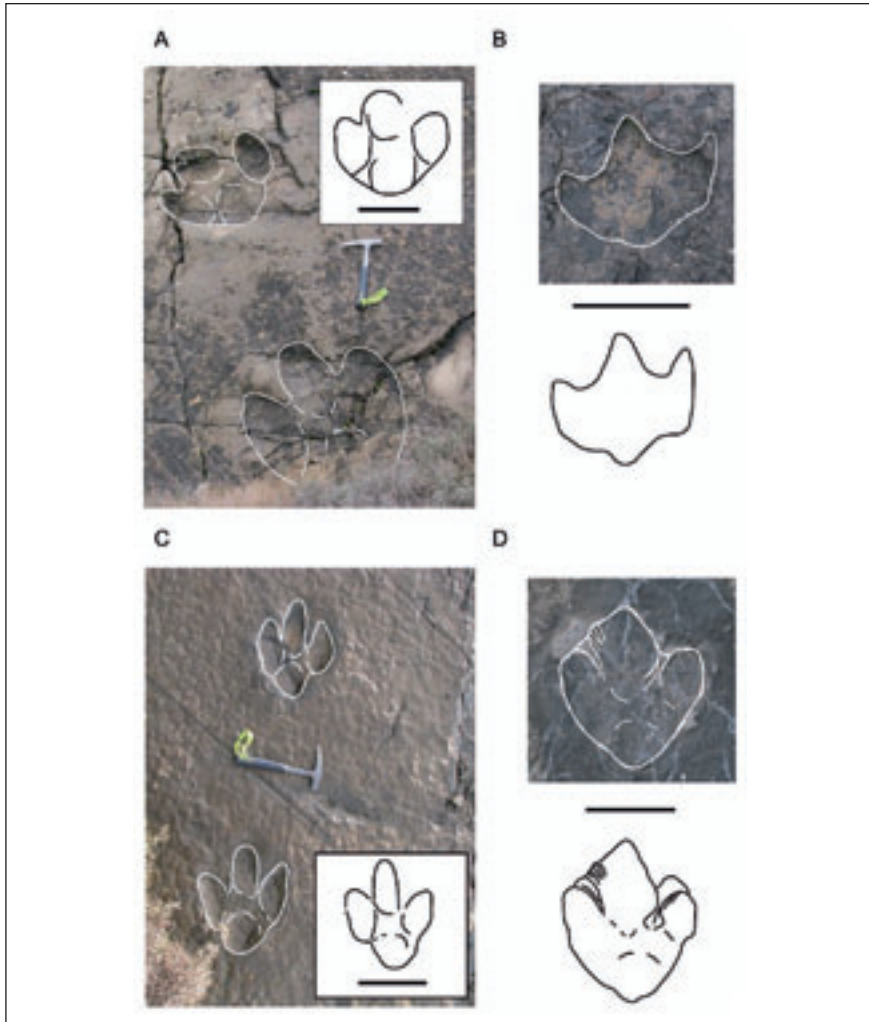


Fig. 2. Morfotipos propuestos por Díaz-Martínez et al. (2009b) para las huellas tipo *Iguanodon*-like de La Rioja basadas en el la bibliografía. A) Morfotipo 1 del yacimiento de La Magdalena (Préjano). B) Morfotipo 2 del yacimiento de Peña Untura (San Román de Cameros). C) Morfotipo 3 del yacimiento de Valdeté (Préjano). D) Morfotipo 4 del yacimiento de la Era del Peladillo.

(2006-2007) citan dos pisadas ornitópodas similares a *H. igeensis* en el yacimiento del Barranco de Valdegutierrez en Navalsaz.

Lockley y Wright (2001) y Lockley *et al.* (2003) sugieren que *Hadrosaurichnoides* de la Era del Peladillo son huellas terópodas y lo consideran *nomen dubium*. Sin embargo Díaz-Martínez *et al.* (2009b) consideran a esta huella como Morfotipo 4 de las huellas ornitópodas del Grupo Enciso (Figura 2D).



#### 4.2.4. “*IGUANODONIPUS CUADRUPEDAE*” Moratalla, 1993

“*Iguanodonipus cuadrupedae*” Moratalla, 1993 se definió en un yacimiento El Frontal de Regumiel de la Sierra (Burgos). El autor del mismo lo ha identificado en varios yacimientos riojanos (Los Cayos D, Umbría del Portillo, Valdemayor, La Regadera y Sol de la Pita). Son icnitas de talla media y grandes con dedos anchos, cortos, robustos, terminación redondeada y escotaduras medial y lateral.

Lockley y Meyer (2000) proponen que el rastro con marcas de manos de Valdemayor debería asignarse a *Iguanodontipus* Sarjeant, Delair y Lockley, 1998 ya que “*Iguanodonipus*” no está definido formalmente. Díaz-Martínez *et al.* (2009b) denominan este tipo de las huellas ornitópodas del Grupo Enciso como Morfotipo 2 (Figura 2B).

#### 4.2.5. *IGUANODONTIPUS ISP.*

Moratalla y Hernan (2008) citan 90 icnitas en el yacimiento Los Cayos D de las que 24 (las mejor conservadas) se asignan a *Iguanodontipus*. Son icnitas ornitópodas con dedos relativamente robustos de terminación redondeada, dedo III en forma de U, dedos II y IV de igual y simétrico desarrollo relativo, superficie plantar amplia, talón redondeado y corto, escotadura medial y lateral de desarrollo similar, icnita en general simétrica y relativamente corta y ancha (Moratalla y Hernán, 2008). Los autores también apuntan que el yacimiento ha desaparecido prácticamente en su totalidad.

## 5. HUELLAS Y RASTRILLADAS ORNITÓPODAS SINGULARES

En este apartado se consideran huellas y rastrilladas singulares a las que son o aportan datos diferentes al resto de huellas y rastrilladas. En este contexto se mencionan icnitas semiplantígradas, rastrilladas cuadrúpedas, rastrilladas con marca de cola, grupos sociales, cambios de trayectoria, y las icnitas grandes y pequeñas.

### 5.1. Icnitas ornitópodas semiplantígradas

Este tipo de icnitas es muy raro en el registro icnológico mundial. Antes de encontrarse en los yacimientos riojanos de La Pellejera (Requeta *et al.*, 2006-2007) y Totico 2 (Jiménez-Vela y Pérez-Lorente, 2006-2007), sólo se habían citado en tres trabajos: Langston (1960) en Canadá; Leonardi (1989) en Brasil; y Milner *et al.* (2006b) en Estados Unidos.

En el yacimiento de La Pellejera se han cartografiado 164 huellas ornitópodas semiplantígradas dispuestas en 13 rastros (Requeta *et al.*, 2006-2007). En ocasiones, en las rastrilladas hay icnitas digitígradas y semiplantígradas en la misma rastrillada. De entre todas las rastrilladas se pueden destacar dos: 1LP15 con 21 icnitas semiplantígradas; y 1LP16 con 13 (Figura 3A).

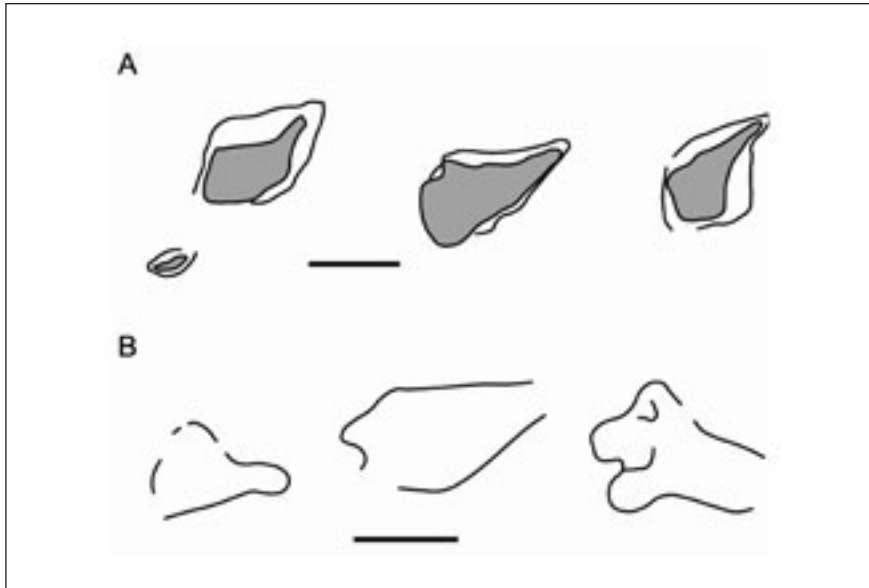


Fig. 3. Icnitas ornitópodas semiplantígradas. A) Parte de la rastrillada 1PL15 del yacimiento de La Pellejera (Hornillos de Cameros). La parte gris representa relleno. Redibujadas de Requeta *et al.* (2006-2007). Escala 50 cm. B) Parte de la rastrillada 2TT6 del yacimiento de Totico (Navalsaz). Redibujadas de Jiménez-Vela y Pérez-Lorente (2006-2007). Escala 30 cm.

En el yacimiento del Totico 2 (Navalsaz), se han estudiado dos rastros con este tipo de huellas (Jiménez-Vela y Pérez-Lorente, 2006-2007). 2TT6 consta de 5 icnitas semiplantígradas pequeñas, y 2TT11 4 y otras digitígradas (Figura 3B).

## 5.2. Rastrilladas ornitópodas cuadrúpedas

En Valdemayor (Cabezón de Cameros) se citó por primera vez en España un rastro ornitópedo cuadrúpedo (Moratalla *et al.*, 1992). Consta de 5 huellas de pie de más de 50 cm de longitud, con 4 marcas de manos dispuestas aproximadamente perpendiculares al eje de la icnita del pie (Figura 4B).

Otro yacimiento en el que hay huellas de manos en rastrilladas ornitópodas es La Pellejera (Requeta *et al.*, 2006-2007). Los autores estudiaron dos rastrilladas que presentan esta característica: 1LP15 que consta de 21 icnitas y cuatro marcas de mano asociadas; y 1LP16 con 13 huellas de pie y dos de mano asociadas. Ambos rastros presentan huellas de pie semiplantígradas (Figura 4A).

## 5.3. Rastrilladas ornitópodas con marcas de cola

Este tipo de rastrilladas también son raras en el registro icnológico mundial. La Rioja tiene dos yacimientos en los que se puede ver esta singularidad.



Fig. 4. Rastrilladas ornitópodas cuadrúpedas. A) Rastrillada 1PL15 del yacimiento de La Pellejera (Hornillos de Cameros). Redibujado de Requeta *et al.* (2006-2007). La parte gris representa relleno. Escala 50 cm. B) Rastrilla del yacimiento Valdemayor (Cabezón de Cameros). Redibujado de Moratalla *et al.* (1992). Escala 50 cm.

En el yacimiento de Peñaportillo en Munilla, Viera *et al.* (1984) y Casanovas *et al.* (1993b) estudiaron un rastro de icnitas redondeadas con marca de cola. Los últimos autores señalaron que podrían ser huellas ornitópodas (Figura 5A).

El otro yacimiento con este tipo de rastrillada es Totico 2 (Navalsaz). Jiménez-Vela y Pérez-Lorente (2006-2007) estudiaron dos rastros ornitópodos con acanaladuras entre las pisadas. 2TT12 formado por seis icnitas y 2TT16, que sólo tiene marca de cola en su parte final del rastro (Figura 5B).

#### 5.4. Grupos sociales

En el yacimiento de la Era del Peladillo 1 (Igea) se ha descrito una gran concentración de icnitas ornitópodas (*Hadrosaurichnoides igeensis*). Se disponen todas en una franja de unos 5 m, menos dos rastros (1PL12 y 2PL173) situados en los laterales de esta zona que podrían flanquear la manada (Pérez-Lorente *et al.*, 2001). Las icnitas no muestran una dirección predominante

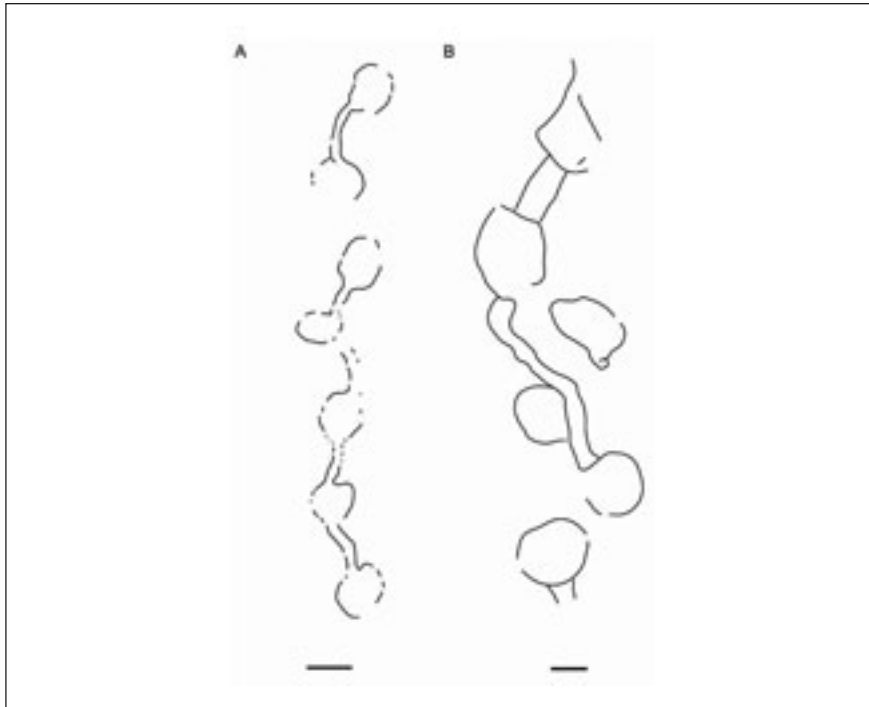


Fig. 5. Rastrilladas ornitópodas con marcas de cola. A) Peñaportillo (Munilla). Redibujado de Casanovas *et al.* (1993b). Escala 50 cm. B) Rastrillada 2TT12 del yacimiento de Totico (Navalsaz). Redibujado de Jiménez-Vela y Pérez-Lorente (2006-2007). Escala 30 cm.

sino que se dirigen en todas direcciones. Se han interpretado como comportamiento gregario (Pérez-Lorente *et al.*, 2001; García-Ortiz de Landaluce y Díaz-Martínez, 2008).

Otro ejemplo de comportamiento social inferido a partir de icnitas ornitópodas es la denominada “familia” del yacimiento del Barranco de Valdecevillo (Casanovas *et al.*, 1989; Pérez-Lorente *et al.*, 2001). Se han descrito tres rastrilladas con las mismas características morfológicas, con la única diferencia de que las de los lados son mayores que la central. Se han interpretado como un grupo parental en el que los adultos se sitúan a los costados de la cría (Pérez-Lorente *et al.*, 2001; García-Ortiz de Landaluce y Díaz-Martínez, 2008).

El yacimiento de Valdebrajés (Cervera del Río Alhama) contiene 8 rastros de huellas tridáctilas pequeñas con la misma dirección y sentido (Aguirrezabala *et al.*, 1985; Casanovas *et al.*, 1991). Sin embargo, unos afirman que el icnopoyeta era ornitópodo (Aguirrezabala *et al.*, 1985; Moratalla *et al.*, 1997; Lockley y Meyer, 2000) y otros que son huellas terópodas (Casanovas *et al.*, 1991).

### 5.5. Cambios de trayectoria

En yacimientos pequeños es normal encontrar rastros aparentemente rectilíneos. Pero cuanto mayor es el afloramiento, las rastrilladas tienen más huellas y hay más posibilidades de ver irregularidades de la marcha. Dos ejemplos de ello son la rastrillada 1 del yacimiento de La Canal (Casanovas *et al.*, 1995b) y LBG2 de La Barguilla (Pérez-Lorente, 2003b).

La rastrillada 1 de La Canal tiene 31 icnitas ornitópodas de aproximadamente 50 cm de longitud (Casanovas *et al.*, 1995b). Gira levemente hacia la izquierda de la rastrillada, y en el sector final da un giro hacia la derecha, más pronunciado que el anterior (Figura 6A).

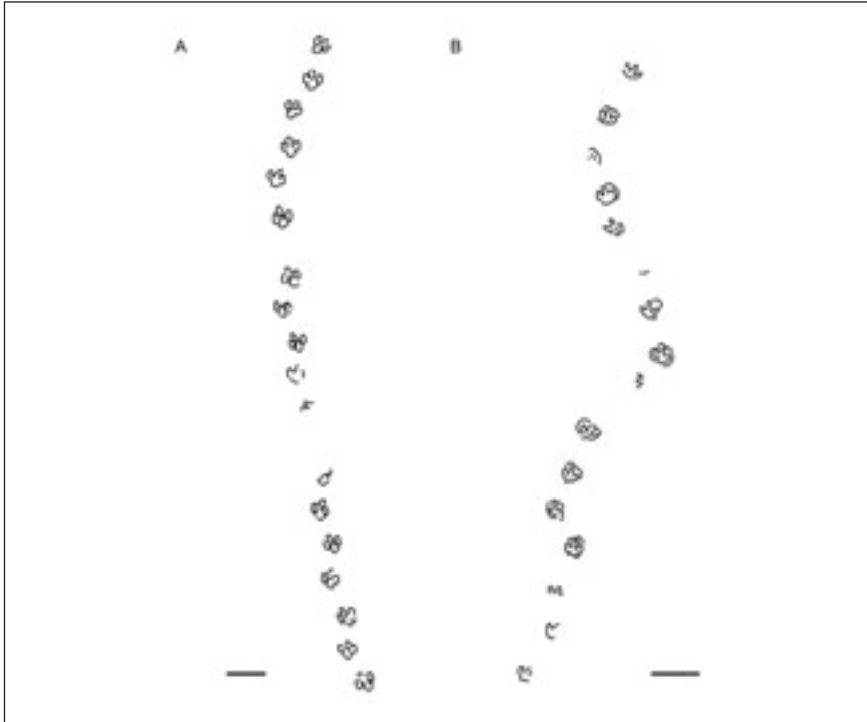


Fig. 6. Rastrilladas ornitópodas con cambios de trayectoria. A) Rastrilla 1 de La Canal (Munilla). Redibujado de Casanovas *et al.* (1995b). Escala 1 m. B) Rastrillada LBG2 del yacimiento La Barguilla (Hornillos de Cameros). Redibujado de Pérez-Lorente (2003b). Escala 1 m.

LBG2 presenta 17 huellas de unos 35 cm de longitud (Pérez-Lorente, 2003b). Es un ejemplo claro de lo que Pérez-Lorente (2003b) considera como rastrillada sinusoide. La línea media del rastro representa una onda como consecuencia de un cambio reiterado de dirección por parte del icnopoyeta (Figura 6B).

## 5.6. Icnitas ornitópodas grandes y pequeñas

García-Ortiz de Landaluce *et al.* (2009) trataron este tema en un artículo sobre las huellas de dinosaurio más grandes y pequeñas de La Rioja en comparación con el registro mundial. Según su estudio las icnitas ornitópodas más grandes de La Rioja son el contramolde del yacimiento Sol de la Pita con 80 cm (Moratalla, 1993) (Figura 7A) y la icnita NZ9.1 del yacimiento Navalsaz con 75 cm (Casanovas *et al.*, 1993b). Respecto a icnitas ornitópodas pequeñas, llegaron a la conclusión de que 5PL2.1 del yacimiento de la Era del Peladillo (Figura 7B) es la de menor con 9 cm de longitud y 9,2 cm de anchura (Casanovas *et al.* 1997). Otras icnitas pequeñas son las del yacimiento de Valdebrajés. Son 8 rastros con icnitas de tamaño entre 10 y 13 cm de longitud (Casanovas *et al.* 1991).

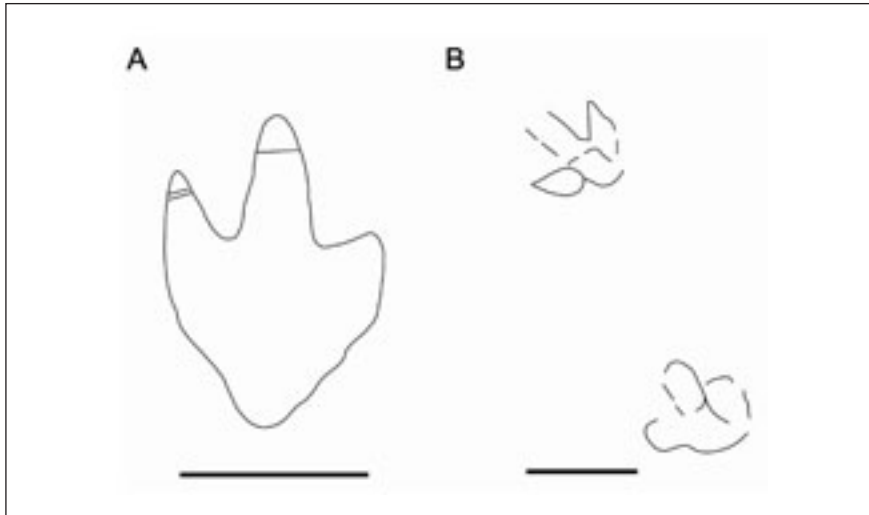


Fig. 7. A) Icnita ornitópada más grande de La Rioja del yacimiento de Sol de la Pita (Préjano). Redibujada de Moratalla (1993). Escala 50 cm. B) Icnita ornitópada más pequeña de La Rioja del yacimiento la Era del Peladillo 5 (Igea). Redibujada de Casanovas *et al.* (1997). Escala 10 cm.

## 6. OTRAS CONSIDERACIONES

### 6.1. Calcos y subhuellas

Es posible que una misma pisada tenga forma diferente según el nivel estratigráfico en el que se encuentre. Milàn y Bromley (2006) afirmaron que cuanto más lejos de la huella real esté el calco, el área que ocupa es mayor, y menor su profundidad. Este hecho es congruente con el estudio de Milner *et al.* (2006a), que levantaron varias capas de la parte inferior de una huella de *Grallator* Hitchcock, 1958 y observaron cómo la forma inicial de esta ic-

nita terópoda se transformaba en la de una icnita ornitópoda cuanto más capas iban levantando. Además, García-Ramos *et al.* (2009) analizaron varias lajas en las que conservaban verticalmente la huella real y su correspondiente calco. Los autores afirmaron que el contorno de un calco de una huella terópoda, pierde la impresión de las almohadillas digitales y termina pareciendo una huella ornitópoda (ángulos interdigitales altos, dedos anchos y romos, y en ocasiones no se marca la escotadura de proximal del dedo II).

Pérez-Lorente (2010) sugirió la posibilidad de la opción opuesta. Como consecuencia del comportamiento frágil de parte de algunas subhuellas, se pueden encontrar calcos acuminados de icnitas de dinosaurio de dedos redondeados, por lo que icnitas bípedas con dedos alargados y acuminados podrían ser terópodos o calcos de cualquier dinosaurio bípedo.

## 6.2. Problemas con el límite entre icnitas ornitópodas y terópodos

En ocasiones es tan complejo diferenciar las icnitas ornitópodas de las terópodos que se podrían adoptar términos informales como “ornitoterópoda” y “teroornitópoda” para referirse a icnitas con características ornitópodas que han sido impresas por terópodos, e icnitas terópodos impresas por ornitópodos, respectivamente.

Como ya se ha expresado en apartados anteriores la diferencia entre icnitas tridáctilas, ornitópodas y terópodos, no es siempre clara. Si sumamos la variabilidad de la forma de los autopodios de los dos grupos, a la preservación (sustrato, erosión, etc), no hay un límite neto entre ambos tipos de huellas.

En la bibliografía se encuentran varios trabajos en los que se puede ver este problema icnotaxonómico. En la Formación Morrison de Estados Unidos, se habían descrito varias icnitas como ornitópodas (p. e. Bird, 1939; Lockley, 1986). Posteriormente, Lockley *et al.* (1998b) atribuyeron muchas de estas a terópodos basándose en datos cualitativos. Algo parecido ha sucedido en un yacimiento de Laos, donde Allain *et al.* (1997) identificó como ornitópodos varias icnitas. Posteriormente, Matsukawa *et al.* (2006) afirmaron que todas eran terópodos.

Harris (1998) afirma que los ornitópodos primitivos, incluido *Camptosaurus* Marsh, 1885, probablemente producirían huellas gralatóridas. Lockley *et al.* (2009) sugirió que el rastro ornitópodo cuadrúpedo del yacimiento de Las Cerradicas (Galve, Teruel), podría interpretarse como terópodo (varias almohadillas por dedo y terminación acuminada) si no fuera porque se conservan las marcas de las manos. Thulborn y Wade (1984) asignaron a cf. *Tyrannosauropus* Haubold, 1971 (terópodo) a unas huellas de gran tamaño de Australia del Cretácico Superior. En un estudio posterior, Romillo y Salisbury (2011) propusieron que el icnopoyeta era un estiracosterno no hadrosáurido.

En otras icnitas simplemente se desconoce la afinidad del icnopoyeta como por ejemplo las del yacimiento de Valdebrajés (Aguirrezabala *et al.*, 1985; Casanovas *et al.*, 1991), o las del icnotaxón japonés *Toyamasauripus masuiiae* Matsukawa, Hamuro, Mizukami y Fujii, 1997.

### 6.3. Icnopoyetas

A diferencia de la icnología de invertebrados, en donde es más importante el comportamiento que la forma del autor, en la icnología de vertebrados se tiene más en cuenta la forma del icnopoyeta que su comportamiento (Lockley, 2007).

Cuando se comparan los huesos autópodos de los dinosaurios ornitópodos, se encuentran diferencias claras entre los grupos. Por ejemplo, como generalidades: *Camptosaurus* presenta un dedo I muy largo y uñas acuminadas; *Iguanodon* no posee dedo I y las falanges intermedias de los dedos III y IV son más anchas que largas; y *Hadrosaurus* Leidy, 1858 tampoco tiene dedo I, tienen las falanges intermedias muy comprimidas proximodistalmente y las ungulares, sobre todo la del dedo III, con forma roma y desarrollada lateromedialmente. Los autópodos de los ornitópodos pequeños son funcionalmente parecidos a los terópodos, con falanges largas y uñas afiladas. Estas diferencias deberían reflejarse en las icnitas coetáneas con estos dinosaurios, pero no es tarea fácil reconocerlas. Hay que tener en cuenta que la forma de la huella puede estar condicionada por factores extramorfológicos (Pérez-Lorente, 2001; Díaz-Martínez *et al.*, 2009a) y que no se conoce la disposición exacta del tegumento que recubre los huesos del autópodo. Hoy en día se sigue discutiendo sobre la posición artral o mesartral de las almohadillas digitales (Heilmann, 1927, Smith y Farlow, 2003).

En la mayoría de los trabajos de icnitas de vertebrados es común encontrar un apartado donde se discute la afinidad taxonómica del icnopoyeta. Normalmente se utilizan 3 tipos de correlación según Carrano y Wilson (2001): fenética; de coincidencia de correlación; y la basada en sinapomorfías.

La correlación fenética se basa en la comparación directa de las icnitas estudiadas con pies de dinosaurios conocidos. Esta técnica ha sido usada desde de los inicios de la paleoicnología, y en muchos trabajos se pueden ver figuras en las que se superponen pies de dinosaurios a icnitas mostrando su aparente coincidencia (p.e. Hitchcock, 1836; Lull, 1915, 1953). Actualmente se sigue usando la correlación fenética pero basada en métodos estadísticos. Existen varios trabajos en los que buscando puntos homólogos entre pies y huellas se intenta buscar los posibles icnopoyetas (p.e. Farlow y Lockley, 1993; Farlow y Chapman, 1997; Farlow, 2001).

La correlación de coincidencia se basa en usar los datos estratigráficos y geográficos de las icnitas, para correlacionarlos con los dinosaurios encontrados en las mismas facies y en yacimientos cercanos. Es un método muy usado actualmente y parece ser útil en el Triásico donde la diversidad de clados de dinosaurios no es muy alta (p.e. Lockley y Hunt, 1994). Este tipo de correlación se puede completar con la correlación fenética (Farlow, 2001).

La correlación basada en sinapomorfías usa los caracteres compartidos entre varios taxones (sinapomórficos) observables en las huellas como criterio de asignación. No es una técnica muy usada, aunque se cree que puede ser muy útil en el estudio de correlación entre huella e icnopoyeta (e.g. Olsen, 1995; Carrano y Wilson, 2001).



En los últimos años las icnitas ornitópodas grandes de La Rioja se han asignado a iguanodontóideos y anquilopolexios basales (Moratalla y Hernan, 2008; Díaz-Martínez *et al.*, 2009b), y las pequeñas del yacimiento Valdebrajés y El Peladillo 5 a hipsilofodóntidos o driosáuridos (Aguirrezabala *et al.*, 1985; Lockley y Meyer, 2000; Gierlinski *et al.*, 2009).

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al IER por invitarme a las conferencias de los Cursos de Verano de La Universidad de La Rioja en Enciso y por la posibilidad de publicar este trabajo. También me gustaría agradecer a la Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja y a la Universidad de La Rioja su beca predoctoral, y al Gobierno de La Rioja el Proyecto Fomenta (2008/02). Agradezco a Félix Pérez-Lorente y Enrique Requeta-Loza los comentarios y sugerencias sobre este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirrezabala, L.M., Torres, J.A. y Viera, L.I. (1985). El weald de Igea (Camerros-La Rioja). Sedimentología, Bioestratigrafía y Paleocnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-138.
- Allain, R., Taquet, P.H., Battail, B., Dejax, J., Richir, P.H., Véran, M., Vacant, R., Sayarath, P., Khenthavong, B., Phouyavong, S., thamvirith, P. y Hom, B. (1997). Pistes de dinosaures dans les niveaux du Crétacé inférieur de Muong Phalane, province de Savannkhet (Laos). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planetes*, 325, 815-821.
- Ansorena, P., Díaz-Martínez, I. y Pérez-Lorente, F. (2007-2008). Mina Victoria (Navajún) y Valdeperillo (Cornago). Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en el Grupo de Urbión (Cuenca de Cameros). La Rioja. España. *Zubía*, 25-26, 75-96.
- Beuther, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillas Schichten in Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten). (Spanien). *Beith geol. jb.*, 55, 103-121.
- Bird, R.T. (1939). Thunder in his footsteps. *Natural History*, 43, 254-261
- Brancas, R., Martínez, J. y Blaschke, J. (1979). *Huellas de dinosaurio de Enciso*. Gonzalo de Berceo. Logroño, 96 p.
- Carrano, M.T. y Wilson, J.A. (2001). Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology*, 27(3), 564-582.
- Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño. *Acta Geológica Hispánica*, 6(5), 139-142.
- Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. (1974). Dos nuevos yacimientos de icnitas de Dinosaurios. *Acta Geologica Hispanica*, 9, 88-91.

- Casanovas, M.L., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V. y Fernández, A. (1985). Nuevos datos icnológicos del Cretácico Inferior de la Sierra de Cameros (La Rioja, España). *Paleontologia i Evolució*, 19, 3-18.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1989). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de la Virgen del Campo. *Ciencias de la Tierra*, 12, 1-190.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1991). Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja, España). *Revista Española de Paleontología*, 6(2),177-189.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1992). Icnitas de dinosaurios en Valdevajes (La Rioja). Nota de contrarréplica. *Revista Española de Paleontología*, 7(1), 97-99.
- Casanovas, M.L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez, F., Santafé, J.V. y Torcida, F. (1993a). Tracks a herd of webbed Ornithopoda and other footprint found in the same site (Igea, La Rioja, Spain). *Revue de Paléobiologie*, 7, 29-36.
- Casanovas, J.L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. y Torcida, F. (1993b). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo 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. y Torcida, F. (1995a) - Dos nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en La Rioja y en la provincia de Soria (España). *Coloquios de Paleontología*, 47, 9-23.
- Casanovas, J.L., Ezquerro, R., Fernández, A., Montero, D., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V., Torcida, F. y Viera, L.I. (1995b). El yacimiento de La Canal (Munilla, La Rioja, España). La variación de velocidad en función del tamaño del pie de los ornitópodos. *Zubia*, 13, 55-81.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V. y Torcida, F. (1997). Pisadas de ornitópodos, terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo 5 (La Rioja, España). *Zubia*, 15, 229-246.
- Díaz-Martínez, I., García-Ortiz de Landaluze, E., Ibisate, R. y Pérez-Lorente, F. (2007). Nuevas aportaciones al registro paleoicnológico en Cabezón de Cameros (La Rioja, España). *Geogaceta*, 42, 87-90.
- Díaz-Martínez, I., Pérez-Lorente, F., Canudo, J.I. y Pereda-Suberbiola, X. (2009a). *Causas de la variabilidad en icnitas de dinosaurios y su aplicación en icnotaxonomía*. Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes, Burgos, 207-220.
- Díaz-Martínez, I., Pérez-Lorente, F., Pereda-Suberbiola, X. y Canudo, J.I. (2009b). Iguanodon-like footprints from the Enciso Group (Aptian, Lower Cretaceous) of La Rioja (Cameros Basin, Spain). *Tribute to Charles Darwin to Bernissart iguanodons: New perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels, 34.

- Farlow, J.O. (2001). Acrocanthosaurus and the maker of the Comanchean large theropod footprints. En: *Mesozoic Vertebrate Life* (Carpenter, K., Tanke, D., eds.). Indiana University Press, Indiana, 408-427.
- Farlow, J.O. y Chapman, R.E. (1997). The scientific study of dinosaur footprints. En: *The complete dinosaur* (Farlow, J.O. y Brett-Surman, M., eds.). Indiana University Press, Bloomington, 519-553.
- Farlow, J.O. y Lockley, M.G. (1993). An osteometric approach to the identification of the makers of early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 3, 123-131.
- García-Ortiz de Landaluce, E. y Díaz-Martínez, I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica Nova*, 8, 207-219.
- García-Ortiz de Landaluce, E., Ortega-Girela, J. M., Hurtado-Reyes, A. y Díaz-Martínez, I. (2009). Revisión de las huellas terópodos, ornitópoda y saurópodos de mayor y menor tamaño de la Rioja (España) y su comparación con el registro mundial: los guinness world record. *Paleohispania*, 1, 201-209.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Avanzini, M. y Ruiz-Omeñaca, J. I. (2009). Deep theropod undertracks look like ornithopod tracks. A conclusion from a three dimensional study of dinosaur footprints. *Tenth international Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Teruel, 279-281.
- Gierlinski, G., Niedzwiedzki, G. y Nowacki, P. (2009). Small theropod and ornithopod footprints in the Late Jurassic of Poland. *Acta Geológica Polonica*, 59(2), 221-234.
- Harris, J.D. (1998). Dinosaur footprints from Garden Park, Colorado. *Modern Geology*, 23(2) 291-307.
- Haubold, H. (1971). Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. En: *Handbuch der Palaöberpetologie* (Kuhn, O., ed.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 123 p.
- Heilmann, G. (1927). *The origin of birds*. Appleton, New York. 210 p.
- Hitchcock, E. (1836). Ornithichnology description of the foot marks of birds (Ornithichnites) on New Red Sandstone in Massachusetts. *American Journal of Science*. 29, 307-340.
- Hitchcock, E. (1858). *Ichnology of New England: A report of the Sandstone of the Connecticut Valley, and especially its Fossil Footmarks*. William White, Boston, 232 p.
- Horner, J.R., Weishampel, D.B. y Forster, C. A. (2004). Hadrosauridae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P.D. y Osmolska H., eds.). University of California Press, Berkeley, Los Ángeles y Londres, 438-463.
- Jiménez-Vela, A. y Pérez-Lorente, F. (2005-2006). El corral del Totico. Dos nuevos yacimientos con pistas singulares. (Enciso, La Rioja, España). *Zubia*, 18-19, 115-144.

- Langstone, W. (1960). A hadrosaurian ichnite (Alberta). *National Museum of Canada, Natural History Papers*, 4, 1-9.
- Leidy, J. (1858). *Hadrosaurus fouldii*, a new saurian from the Cretaceous of New Jersey, related to the Iguanodon. *Academy of Nat. Science Philadelphia Proceedings*, 10, 213-218.
- Leonardi, G. (1987). *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology*. Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasília, Brasil, 75 p.
- Leonardi, G. (1989). Inventory and statistics of the south american dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. En: *Dinosaur Tracks and Traces* (Gillette, D.D. y Lockley M.G., eds.). Cambridge University Press, London, 165-178.
- Lockley, M.G. (1986). The Paleobiological and Paleoenvironmental Importance of Dinosaur Footprints. *Palaaios*, 1, 37-47.
- Lockley, M.G. (2007). A tale of two ichnologies: the different goals and potentials of invertebrate and vertebrate (tetrapod) ichnotaxonomy and how they relate to ichnofacies Analysis. *Ichnos*, 14, 39-57.
- Lockley, M.G. y Meyer, C. (2000). *Dinosaur tracks and other fossil footprint of Europe*. Columbia University Press, New York, 323 p.
- Lockley, M.G. y Hunt, A.P. (1994). A track of the giant theropod dinosaur *Tyrannosaurus* from close to the Cretaceous/Tertiary Boundary, northern New Mexico. *Ichnos*, 3, 213-218.
- Lockley, M.G. y Wright, J.L. (2001). Trackways of Large Quadrupedal Ornithopods from the Cretaceous: A review. En: *Mesozoic Vertebrate Life* (Tanke, D.H. y Carpenter, K., eds.). Indiana University Press, Indiana, 428-442.
- Lockley, M.G., Dos Santos, V.F., Meyer, C. y Hunt, A. (1998a). A new dinosaur tracksite in the Morrison Formation, boundary Butte, Southeastern Utah. *Modern Geology*, 23(2), 317-330.
- Lockley, M., Foster, J. y Hunt, A. (1998b). A short summary of dinosaur tracks and other fossil footprints from the Morrison Formation. *Modern Geology*, 23(2), 277-290.
- Lockley, M.G., Nadon, G. y Currie, P. (2003). A diverse dinosaur-bird footprint assemblage from the Lance formation, Upper Cretaceous, Eastern Wyoming: Implications for Ichnotaxonomy. *Ichnos*, 11, 229-249.
- Lockley, M.G., Mccrea, R.T. y Matsukawa, M. (2009). Ichnological evidencie for small quadrupedal ornithischians from the basal Cretaceous of SE Asia and North America: implications for a global radiation. En: *Late Palaeozoic and Mesozoic Ecosystems in SE Asia*. (Buffetaut, E., Cuny, G., Le Loueff, J. y Suteethorns, V., eds.). The Geological Society, London, Special Publications, 315, 255-269.
- Lull, R.S. (1915). Triassic life of the Connecticut Valley. *State of Connecticut State Geological and Natural History Survey Bulletin*, 24, 1-285.

- Lull, R.S. (1953). Triassic life of the Connecticut Valley (revised). *State of Connecticut State Geological and Natural History Survey Bulletin*, 81, 1-336.
- Martin-Escorza, C. (1986). Las icnolineaciones de dinosaurios wealdenses en Enciso-Navalsaz. *Zubía*, 4, 33-43.
- Mantell, G. (1825). Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115, 179-186.
- Marsh, O.C. (1885). Names of extinct reptiles. *Ibid*, 29, 169.
- Mas, R., Alonso, A. y Guimerá, J. (1993). Evolución tectosedimentaria de una cuenca extensional intraplaca: La cuenca finijurásica-eocretácica de Los Cameros (La Rioja-Soria). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6(3-4), 129-144.
- Más, R., Benito, M.I., Arribas, J., Serrano, A., Guimerá, J., Alonso, A. y Alonso-Azcárate, J. (2002). La Cuenca de Cameros: desde la extensión finijurásica-eocretácica a la inversión terciaria-implicaciones en la exploración de hidrocarburos. *Zubía Monográfico*, 14, 9-64.
- Matsukawa, M., Hamuro, T., Mizukami, T. y Fujii, S. (1997). First trackway evidence of gregarious dinosaurs from the Lower Cretaceous Tetori Group of eastern Toyama prefecture, central Japan. *Cretaceous Research*, 18, 603-619.
- Matsukawa, M., Lockley, M. y Jianjun, L. (2006). Cretaceous terrestrial biotas of East Asia, with special reference to dinosaur-dominated ichnofaunas: towards a synthesis. *Cretaceous Research*, 27, 3-21.
- Milàn, J. y Bromley, R.G. (2006). True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 231, 253-264.
- Milner, A.R.C., Lockley, M.G. y Johnson, S.B. (2006a). The story of the St. George dinosaur discovery site at Johnson Farm: an important new Lower Jurassic dinosaur tracksite from the Moenave Formation of Southwestern Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 37, 329-345.
- Milner, A.R.C., Vice, G.S., Harris, J.D. y Lockley, M.G. (2006b). Dinosaur tracks from the Upper Cretaceous Iron Springs Formation, Iron County, Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*. 35, 105-113.
- Moratalla, J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y Paleología del Cretácico superior*. Tesis Doctoral de la Universidad Complutense de Madrid. Inédito, 727 p.
- Moratalla, J.J. y Hernán, J. (2008). Los Cayos S y D: dos afloramientos con icnitas de saurópodos, terópodos y ornitópodos en el Cretácico Inferior del área de Los Cayos (Cornago, La Rioja, España). *Estudios Geológicos*, 64(2), 161-173.

- Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez, S. (1988a). Multivariate analysis on Lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios*, 21(4), 395-408.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez, S. (1988b). Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de la Rioja (España). *Estudios Geológicos*, 44, 119-131.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez, S. y Lockley, M.G. (1992). A quadrupedal ornithopod trackway from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain): inferences on gait and hand structure. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12, 150-157.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L. y Jiménez S. (1997). Información paleobiológica y paleoambiental inferida a partir de las icnitas de dinosaurios: problemas, límites y perspectivas. *Revista Española de Paleontología*, 12, 185-196.
- Norman, D.B., Sues, H.D., Witmer, L.M. y Coria, R.A. (2004). Basal Ornithopoda. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson P. y Osmólska H., eds.). University of California Press, Berkeley, 393-412.
- Olsen, P.E. (1995). A new approach for recognizing track makers. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 27, 72.
- Pérez-Lorente, F. (2001). *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Fundación Patrimonio Paleontológico de la Rioja, 227 pp.
- Pérez-Lorente, F. (2002). La distribución de yacimientos y de tipos de huellas de dinosaurio en la Cuenca de Cameros (La Rioja, Burgos, Soria, España). *Zubía*, 14, 191-210.
- Pérez-Lorente, F. (2003a). Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Pérez-Lorente, F., ed.). Instituto de Estudios Riojanos, 26, 49-108.
- Pérez-Lorente, F. (2003b). Aportaciones de los yacimientos de la Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja, España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Pérez-Lorente, F., ed.). Instituto de Estudios Riojanos, 26, 161-194.
- Pérez-Lorente, F. (2010). Experiencias del estudio de icnitas de dinosaurio en La Rioja. En: VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V. coords.). *Cidaris*, 30, 27-36.
- Pérez-Lorente, F. y Jiménez-Vela, A. (2006-2007). Barranco de Valdegutiérrez: un nuevo gran yacimiento de huellas de dinosaurio en La Rioja. *Zubia*, 18-19, 9-20.
- Pérez-Lorente, F., Fernández, A. y Uruñuela, L. (1986). *Pisadas fósiles de dinosaurios. Algunos ejemplos de Enciso*. Gobierno de La Rioja. Logroño, 1-34.
- Pérez-Lorente, F., Romero-Molina, M.M., Requeta, E., Blanco, M. y Caro, S. (2001). Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. *Ciencias de la Tierra*. 24, 1-102.

- Requeta, L.E., Hernández, N. y Pérez-Lorente, F. (2006-2007). La Pellejera: descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubia*, 18-19, 21-114.
- Romero Molina, M.M., Pérez-Lorente, F. y Rivas Carrera, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Pérez-Lorente, F., ed.). Instituto de Estudios Riojanos, 26, 13-32.
- Romilio, A. y Salisbury, S.W. (2011). A reassessment of large theropod tracks from the mid-Cretaceous (late Albian-Cenomanian) Winton Formation of Lark Quarry, central-western Queensland, Australia: a case for mistaken identity. *Cretaceous Research*, 32, 135-142.
- Sanz, J.L., Moratalla, J.J. y Casanovas, M.L. (1985). Traza icnológica de un Dinosaurio Iguanodóntido en el Cretácico inferior de Cornago (La Rioja, España). *Estudios Geológicos*, 41(1) 85-91.
- Sarjeant, W.A., Delair, J.B. y Lockley, M.G. (1998). The footprints of Iguanodon: a history and taxonomic study. *Ichnos*, 6(3), 183-202.
- Smith, J.B. y Farlow, J.O. (2003). Osteometric approaches to trackmaker assignment for the Newark Supergroup ichnogenera *Grallator*, *Anchisauripus* and *Eubrontes*. En: *The great rift valleys of Pangea in eastern North America* (Letourneau P.M. y Olsen, P.L., eds.). Columbia University Press, New York, 273-292
- Thulborn, T. (1990). *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall, London, 410 p.
- Thulborn, R.A. y Wade, M. (1984). Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs Queensland Museum* 21, 413-517.
- Thischer, G. (1966). Ubre die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spainien). *Geologisches Jahrbuch Biehefte*, 44, 123-164.
- Viera, L.I. y Torres, J.A. (1979). El Wealdico de la Zona de Enciso (sierra de los Cameros) y su fauna de grandes reptiles. *Munibe*, 31,141-157.
- Viera, L.I. y Aguirrezabala, L.M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios (I). *Munibe*, 34, 245-270.
- Viera, L.I. y 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(1), 93-96.
- Viera, L.I., Torres, J.A. y Aguirrezabala, L.M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios (II). *Munibe*, 36, 3-22.
- Wilson, J.A. y Carrano M.T. (1999). Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25, 252-26.



# ZUBÍA

29



Gobierno de La Rioja  
[www.larioja.org](http://www.larioja.org)



**Instituto  
de Estudios  
Riojanos**