

NUEVAS OBSERVACIONES (PISADAS Y MARCAS DE NATACIÓN DE DINOSAURIOS) EN EL YACIMIENTO DE LA CELA (MURO EN CAMEROS, LA RIOJA, ESPAÑA)

ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ
FÉLIX PÉREZ-LORENTE ¹

RESUMEN

La Cuenca de Cameros es uno de los territorios más prolíficos para el estudio de huellas de dinosaurios a nivel mundial. En la última década se han seguido publicando trabajos, con nuevos hallazgos y se han defendido varias tesis doctorales, lo que ha supuesto la revisión en profundidad del territorio. En este trabajo se muestran los nuevos hallazgos resultantes de la revisión del yacimiento conocido como La Cela, situado en el municipio de Muro en Cameros. En este lugar se han documentado nuevas huellas de diferentes icnotipos y marcas de natación en afloramientos pertenecientes al grupo Oncala, siendo las primeras marcas de natación encontradas en este nivel litoestratigráfico.

Palabras Clave: *Cameros, comportamiento, dinosaurios, icnitas, natación. Cretácico Inferior.*

The Cameros Basin (Northern Spain) is one of the most prolific places in the world to study dinosaur footprints. During the last decade, works have continued to be published, with new findings and different PhD investigations carried out, which has meant an in-depth review of the territory. This paper shows the new findings resulting from the review of the site known as La Cela, located in the town of Muro en Cameros. In this place, new traces of different ichnotypes and swimming marks have been documented in outcrops belonging to the Oncala group, being the first swimming marks found at this lithostratigraphic level.

Keywords: Cameros, behaviour, dinosaurs, ichnites, swimming, Lower Cretaceous.

1. Universidad de La Rioja, Edificio CT, Madre de Dios 53, C.P. 26006 Logroño (La Rioja). España. felix.perez@unirioja.es

1. INTRODUCCIÓN

Durante los trabajos de prospección y revisión de los afloramientos de La Rioja para la tesis doctoral de uno de los firmantes de este trabajo (García Ortiz de Landaluze, 2016), se documentaron nuevos hallazgos en el yacimiento de La Cela (Muro en Cameros). Además de lo que supone añadir nuevos datos al inventario de yacimientos de La Rioja, este punto tiene interés en el sentido de que contiene marcas de deslizamiento de elementos autopodiales (uñas y/o dedos) que hemos atribuido a marcas de natación. Al mismo tiempo que se realizó la toma de datos del afloramiento citado, se amplió la zona de prospección y se descubrieron nuevos puntos con huellas en el mismo entorno.

Parte de los afloramientos ya estaban estudiados (Casanovas et al., 1995; García Ortiz de Landaluze, 2016). Durante la revisión del yacimiento de La Cela (afloramientos de LACA, LACB, LACC y LACD) se observó que:

I) algunas de las pisadas ya descritas en la primera publicación estaban muy erosionadas,

II) otras (parte inferior de LACA y de LACC) estaban cubiertas por derrubios,

III) en LACB se detectaron cierto número de huellas nuevas que se señalan en la cartografía del afloramiento y se describen en el texto.

IV) se encontraron nuevos afloramientos con icnitas que hemos llamado LACE, LACF y LACG.

Los nuevos afloramientos (LACE, LACF y LACG) están en el techo del mismo paquete carbonatado que LACA, LACB y LACC. LACD no se ha incluido en este estudio debido a su ubicación en materiales silíceos, probablemente pertenecientes a una unidad litostratigráfica más moderna (Grupo de Urbión) que la del resto de yacimientos citados.

Las huellas nuevas incluyen marcas terópodos, ornitópodos, saurópodos, huellas “de natación” y marcas no identificadas. Las aportaciones que se destacan son las de las huellas saurópodos y las marcas subacuáticas.

1.1. Antecedentes

En La Cela están tres de las cuatro rastrilladas saurópodos del Grupo de Oncala de La Rioja, y es el cuarto yacimiento de La Rioja con icnitas subacuáticas de dinosaurio. Los otros dos yacimientos con huellas saurópodos halladas en el Grupo de Oncala son el conjunto caótico de huellas de Soto 2 (Casanovas et al., 1992) y el par mano-pie del yacimiento del Corral de Zorraquín (Requeta Loza et al., 2022). Pérez-Lorente (2015) apunta la posibilidad de que un conjunto de icnitas del yacimiento de La Virgen del Prado (Grupo de Oncala) también pudieran ser saurópodos.

Por otro lado, hasta ahora hay descritas en La Rioja huellas de natación de dinosaurios en tres yacimientos: El Villar Poyales (Casanovas et al., 1993), La Virgen del Campo (varios autores, ver más adelante el apartado 5)

y Laguna de Cameros (Navarro-Lorbés, 2023; Navarro-Lorbés et al., 2023), en los que se describían tres secuencias con huellas de natación, cada una de ellas dejada por un solo autor, aunque alguna de las secuencias contiene morfotipos diferentes. Además de huellas subacuáticas de dinosaurios, en La Rioja se han citado también de otros tetrápodos como tortugas en el yacimiento de Los Cayos (Moratalla, 1993; Moratalla y Hernán, 2005; 2009) y de cocodrilos en el yacimiento 4LVC (Ezquerria y Pérez-Lorente, 2003; Pérez-Lorente, 2015).

Para valorar el estudio de las marcas de natación y la importancia de los yacimientos de La Rioja, detallamos los descriptos mostrando sus datos más interesantes, algunos de ellos todavía inéditos.

2. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

La Cela es un paraje situado en el término municipal de Muro en Cameros (La Rioja). El conjunto de icnitas de dinosaurio está en unos afloramientos rocosos de una ladera con abundantes derrubios y poblada por matorral (Figura 1).

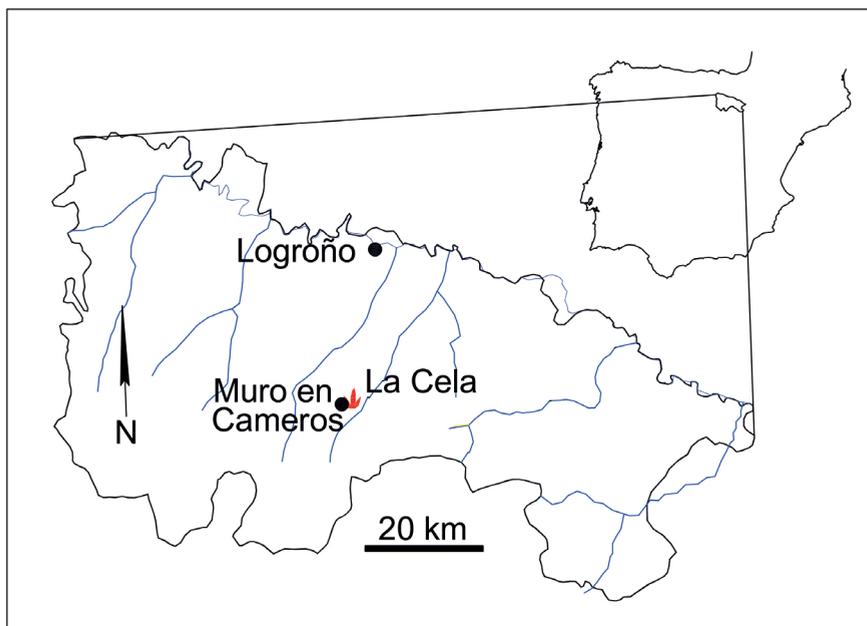


Figura 1. Localización de LACE. Referencia a la Península Ibérica y a La Rioja.

Las coordenadas UTM de los afloramientos (según Google Earth) Huso 30T, son las siguientes: LACA, 540286e, 4674884N; LACB, 540321E, 4674898N; LACC, 540332E, 4674903N; LACE, 540332E, 467903N; LACF, 540372E, 4674907N; LACG, 540400E, 4674897N (Figura 2).

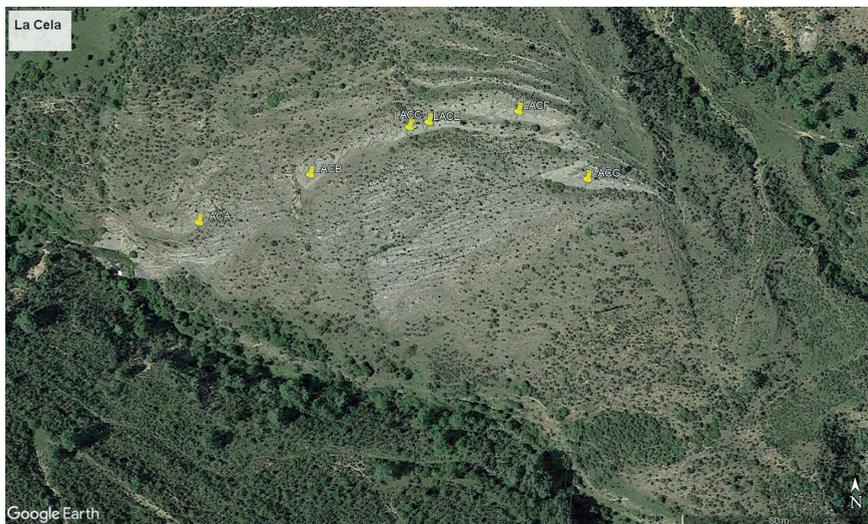


Figura 2. Situación de los afloramientos de LAC en rocas carbonatadas. Imagen de *Google Earth*. <https://earth.google.com/web/@0.-5.397.0a.22251752.77375665d.35y.0b.0t.0r>.

En la primera cartografía geológica del Mapa Geológico de España a escala 1:50.000 (Hoja 241, Anguiano [Navarro et al., 1958]) el espacio que es la continuidad lateral de los niveles carbonatados en donde se encuentran las huellas, está dentro de la unidad de “calizas arenosas, areniscas” de edad Cretácico Wealdense (Navarro et al., 1958). Años más adelante (Figura 3), Hernández et al. (1990) sitúan el yacimiento en niveles calizos de la Unidad 16 o Unidad de Larriba (calizas arenosas, areniscas, limolitas y arcillas rojas y verdes) de edad Valanginiense. Inmediatamente encima de las rocas calcáreas del yacimiento, hay un paquete de areniscas y de pizarras silíceas, y sobre ellas los niveles de limolitas y arcillas rojas y verdes, indistinguibles de las de la unidad superior (Ciclo II, unidad 20). Los autores anteriores asociaron el Grupo de Urbión de Tischer (1966) con el ciclo II. Es posible que el contacto entre el Grupo de Oncala (calizas del yacimiento) y el Grupo de Urbión (areniscas y limolitas) se encuentre directamente sobre las calizas y como tal lo consideramos. Asumimos que el cambio que se aprecia en los afloramientos y el contacto neto entre los niveles de calizas con huellas (LACA, LACB, LACC, LACE, LACF, LACG) y el de los niveles superiores (un paquete métrico de areniscas [LACD] y limolitas arenosas relativamente resistentes a la erosión y los paquetes superiores de limolitas muy erosionables) sea el reflejo del paso entre los niveles carbonatados del Grupo de Oncala (con los yacimientos de LACA, LACB, LACC, LACE, LACF, LACG) al yacimiento de LACD en el grupo de Urbión (Doublet, 2004).

La última asignación de edad de las calizas de la Formación Leza Superior de Doublet (2004), correlacionable con los niveles carbonatados de La Cella, se puede deducir de las dataciones (Hauteriviense–Valanginiense, propia del Grupo de Oncala). hechas por Moreno-Azanza et al. (2016) en niveles detríticos por encima de ellas.

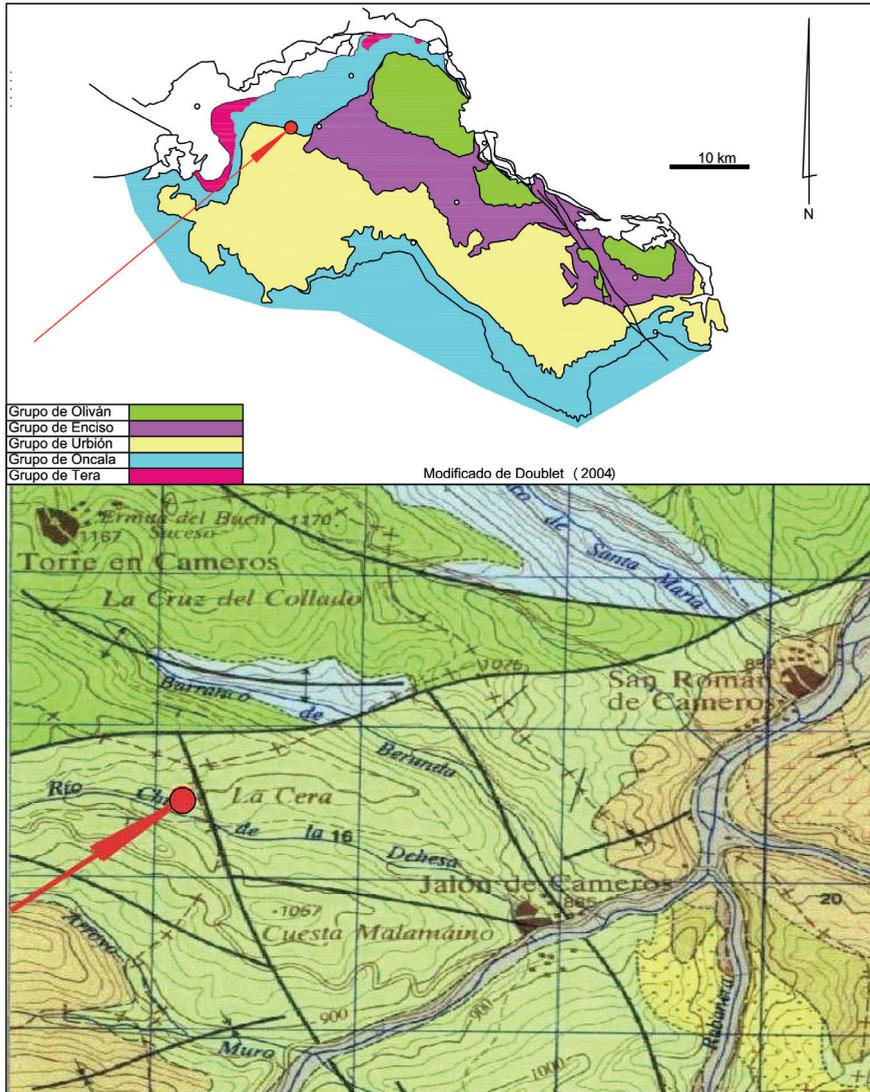


Figura 3. Situación de LAC en la cartografía geológica. Figura superior: en los grupos litostratigráficos (modificado de Doublet, 2004). Figura inferior: en las unidades litostratigráficas del Mapa Geológico de España 1:50.000 (Hernández et al., 1990).

3. MATERIAL Y MÉTODO

El método de trabajo seguido consiste en dibujar mallas con tiza sobre la superficie de estudio para hacer la reproducción a escala del contenido icnítico de los afloramientos. Así, se fotografían con cámaras digitales las huellas y los conjuntos, y en el laboratorio se elimina la distorsión de las fotografías de las icnitas y se dibujan los planos. Los programas utilizados son *Adobe Photoshop*, *Autocad*, *Agisoft*, *Meshlab* y *Paraview*.

La nomenclatura de las huellas sigue el método tradicional de nomenclatura empleado por nuestro equipo de investigación en trabajos anteriores (cf. Pérez-Lorente, 2015). Dado que el yacimiento en conjunto (estudiado por primera vez por Casanovas et al., 1995) se denominó “La Cela” y, que para distinguir afloramientos e icnitas se utilizó el acrónimo LAC, seguiremos el mismo procedimiento.

Hemos separado en este estudio dos tipos de huellas según que la impronta sea de:

- i) toda la suela del autopodio, o huellas de marcha.
- ii) las puntas de los dedos (almohadillas distales o uñas) en las que, en la interacción entre el autopodio y el fondo, se deduce la influencia de la lámina de agua, o huellas subacuáticas.

3.1. Huellas de marcha

Tomando como referencia el trabajo de Casanovas et al. (1995), se mantienen también:

- i) los icnotipos en los que se clasificaron las icnitas (ornitópodos, terópodos) de los dinosaurios bípedos.
- ii) los tipos de huellas según sus estructuras (directas e indirectas).
- iii) la fidelidad de la reproducción (estampas, reales, calcos, subhuellas) de los caracteres anatómicos de los autopodios (Romero Molina et al., 2003; Requeta et al., 2006-2007; cf. Mínguez Ceniceros et al., 2022).

En este estudio consideramos que las variables que determinan la forma de las pisadas de animales que se desplazan dentro del agua son: la profundidad del agua/altura de las extremidades, el estado físico del barro del fondo y el tipo de desplazamiento. Distinguimos las propiedades físicas del sustrato tanto si está bajo el agua como si se encuentra en tierra firme, ya que la mayor parte de las huellas que estudiamos se han impreso en barro. Por las estructuras que se observan en las huellas distinguimos el barro según su viscosidad, coherencia y adherencia (cf. Pérez-Lorente, 2015). Todas las huellas de este yacimiento son actualmente poco profundas. A pesar de que actualmente sea así, hay icnitas en las que el pie penetró profundamente en el suelo ya que tienen la estructura ojival típica de salida de los dedos por la parte distal del eje de la huella, y con la parte proximal de la marca del dedo III totalmente colapsada (Gatesy et al., 1999). Es posible que, durante la formación de la huella, sobre todo cuando el pie abandona el suelo (Fase K de Thulborn y Wade [1989]), haya flujo de barro que llene casi totalmente el hueco de las pisadas de LAC.

3.2. Huellas subacuáticas

Como veremos más adelante la variación de las huellas de natación en La Rioja es muy grande y consideramos que tal variabilidad de formas hacen que su asignación icnotaxonómica sea poco práctica. Hay muchos trabajos

en los que diversos tipos de huellas impresos bajo el agua se conocen como “huellas de natación”. Para que se marquen esas huellas, según Thulborn (2017), las extremidades del animal flotante deben ser lo suficientemente largas para llegar al fondo, pero ni tan cortas como para nadar de manera convencional ni tan largas como para que la locomoción sea vadeando o caminando por el fondo. Lockley et al. (2010) consideran que son marcas de natación cuando el volumen de agua desalojado elimina una parte significativa del peso del cuerpo, o cuando la altura de agua impide la marcha normal del icnopoyeta.

En sentido estricto habría que considerar la natación a partir del momento en el que el animal no toca el fondo con sus pies. Si se considera la posición del animal en el agua es posible separar la natación de las demás formas de desplazamiento (el animal no toca el fondo), pero si se considera el impulso para que el animal se desplace resulta muy complicado establecer la diferencia ya que durante la natación la propulsión es mediante:

- la acción de los pies (y de otros elementos anatómicos) sin dependencia o interacción con el fondo (propulsión) o
- la acción de los pies sin dependencia pero con interacción con el fondo (roce con la punta de los dedos, sin apoyo de la suela del pie...).

Esto no tiene relación con que los icnopoyetas floten más o menos o incluso estén totalmente sumergidos.

En principio, la diferencia entre vadear y caminar por el fondo parece simple si se establece entre animales que apoyan la suela del pie pero no están totalmente sumergidos (vadear) y animales que la apoyan estando totalmente sumergidos (caminar por el fondo).

La separación es tan sutil entre las formas de desplazamiento y entre las icnitas generadas por los tetrápodos dentro del agua que consideramos huellas subacuáticas a todos los modelos posibles que se producen desde que se detecta en las huellas que el vertebrado hace menos presión sobre el suelo debido a que está dentro del agua. El desplazamiento de un icnopoyeta en una lámina de agua capaz de restarle peso del cuerpo se ha dividido en: caminar por el fondo, vadear y nadar. En los tres tipos de desplazamiento, la presión de los pies del icnopoyeta sobre la superficie de marcha cambia y es diferente a la del mismo animal cuando camina por tierra firme.

Los icnopoyetas tetrápodos disponen de dos formas diferentes de desplazamiento: una similar a la del desplazamiento andando sobre tierra firme (braceo alternativo y amblar) y otra nadando (braceo alternativo o en fase y movimiento ondulatorio del cuerpo y de la cola). El movimiento de las extremidades (los pies) lo podemos considerar similar al de la marcha (Thulborn y Wade, 1989) porque consta de la fase de propulsión (fases T y W) y fase de retracción (Fase K).

Los límites entre las posibilidades son totalmente ambiguos y el número de huellas que se pueden asociar en la secuencia dejada por un individuo en un yacimiento es en muchas ocasiones imposible de conocer (individuos

que interfieren, secuencias irregulares). A esto hay que sumar que el número de formas en que pueden combinarse es infinito.

Bajo nuestro punto de vista, la caracterización de icnogéneros subacuáticos de vertebrados es también compleja. Hay icnogéneros definidos por los caracteres de las marcas de los autopodios (*Characichnos* White y Romano 2001) mientras que otros lo están por la combinación de los caracteres de las huellas de los autópodos y de las rastrilladas que dejan (*Hachterichnus* Foster y Lockley 1997).

La natación además responde a dos tipos de mecánica diferente: activa, si el animal (extremidades u otras partes del cuerpo) proporciona el impulso, o pasiva, si el animal se mueve arrastrado por la corriente que a veces queda reflejada en las rastrilladas. Esta consideración nos lleva a introducir el papel de que el movimiento se produzca en agua estancada o en agua corriente. También hay secuencias impresas que indican que el desplazamiento es mixto si hay partes del cuerpo activas y otras que no lo son (por ejemplo: cuerpo, cola y extremidades).

La profundidad a la que introduce sus pies que dependerá de dos factores: la presión que ejercen los autópodos o sus partes, y la viscosidad del sustrato. En tierra firme la presión ejercida por los autopodios será igual en cada apoyo, mientras que en el desplazamiento subacuático la presión varía con la profundidad del agua.

Finalmente, un aspecto que influye en la forma de las huellas es la posición en que el pie se coloca sobre el suelo:

- i) con la suela totalmente apoyada y paralela a la superficie de marcha
- ii) con parte de la suela levantada y con los dedos apoyados en el suelo. Este apoyo puede ser con el eje de los dedos paralelos a la superficie de marcha, inclinados o perpendiculares.
- iii) con el anverso o el reverso de los dedos o de las uñas

Ante este cúmulo de variables, las clasificaciones icnotaxonómicas de las huellas subacuáticas presentan una dificultad añadida. Por tal razón, en este trabajo solo se enumeran las estructuras de las huellas subacuáticas de La Rioja y se explica cómo y porqué se formaron, así como su relación con las formas anatómicas de las extremidades de los posibles autores.

4. ICNOLOGÍA

4.1. Afloramientos ya conocidos en las rocas carbonatadas de La Cella (LACA, LACB, LACC)

4.1.1. LACA y LACC

Estos afloramientos mantienen el mismo número de huellas que se citan en el trabajo de Casanovas et al. (1995) y se sigue manteniendo la descripción hecha en esa publicación.

4.1.2. LACB

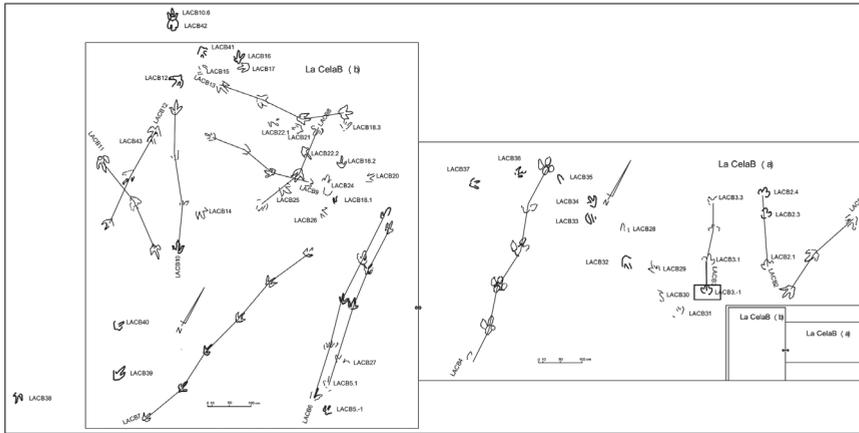


Figura 4. Yacimiento de LACB que incluye las huellas descubiertas en este trabajo.

En Casanovas et al. (1995) se contabilizaron en el afloramiento de La Cella B (LACB) 66 huellas, 45 de las cuales formaban parte de 12 rastrilladas, 2 huellas en un par y 17 huellas aisladas. Según los datos del trabajo había:

- 50 icnitas terópodos de las cuales 38 estaban asociadas en 10 rastrilladas y 7 eran huellas aisladas;
- 11 icnitas ornitópodas, 2 en un par y 9 en 2 rastrilladas,
- 10 huellas no identificadas.

Los añadidos y modificaciones que se han hecho en LACB (Figura 4) se indican a continuación (Tabla 1):

Tabla 1. Modificaciones de LACB respecto al trabajo de Casanovas et al. (1995).

Huellas nuevas	
En rastrilladas LACB2.3, LACB3.-1, LACB5.-1, LACB10.6, LACB12.-1, LACB18.1	
Aisladas: LACB32, LACB33, LACB34, LACB35, LACB36, LACB37, LACB38, LACB39, LACB40, LACB41, LACB42.	
La huella LACB43 estaba cartografiada pero no contabilizada.	
Huellas que pasan a formar parte de rastrilladas	
<u>Nombre antiguo</u>	<u>Asignación actual</u>
LACB27	LACB5.2
LACB19.-1, LACB19, LACB18	LACB18.1, LACB18.2, LACB18.3
LACB22, LACB23	LACB22.1, LACB22.2
LACB2.1, LACB2.2, LACB2.3	LACB2.-1, ----, LACB2.3, LACB2.4
LACB22, LACB23	LACB22.2, LACB22.1

- en ciertas rastrilladas se han añadido las siguientes huellas nuevas (LACB2.3, LACB3.-1, LACB5.-1, LACB10.6, LACB12.-1, LACB18.1);

- se han incorporado las huellas aisladas (LACB32, LACB33, LACB34, LACB35, LACB36, LACB37, LACB38, LACB39, LACB40, LACB41, LACB42) y se ha siglado una huella ya cartografiada pero no contabilizada (LACB43);
- la huella LACB27 pasa a LACB5.2 formando parte de la rastrillada LACB5;
- las huellas LACB18, LACB19 y LACB19.-1 forman una nueva rastrillada (LACB18);
- LACB22 y LACB23 pasan a formar un par de huellas;
- el par LACB2 pasa a ser una rastrillada incompleta con tres huellas (LACB2.1, ---, LACB2.3 y LACB2.4).
- cambian de nombre LACB18 (a LACB18.3), LACB19 (a LACB18.2), LACB27 (a LACB5.2), LACB22 (a LACB22.2), LACB23 (a LACB22.1).

El número actual de huellas ha aumentado y ahora se contabilizan 84 huellas en LACB. Los datos métricos y angulares de las nuevas huellas aisladas y de las rastrilladas y pares de huellas que se han modificado, se detallan en las tablas 1 y 2.

Tabla 2. Datos morfométricos (expresados en cm y en grados sexagesimales) de las icnitas de los afloramientos de La Cela (Muro en Cameros), de su velocidad de desplazamiento y de sus relaciones

Huella	I	a	P	z	Ar	Lr	Tipo	$\Pi^{\wedge}III$ $\wedge IV$	O	Ap	h	z/h	z/l	v ₁	v ₂	(I-a) /a	Ar/a
LACG12	26						t				128						
LACG11							t										
LACG10							ni										
LACG9							t										
LACG8	25	22					t	12-44			121					0.14	
LACG7	29	20					t				141					0.45	
LACG6							t										
LACG5							o										
LACG4							ni										
LACG3.2	31	22	95				t	27-25			155					0.41	
LACG3.1	26	24					t	7-42			128					0.08	
LACG2.2	41	32	103				t	32-39			202					0.28	
LACG2.1	22	27					t	24-58			91					-0.18	
LACG1.6m	14	22					s									-0.22	
LACG1.6p							s										
LACG1.5m	12						s										
LACG1.5p			99				s										

LACG1.3m							s										

NUEVAS OBSERVACIONES (PISADAS Y MARCAS DE NATACIÓN DE DINOSAURIOS)
EN EL YACIMIENTO DE LA CELA (MURO EN CAMEROS, LA RIOJA, ESPAÑA)

Huella	l	a	P	z	Ar	Lr	Tipo	II [^] III [^] IV [^]	O	Ap	h	z/h	z/l	v ₁	v ₂	(l-a) /a	Ar/a
LACG1.3p			103				s										
LACG1.2m	10						s										
LACG1.2p	35	33	94	183	19	70	s		0	136						0.06	0.6
LACG1.1m	15	20					s									-0,25	
LACG1.1p	36	32					s									0.06	
LACF19	28	23					t	12--43			141					0.22	
LACF18.2							t	23--29									
LACF18.1							t										
LACF17	26	19					t	23--32			132					0.37	
LACF16							ni										
LACF15							ni										
LACF14							ni										
LACF13	24	32					t	12--35			111					-0.25	
LACF12							t	0--									
LACF11	35	30					t	22--35			174					0.17	
LACF10	21	27					t				96					0.22	
LACF9	26	24					t	33--38			132					0.08	
LACF8.4							t										
LACF(9)8.3	27		48	97	7	35	t	12--	0	145	137	0.7	3.6	1.8	2.3		
LACF8.2			54	118	4	30	t	21--29	-8	165		0.9	4.4	2.7	2.8		
LACF8.1			65				t										
LACF7.3							t	27--22									
LACF7.2			72	152	0.5	19?	t		0	178		1.5	7.0	6.3	4.4		0.03
LACF7.1	24	19	80				t	12--48			111					0.26	
LACF6	31	27					t	---39			155					0.15	
LACF5	30	32					o	30--37			185					-0.06	
LACF4	26	24					t	22--57			132					0.08	
LACF3							acanala- dura										
LACF2.2	27						t	17-29			137						
LACF2.1	30	23					t	21--			151					0.30	
LACF1	24	24					t	26-50			111					0	
LACE29	27	23					t	29-44			137					0.17	
LACE28	27	20					t	0--21			137					0.35	
LACE7.2		22					t	26-31									
LACE7.1	30	30	129				t	29-39			151					0	
LACE6	21						ni				96						

Huella	I	a	P	z	Ar	Lr	Tipo	II [^] III ^IV	O	Ap	h	z/h	z/l	v ₁	v ₂	(I-a) /a	Ar/a
LACE5	31	22					t	11--25			155					0.4	
LACE4	33	30					t	31--47			165					0.4	
LACE3							ni									0.1	
LACE2.2							ni										
LACE2.1			58				ni										
LACE1.2	21	27					t	15--36			96					-0.2	
LACE1.1		23	80				t	13----									
LACB43																	
LACB42	27	25					o				165					0.08	
LACB41							o										
LACB40	27	23					t				132					0.17	
LACB39	39	29					t	0----48			192					0.34	
LACB38	26	23					t	22--30			127					0.11	
LACB37	26						t	20--41			127						
LACB36	27	23					t	18--33			132					0.17	
LACB35							¿?										
LACB34	28	26					t	38--31			137					0.08	
LACB33							¿?										
LACB32							¿?										
LACB31							ni										
LACB30							ni										
LACB29							t										
LACB28							ni										
LACB27							ni										
LACB26							ni										
LACB25		34					t										
LACB24							ni										
LACB23		26					ni	----45									
LACB22.2	35	22	108				LACB23t	13--58			173					0.59	
LACB22.1							LACB22t	----37									
LACB21																	
LACB20																	
LACB18.3							LACB18t	----31									
LACB(19)18.2	28	21	88	175			LACB19t	26--51	2	180	137	1.2	6	5	4.2	0.33	
LACB18.1			87				t	18--									
LACB17	26	21					t	22-21									
LACB16							t										

NUEVAS OBSERVACIONES (PISADAS Y MARCAS DE NATACIÓN DE DINOSAURIOS)
EN EL YACIMIENTO DE LA CELA (MURO EN CAMEROS, LA RIOJA, ESPAÑA)

Huella	l	a	P	z	Ar	Lr	Tipo	$\frac{II^{III}}{IV}$	O	Ap	h	z/h	z/l	v ₁	v ₂	$\frac{(l-a)}{a}$	Ar/a
LACB15							ni										
LACB14							t										
LACB13.4		31					t	----28									
LACB13.3	32	27	97	190	14	55	t	8---34	-1	147	164	1.1	5.9	4.6	4.2	0.18	
LACB1 3.2		16	102	201	4	27	t	18-56	-10	176		1.2	6.3	5.1	4.4		
LACB13.1		31	100				t	18-42									
LACB12.3		30	120				t	27----									
LACB12.2	39	28	116	239	1		t	22--43	14	176	192	1.2	6	5.6	4.8	0.39	0.03
LACB12.1			130	235	3		t	19--47	-7	174		1.2	6	5.5	4.7		
LACB12.-1		34					t	16--51									
LACB11.3	37	26					t	16—28			185		5.2			0.42	
LACB11.2		29	122	239	7	41	t			166		1.2		5.7	4.6		0.24
LACB11.1	40	32	119				t	12----			198		4.8			0.25	
LACB10.6	29	24					t	13--27			141					0.21	
-----				215			t					1.3	6				
LACB10.4	34	31	104				t	10--41			170					0.1	
LACB10.3			119	219	4		t			172		1.3	6.2				
LACB10.2			102	225	6		t	----40	-2	168		1.3	6.5				
LACB10.1	31	27					t	21---			155					0.15	
LACB9.4	27						t	----33			142						
LACB9.3			82	161	6		t			162		1.1		6.7	5.1		
LACB9.2		35	80	162	9		t	0---45	9	156		1.1		4.2	3.8		0.26
LACB9.1			97				t										
LACB8.3							t										
LACB8.2	27	31	109	215	15	61	t	19—42	14	154	142	1.3	8.0	6.7	5.1	0.19	0.48
LACB8.1		29	110				t	0---45									
LACB7.6							t										
LACB7.5	29	26	108	200	5		t	7---23	0	170	142	1.7		7.9	5.4	0.11	0.19
LACB7.4		24	112	215	0		t	10--35	-2	180		1.7		7.6	5.3		0
LACB7.3			102	206	0	26	t	0--17	-6	180		1.6		7.0	5.1		0
LACB7.2			102	210	9	40	t			160		1.6		7.3	5.2	0.09	0.37
LACB7.1	24	22	111				t	17--40			115						
LACB6.5							t										
LACB6.4		31					t	16----			159	1.4		6.2	4.9		
LACB6.3		27	112	222	7		t	32--28	6	167		1.4		6.3	5.0		0.26
LACB6.2			111	224	4		t			175							
LACB6.1			112				t										

Huella	I	a	P	z	Ar	Lr	Tipo	II [^] III ^IV	O	Ap	h	z/h	z/l	v ₁	v ₂	(I-a) /a	Ar/a
LACB5.5	32	20					t	0---			160					0.6	
LACB5.4	27	21	106	192	2		t	0---40	2	176	132	1.2	7.7	5.5	4.3	0.29	0.1
LACB5.3	29	25	86				t	18---			141					0.16	
-----				190			t					1.2	7.6	5.4	4.3		
LACB5.1							t										
LACB5.-1	23		61				t				106					-0.17	
LACB4.6	42	41					o				276					0.02	
LACB4.5			100	197	6		o			165		0.7	4.7	2.7	3.3		
LACB4.4		41	100	195	10		o			159		0.7	4.5	2.6	3.3		0,24
LACB4.3		37	100	197	9	52	o			159		0.7	4.7	2.7	3.3		9.24
LACB4.2			100		7		o		0	165							
LACB4.1			100				o										
LACB3.3							o										
LACB 3.2		29	62	137	4	34	o		14	165		0.7	6.5	4.6	3.8		0.33
LACB3.1		29	75	139	4	31	o	11--15		167		0.7	6.6	4.7	3.8		0.33
LACB3.-1	21	26	66				o			103							-0.19
LACB(2)2.4	20?	24					o			91							
LACB2.3	24		47				o			111							
-----				119								1.1	5.4	3.7	3.3		
LACB2.1		27					o										
LACB1.3		35					t	20—34									
LACB1.2		32	96	216	6	47	t	-----34	6	165							
LACB1.1		35	122				t	21--41									

4.2. Nuevos afloramientos LACE, LACF y LACG

4.2.1. LACE

El afloramiento de LACE (Figura 5), adyacente a LACC, se caracteriza por sus marcas de natación. Consta de huellas tridáctilas poco profundas, y de marcas subacuáticas. Se describen individualmente las huellas porque es el único encontrado hasta ahora en La Rioja con caracteres que se citan y se muestran en la descripción original de *Characichnos* Whyte y Romano 2001. Las huellas tridáctilas, en pares y aisladas, se han identificado con las siglas LACE1 a LACE7 (excepto el par LACE2), LACE28 y LACE29. Las huellas no identificadas, además del par LACE2, son algunas marcas cuya línea de contorno no se reconoce en ningún icnotipo tetrápodo (LACE17) y dos icnitas (LACE11 y LACE22) formadas por estrías o acanaladuras muy diferentes de tamaño y de anchura las demás, y que no tienen caracteres para poderlas identificar. En un lateral al Este del yacimiento se encuentra un grupo de

huellas que también se consideran en este estudio (tridáctilas [LACE28 y LACE29] y de dos acanaladuras [LACE30 y LACE31]).

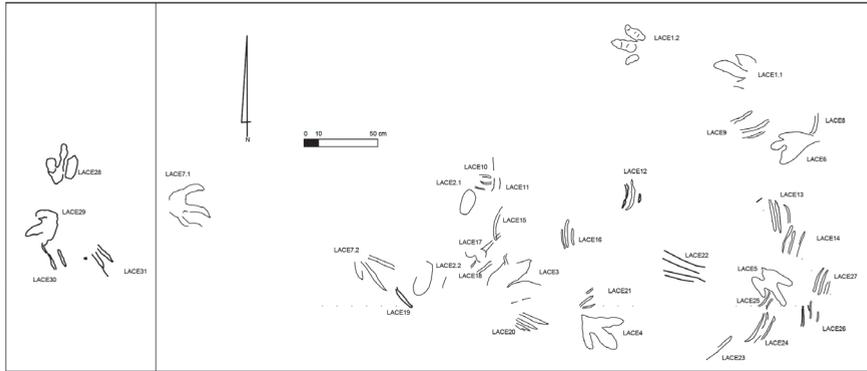


Figura 5. Yacimiento de LACE.

LACE1. Par de huellas (LACE1.1 y LACE1.2) tridáctilas, con dedos relativamente anchos, pero perfectamente separados y de terminación acuminada. LACE1.2 es la mejor conservada porque tiene marcas de almohadillas dactilares, aunque no conserva impresión del talón. Está bien señalada la asimetría angular (14° - 36°). Son huellas terópoda. La longitud de paso es de 80 cm.

LACE2. Son dos marcas más largas que anchas, como rectángulos de vértices redondeados, sin ningún otro carácter morfológico distinguible. Están separadas por 61 cm, que en el caso de pertenecer a una rastrillada se podría considerar como la distancia de paso. No son asociables a ningún icnotaxón y las consideramos como icnitas no identificadas.

LACE3. Huella posiblemente tridáctila de la que solo se conserva la marca completa de un dedo externo y parte de la marca del dedo central. Los dedos son anchos, pero relativamente largos y separados, con terminación acuminada. La pisada no está asociada con ninguna otra. Probablemente es una icnita terópoda.

LACE4. Huella tridáctila aislada más larga (33 cm) que ancha (30 cm) con dedos separados, pero de anchura diferente. La asimetría angular 31° - 47° sería propia de pie izquierdo, pero la posición de los dedos no es discriminante. Aunque la línea límite en el ápice de los dedos es redondeada, es posible que los dedos tuvieran uñas afiladas. Consideramos que no hay caracteres morfológicos suficientes para clasificar esta icnita.

LACE5. Huella tridáctila aislada más larga (31 cm) que ancha (22 cm) con dedos relativamente fuertes y separados y talón bilobulado. Es posible que queden indicios de marcas de almohadillas, pero no se conservan bien porque se han desprendido fragmentos de roca. El dedo II tiene marca de uña afilada. La asimetría de posición y angular de los dedos indica que es huella de pie izquierdo. $\text{II}^{\wedge}\text{III}^{\wedge}\text{IV} = 11^{\circ}, 25^{\circ}$. Es una pisada estrecha ($(\text{I}-\text{a})/\text{a} =$

0,4) asimétrica respecto a la posición de los dedos (la prolongación de los dedos IV y III que forman una “uve” que forma el talón mientras que el dedo II está separado de los anteriores) y respecto a los ángulos interdigitales ($II\wedge III < III\wedge IV$). Es una huella terópoda.

LACE6. Huella tridáctila de 21 cm de larga. La anchura no se puede medir porque la línea límite es una fractura en parte de su recorrido. Los dedos no están bien definidos y tienen terminación redondeada. Al estar deformada y ser una huella aislada, no hay criterios para asignarla a ningún icnotaxón.

LACE7.1. Huella tridáctila, tan larga como ancha (30 cm) posiblemente debido a su deformación, dedos relativamente largos y separados, de terminación acuminada (Figura 6). La marca acuminada de las uñas es patente. La línea límite indica talón bilobulado, que en la imagen en 3D se muestra como una escotadura muy fuerte que indica la asimetría de posición de los dedos II y IV, Ángulo $II\wedge III$ (29°) menor que el $III\wedge IV$ (39°).

Las paredes laterales de los dedos III y IV están abombadas hacia el interior probablemente por caída gravitatoria. Es posible que el pie al penetrar en el barro durante la fase T se haya desplazado hacia adelante.

LACE7.2. Icnita tridáctila con marcas de dedos aparentemente rectilíneas. La longitud no se puede medir, y la anchura es de 22 cm. Los ángulos interdigitales son de 26° y 31° con lo que el ángulo $II\wedge IV$ es de 57° . A lo largo de las marcas de los dedos hay estrías rectas y paralelas a sus líneas de contorno. No se aprecian marcas de talón ni de almohadillas. Cabe la posibilidad de que sea la huella central de una rastrillada que comienza en LACE7.1 (pisada tridáctila bien marcada) y termina en LACE22 (solo marcas de tres uñas).

LACE8. Es una acanaladura aislada que termina en la huella tridáctila LACE6.

LACE9. Dos marcas paralelas, con la concavidad hacia el norte. La marca del sur se puede considerar una acanaladura durante parte del recorrido oeste y estría durante la parte este. Es posible (ver curvas de nivel [Figura 6]) que la parte más profunda sea la occidental.



Figura 6. LACE7.1. Imagen con colores de diferente altura y curvas de nivel, fotografía de la huella, línea de contorno.

LACE10. Tres estrías cortas y paralelas casi perpendiculares a la icnita siguiente. La marca del sur tiene estría de base durante todo su trazado.

LACE11. Es una acanaladura amplia, ligeramente curvada dividida en dos sectores. Tiene estrías poco marcadas paralelas a los bordes de la estructura. No se observan en ambas marcas estructuras de sentido de desplazamiento de las uñas.

LACE12. Tres acanaladuras paralelas de las cuales la menor es la situada al este. Son marcas curvas cuya concavidad apunta hacia el oeste. No hay indicios del sentido de desplazamiento de las uñas. La parte central de las dos marcas más largas está modificada por una estructura más moderna que no sabemos identificar.

LACE13. Tres marcas paralelas, las dos del oeste más largas, anchas y profundas que la del este, de trazado no rectilíneo y su concavidad hacia la parte oeste de las trazas. La marca central tiene estría de base. La parte norte es la más profunda de las dos marcas largas. Hay estructuras de acumulación de barro en el extremo sur de estas dos marcas. El sentido de movimiento de las uñas sería hacia el sur y el del desplazamiento del icnopoyeta hacia el norte.

LACE14. Tres marcas paralelas, dos bien marcadas como dos acanaladuras en su parte norte que se convierten en dos estrías en su extremo opuesto (la parte más profunda es la del norte) y una al este de las anteriores, muy poco marcada. Su trazado es tan levemente curvo que casi no se aprecia y cuya concavidad está en la parte este. Es posible que el movimiento de arrastre de las uñas fuera hacia el sur.

LACE15. Acanaladura curva, aislada, en la que no se distingue sentido de movimiento.

LACE16. Tres acanaladuras paralelas y ligeramente curvadas con estrías de fondo. La más larga es la central que sobresale de las laterales en su parte norte. Las tres no pasan de la misma línea, aproximadamente perpendicular a las acanaladuras, en lo que debe ser la parte final de su recorrido. Si esto es así, el avance del icnopoyeta es hacia el norte y las uñas que la producen son las del pie izquierdo por la concavidad de su trazado. La forma sinuosa de la estría de fondo del dedo III es posible que sea debida a barro caído al interior de la marca del dedo IV.

LACE17. Hay dos estructuras redondeadas, probablemente orgánicas posteriores a las acanaladuras, una de las cuales se pone sobre la acanaladura más larga.

LACE18. Dos acanaladuras levemente oblicuas a las roturas del sector del afloramiento. Parecen tener una estría de fondo, pero esa posible estría coincide con las líneas de rotura. No se ve sentido de movimiento.

LACE19. Una acanaladura aparentemente aislada, pero está en el mismo borde del afloramiento, al lado de derrubios que quizá oculten alguna otra paralela. No hay marcas de movimiento.

LACE20. Tres acanaladuras levemente torcidas o sinuosas. La acanaladura central tiene el barro desplazado en la extremidad que apunta al NW. La acanaladura colocada más al norte tiene el fondo relativamente plano, mientras que en las otras dos se distingue una estría de fondo. El desplazamiento del animal sería hacia el SE.

LACE21. Tres acanaladuras muy cortas e irregulares. Sin estrías ni barro desplazado.

LACE22. Dos bandas relativamente anchas (3-5 cm) sin continuidad lateral. No tenemos criterio para saber cuál ha sido su causa, pero son similares a marcas de arrastre, probablemente debidas a un objeto o un cuerpo flotante, sin poder especificar más por ahora. Tampoco vemos relación con otra estructura del afloramiento.

LACE23. Parte de una acanaladura acompañada de otra paralela y rota por meteorización y erosión actual de la roca. No se deduce sentido de desplazamiento, pero se supone que forma parte de un grupo de tres acanaladuras paralelas.

LACE24. Tres acanaladuras, parte de cuyo recorrido es muy estrecho, y cóncavas hacia el oeste. El sentido de desplazamiento de las uñas, según la posición del barro desplazado (uña más externa - oriental) es hacia el norte. Por la forma de la concavidad, se supone que el cuerpo está al oeste de la pisada, su avance es hacia el sur y, por lo tanto, sería huella de pie izquierdo (Figura 5).

LACE25. Dos estrías que interfieren con una pisada tridáctila. La dirección de las estrías coincide o cambia muy poco con la dirección de numerosas fracturas pequeñas (Figura 7), lo cual complica en ocasiones la identificación de unas y otras.



Figura 7. Izquierda, fotografía del yacimiento en la que se distinguen varios sistemas de fractura. Centro, se señala uno de los sistemas de fractura con alineamientos de longitud y disposición parecida a la distribución de ciertas marcas de natación. Derecha, dibujo del sistema destacado en la imagen central.

LACE26. Tres estrías de arrastre paralelas, poco profundas, más estrechas y más cortas que las anteriores. No se deduce sentido de movimiento de las uñas.

LACE27. Tres acanaladuras de arrastre paralelas, con incisión en la base, asimétricas cuya dirección de alargamiento es N14E. La parte más baja no está en el centro de la acanaladura sino algo desplazada hacia el este. Las paredes laterales oeste de la acanaladura se inclinan menos que la pared este, que es donde se acumula el barro empujado. El sentido de desplazamiento de las uñas que trazan las acanaladuras es hacia el sur, con lo que el icnopoeta nadaba hacia el norte.

LACE28. Huella tridáctila, más larga (27 cm) que ancha (20 cm), con dedos separados en alguno de los cuales se reconoce su terminación acuminada. Pie asimétrico tanto angular ($II^{\wedge}III < III^{\wedge}IV$) como por la posición de la parte proximal de los dedos, con el dedo II muy adelantado respecto al talón, el cual está en continuación con el dedo IV. Escotadura muy marcada en la unión del dedo II con el resto del pie. Es una huella terópoda típica.

LACE29. No clasificable debido a los caracteres que muestra. La anchura de la pisada es relativamente grande y los dedos son anchos y es difícil saber si tiene más de una almohadilla por dedo y si el ápice de los mismos es acuminado.

LACE30. Consta de dos acanaladuras paralelas, una de las cuales se prolonga en una estría fina. La terminación de las acanaladuras no se cierra en uno de sus extremos. Sus caracteres son similares a las del resto del afloramiento.

LACE31. Dos acanaladuras paralelas y cerradas. Una de ellas consta de dos sectores separados por un espacio sin marca. Sus caracteres son similares a los del resto de las acanaladuras del afloramiento.

4.2.2. LACF

En el afloramiento de LACF (Figura 8) hemos descrito 26 huellas terópodas (Tabla 2). En el espacio situado al oeste del yacimiento hemos encontrado cuatro huellas terópodas aisladas, muy separadas unas de otras. Es normal en este paraje, y en muchos otros lugares de La Rioja, encontrar afloramientos del orden de unos decímetros cuadrados con una o dos huellas que desistimos de estudiar a no ser que sean especialmente particulares.

Las huellas se encuentran formando: rastrilladas LACF7, LACF8 (tres y cuatro huellas respectivamente); pares de huellas (LACF2, LACF18) e icnitas aisladas. Muchas de las huellas tienen la línea de contorno incompleta, aunque en alguna de ellas se reconoce su diseño terópodo: LACF11 con asimetría dactilar, y marcas de algunas almohadillas y escotadura o talón bilobulado; LACF18, LACF19 con escotadura en la unión del dedo II. LACF5 tiene sin embargo caracteres ornitópodos.

LACF3 son dos acanaladuras que se incluyen entre las huellas subacuáticas, y, finalmente, LACF15 y LACF16 que interfieren entre ellas y las consideramos “no identificadas”.

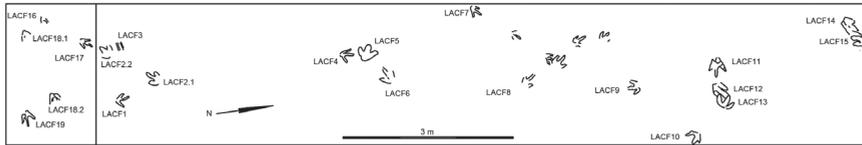


Figura 8. Yacimiento de LACF.

4.2.3. LACG

Finalmente, el yacimiento de LACG (Figura 9; Tabla 2) contiene una rastrillada saurópoda y once huellas terópoda, cuatro de las cuales forman dos pares de huellas (LACG2 y LACG3).



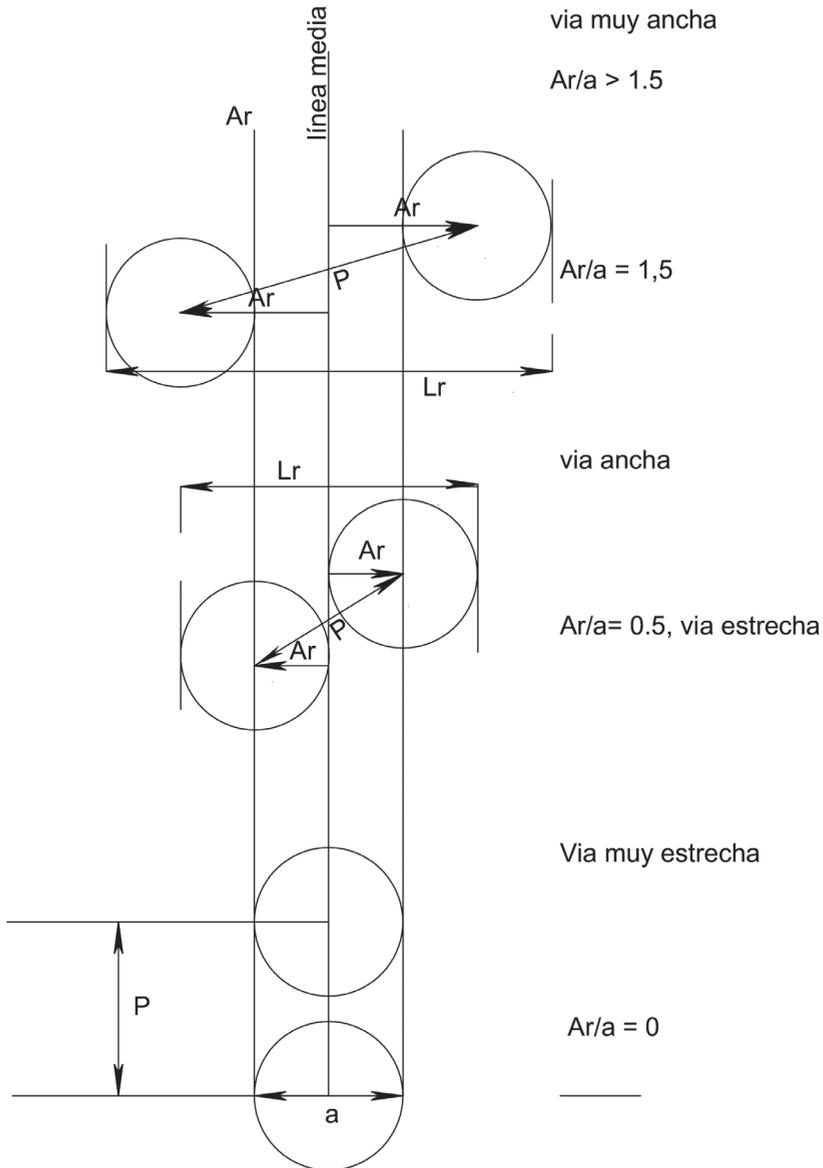
Figura 9. Yacimiento de LACG. La flecha indica el Norte.

Mientras que algunas icnitas tridáctilas se asocian sin problemas con huellas terópoda (LACG2, LACG3, LACG7, LACG8), otras no tienen caracteres icnotaxonómicos suficientemente discriminativos para asignarlas a icnitas terópoda u ornitópoda, probablemente debido a la erosión actual de la superficie de marcha. LACG5 pudiera ser ornitópoda.

Las huellas saurópoda se caracterizan por la asociación de marcas de mano y pie pentadáctilos y por la forma particular de las líneas de contorno. En los afloramientos de LAC no se distinguen los dedos de los autopodios, por lo que la identificación se basa en las líneas de contorno y en la posición relativa de las pisadas en las rastrilladas. En la descripción y clasificación en morfotipos de las huellas saurópoda, se emplean los siguientes caracteres icnotaxonómicos (cf. Boutakiout et al., 2020):

- caracteres biomórficos relacionados con la forma de las huellas de la mano y con las huellas del pie (cf. Castanera et al., 2018).
- caracteres morfométricos que cuantifican la diferencia de superficie entre las huellas de las manos y las de los pies (Lockley et al., 1994).
- caracteres métricos que cuantifican la posición de los ejes de las manos y de los pies (ángulo entre ellos) y entre las huellas y la línea media de las rastrilladas (orientación de los ejes de las manos y de los pies) (Boutakiout et al., 2020).

- caracteres métricos relacionados con la anchura de las rastrilladas (Farlow, 1992; Lockley et al., 1994) determinada numéricamente (Figura 10) por la relación entre la amplitud de rastrillada del pie y la anchura de la huella del pie (Casanovas et al., 1989; Pérez-Lorente, 2001a).



Basado en Masrou et al. (2020)

Figura 10. Determinación numérica de la anchura de las rastrilladas mediante la relación entre la amplitud de rastrillada y la anchura de la pisada.

4.3. Icnitas terópodos

Se han identificado como terópodos las huellas que tienen marcados alguno de los caracteres identificativos siguientes (Romero Molina et al., 2003; Masrour et al., 2023):

i) dedos separados y relativamente largos.

ii) terminación acuminada de los dedos.

iii) asimetría de los dedos (Figura 11: LACB7.1, LACB7.5, LACB10.6, LACE1.2, LACG8; Figura 6, LACE7.1) tanto en su posición (marca del dedo IV que se prolonga hasta el talón y dedo II adelantado) como en el ángulo interdigital ($II^{\wedge}III < III^{\wedge}IV$).

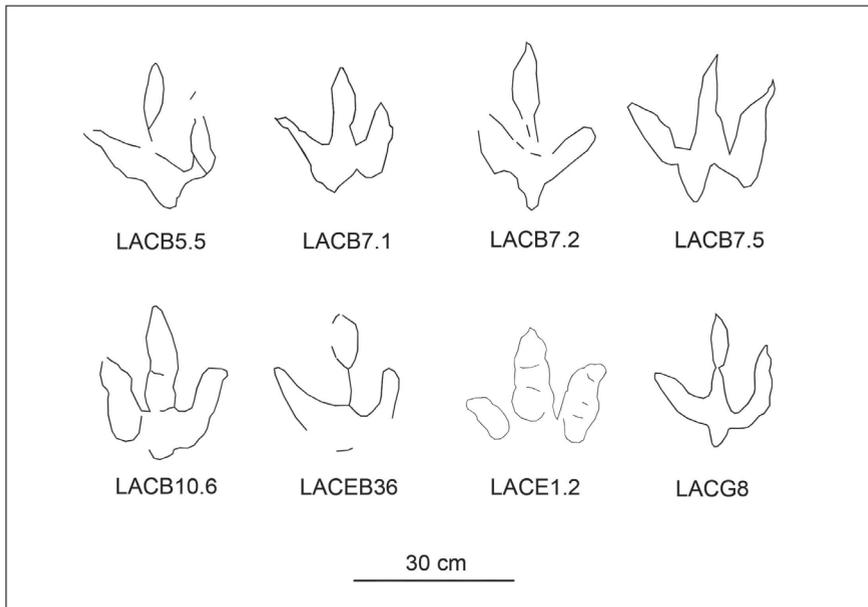


Figura 11. Algunas icnitas terópodos representativas.

El tamaño de las pisadas de LAC no se puede medir en todas ellas porque la línea de contorno no es continua. No obstante, todas las icnitas estarían entre 21 y 42 cm; son estrechas ($l-a/a$ entre 0 y 0,37) excepto en LACF14 que es más ancha que larga. Considerando que cada rastrillada, cada par de huellas y cada huella aislada representan a un icnopoyeta, los dinosaurios cuyo pié midiera 26 cm serían los más abundantes. Esto se corresponde con un dinosaurio de 128 cm de altura del acetábulo (Thulborn, 1990). La longitud de los dinosaurios según las fórmulas de Weems (2006), Xing et al. (2009) y Boutakiout et al. (2009) oscilaría entre 2,5 (los menores) y 7,3 metros (los mayores; la longitud de los más abundantes oscilaría entre 3,4 y 4,7 metros).

Entre los tres nuevos yacimientos sólo se distinguen dos rastrilladas, LACF7 y LACF8, cada una constituida por tres huellas, de las cuales en la segunda no se pueden tomar datos porque las pisadas son incompletas. En LACF7 los datos son de rastrillada muy estrecha ($Ar/a=0,03$; Ap muy próximo a 180° ; $z = 2P$).

Ya se ha dicho que las huellas de estos yacimientos son poco profundas (Figura 11), pero también muestran estructuras que indican que originalmente había tanto huellas superficiales (por ejemplo, con marcas de almohadillas, figura 11: LACB10.6, LACE1.2) como profundas en las que los pies llegaron a hundirse en el barro (ojales de salida de los dedos, figura 11: LACB5.5, LACB7.2, LACB36, LACG8). También se puede explicar que haya huellas someras si:

i) la erosión ha eliminado la superficie de marcha de manera que incluso falten sectores de las paredes de la huella; esto justificaría que haya muchas icnitas en las que no es continua la línea de contorno.

ii) si se hubiera rellenado parte del hueco por flujo tixotrópico de barro.

Cada una de las dos posibilidades, o la acción de ambas, justificarían también que haya icnitas en las que no es continua la línea de contorno.

Finalmente, añadir que no hemos encontrado relación entre huellas de marcha (en las que se marca la suela del pie o de sus dedos) y las de natación (acanaladuras y estrías). De todas las icnitas descritas, solo el par de huellas LACE7 pudiera estar relacionado con la huella LACE20 (Figura 5).

4.4. Icnitas ornitópodas

Se han considerado de este icnotipo las que tienen una almohadilla redondeada y relativamente grande en cada dedo y otra, también redondeada y aproximadamente del mismo tamaño en el talón (Romero Molina et al., 2003). La almohadilla que forma el talón no se puede considerar asociada a ninguno de los dedos. También se han considerado ornitópodas las huellas con dedos anchos, relativamente cortos y de terminación redondeada.

Excepto LACG5 y LACF5, cuyos caracteres son típicamente ornitópodos, el resto de las huellas ornitópodas se encuentran en el yacimiento LACB. En total hay 16 huellas ornitópodas de las cuales 13 se encuentran en tres rastrilladas (LACB2, LACB3 y LACB4).

Las de la rastrillada LACB4 (Figura 4) son las mayores, aproximadamente igual de anchas que de largas, y la única medida que hemos podido hacer da $I = 42$ cm. Por sus caracteres icnotaxonómicos LACB4 se asociaría con *Caririchnium* cf. Díaz Martínez et al. 2015.

4.5. Icnitas saurópodos

En este nuevo trabajo se ha encontrado una nueva rastrillada saurópoda, LACG1. La nueva rastrillada se ha comparado con las otras dos ya descri-

tas en La Cela: LACA1 y LACC1 (Figura 12, Tabla 3). En ninguna de las tres se distinguen marcas de dedos o de uñas ni en las improntas de las manos ni en las de los pies. La forma de las marcas de los pies sería alargada, de contornos redondeados e inscrita en un rectángulo.

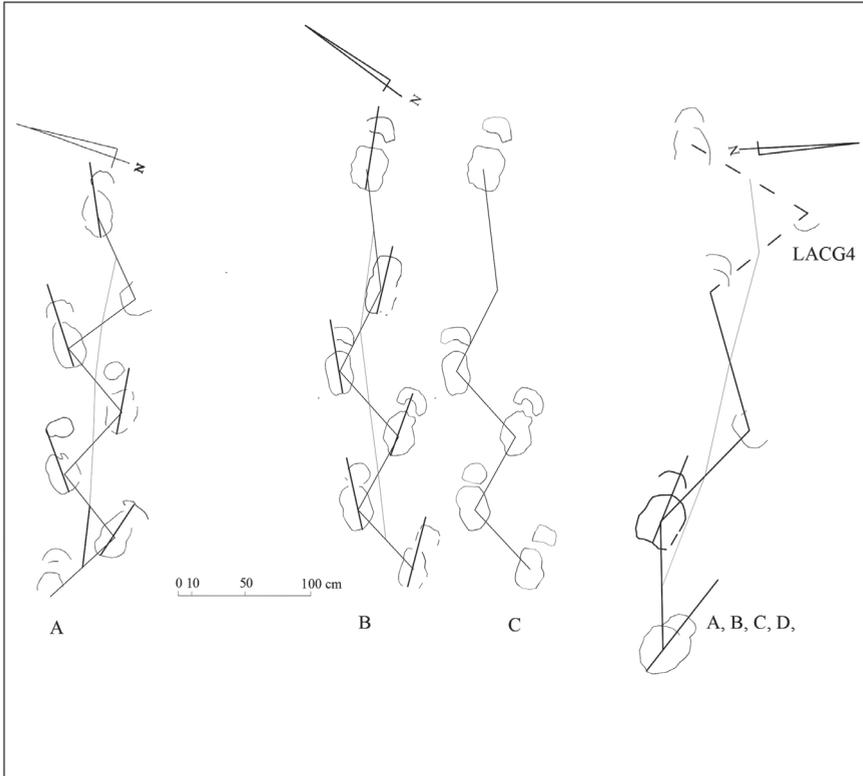


Figura 12. Las rastrilladas saurópodas de La Cella. A, LACA1; B, línea de contorno de las pisadas de LACC1; C, forma de los contornos cerrados para determinar el área de las huellas de las manos y los pies de LACC1 (Tabla 4); D, LACG1, la línea indica los pasos de los pies que incluye (línea a trazos) la posibilidad de que LACG4 perteneciera a esta rastrillada.

Tabla 3. Análisis morfométrico de la nueva rastrillada saurópoda LACG1, junto con las otras dos ya descritas en La Cella (LACA1 y LACC1).

	l	a	h= 4'11	h= 4a	h= 3'61	h= 5'51	h= 4.5861	h	z/h	v ₁	v ₂	z/l	Ar/a
LACG1.6p													
LACG1.5p													
LACG1.3p													

	l	a	h= 4'11	h= 4a	h= 3'6l	h= 5'5l	h= 4.586l	h	z/h	v₁	v₂	z/l	Ar/a
LACG1.2p	35	33	143	132	126	192	160			4.7	4.2	5.2	0.6
LACG1.1p	36	32	148	128	130	198	165					5.1	
media			146	130	128	196	162	152	1.2				0.6
LACA1.7p	35	22	143	88	126	192	160						
LACA1.6p													
LACA1.5p	35	24	143	96	126	192	160		0.7	1.9	2.4	2.9	0.9
LACA1.4p	34	25	139	100	122	187	156		0.7	1.7	2.3	2.8	0.8
LACA1.3p	31	26	127	104	112	170	142		0.7	1.7	2.3	3.1	0.8
LACA1.2p	37	24	152	96	133	203	170		0.7	1.7	2.2	2.5	0.8
LACA1.1p													
media			141	97	124	189	158	142					0.8
LACC1.7p	32	27	131	108	115	176	147						
LACC1.6p									0.7	1.7	2.2		
LACC1.5p		22											
LACC1.4p	34	22	139	88	122	187	156		0.8	2.1	2.5	3.1	0.9
LACC1.3p	34	25	139	100	122	187	156		0.7	1.9	2.4	2.9	0.8
LACC1.2p	34	24	139	96	122	187	156		0.8	2.1	2.5	3.1	0.5
LACC1.1p		21		84									
media			137	95	120	184	154	138					

LACA1 tiene manos con línea de contorno que va desde circular a arriñonada. Sus huellas son las menores de las tres rastrilladas.

LACC1 es la rastrillada saurópoda con las líneas de contorno más completas. Las manos tienen forma entre crescent (o de herradura de caballo) y circular. La heteropodia varía entre 1/2.5 y 1/3 (Tabla 4).

Tabla 4. Heteropodia de las huellas saurópodas de LACC1.

Huella	Área de la mano	Área del pie	índice
LACC1.6	265	927	1/3
LACC1.5			
LACC1.4	223	540	1/2.5
LACC1.3	244	598	1/2.5
LACC1.2	216	628	1/3
LACC1.1	198	509	1/2.5

LACG1 tiene líneas de contorno incompletas. No hay posibilidad de imaginar la forma de las marcas de las manos. Las huellas de los pies son las mayores de las tres rastrilladas, así como probablemente la que da los pasos más largos.

La posición relativa de la mano respecto al eje del pie (Boutakiout et al., 2020) es interior en la mayor parte de las pisadas: en todas las huellas de LACA1 (excepto en LACA1.2); en todas las huellas de LACC1 (excepto en LACC1.1). En LACG1 la posición de la mano en los dos pares relativamente completos (LACG1.1 y LACG1.2) es contradictoria.

Si consideramos que:

- i) la forma de la mano es arriñonada,
- ii) la huella de la mano suele estar separada de la del pie,
- iii) la forma de los pies es oval y alargada,
- iv) la orientación de las huellas de los pies es positiva y oscila entre 3 y 27°,
- v) la heteropodia es una fracción de denominador medio (Lockley et al., 1994),
- vi) la rastrillada es de vía ancha (Farlow, 1992; Lockley et al., 1994) y
- vii) las marcas de las manos son interiores respecto al eje longitudinal del pie,

serían huellas comparables con el Morfotipo III de Castanera et al. (2010) o se podría incluir con los morfotipos de la parte baja del Cretácico Inferior descritos por Castanera et al. (2018).

Hemos de aclarar que alguno de estos criterios es aleatorio, pero todavía se siguen usando en la identificación de este tipo de huellas, como por ejemplo la anchura de vía de la rastrillada (Bouchidche et al., 2017).

4.6. Marcas subacuáticas

Las marcas subacuáticas de LACE las asociamos a *Characichnos* Whyte y Romano 2001, dados los caracteres icnotaxonómicos encontrados.

El icnogénero se caracteriza según los autores citados porque está formado por de dos a cuatro crestas hipichniales (en los contramoldes) alargadas que pueden ser rectas, suavemente curvadas o ligeramente sinuosas. La terminación de las crestas (o de los surcos) puede ser recta o desviada. La rastrillada del holotipo consta de dos filas de huellas con los ejes longitudinales paralelos entre sí y paralelos u oblicuos a la línea media de la rastrillada.

Esta diagnosis se ha ido modificando debido a nuevos hallazgos de manera que han variado tanto el número de acanaladuras como la disposición de los conjuntos de huellas. Estas se pueden disponer en los yacimientos tanto ordenadas como en agrupaciones aparentemente caóticas. Las ras-

trilladas pueden ser rectas o curvas, la amplitud de rastrillada varía desde estrecha a muy ancha y las estrías y acanaladuras pueden ser paralelas a la línea media o formar ángulo con ella.

Las huellas de este tipo pueden hacerlas dinosaurios, cocodrilos, que- lonios e incluso anfibios (Lockley y Foster, 2006). Las de tres acanaladuras en su mayoría se deben a un zarpazo con el que los dinosaurios nadando, dejan marcadas en el fondo las uñas y las puntas de los dedos (Xing et al., 2020). Por el número de dedos no hay dificultad en asociar el conjunto de LACE a huellas de dinosaurios terópodos que se moverían gracias a impulsos activos de sus extremidades.

Según Castanera et al. (2010) las estrías y acanaladuras pueden estar producidas por las almohadillas falangianas distales o por las uñas.

La longitud de las marcas de cada icnita de LACE (Figuras 5 y 13) no suele ser igual, pero no hay pauta de repetición que indique a qué dedo debe corresponder la icnita mayor ni la menor. Es posible que en la mayoría de las huellas la mayor y más adelantada sea la del dedo central (que suponemos del dedo **III**) y la menor sea la marca lateral externa. Las acanaladuras no varían de anchura a lo largo de su trazado que se mantiene relativamente constante en toda su longitud, probablemente esto indique que los dedos no penetraban profundamente en el suelo. Tampoco son destacables las variaciones de profundidad (Figuras 13 y 14). En LACE hay un sistema de fracturas (Figura 7) similares a las acanaladuras y, o estrías de arrastre que podrían confundirse con ellas por su longitud y distribución.

Parte de las acanaladuras de LACE (Figura 5) se pueden asociar en grupos debido a su posición (concentradas) y a su orientación (en la misma línea). Según ese criterio habría dos secuencias distinguibles: una el par LACE16-LACE12; y otra serie que desde un extremo al otro estaría constituida por las icnitas LACE23, LACE24, LACE25, LACE26, LACE27, LACE14, LACE 13 y LACE8. En ambas secuencias las tres acanaladuras de cada huella están curvadas hacia el mismo lado, pero al menos en una parte de ellas de forma alternante. Hay huellas de la segunda secuencia que son compatibles con desplazamiento hacia el norte de manera que podríamos distinguir entre huellas derechas (LACE23, LACE24, LACE26 LACE27, LACE13 y LACE8) e izquierdas (¿LACE25?, LACE14). Utilizando el mismo criterio, LACE16 sería una huella izquierda y LACE12 derecha.

La separación entre las marcas de uñas de las huellas digitígradas es mayor que entre las marcas de arrastre de las uñas. Esto puede ser debido a que los dinosaurios tenían los dedos más juntos durante la fase de propulsión al nadar que durante las fases de la pisada. Es posible también que las huellas de natación fueran de dinosaurios más pequeños que no llegaban con los pies al fondo. Dado que el tamaño de las icnitas tridáctilas de este afloramiento es muy variable y a que no tenemos criterio para saber si en la propulsión juntaban o no los dedos, no podemos deducir el tamaño del pie de los icnopoyetas ni por lo tanto hacer cálculos sobre su tamaño. La coexistencia de huellas digitígradas y de uñadas en el mismo afloramiento



Figura 13. Sector oriental del afloramiento LACE que contiene una huella tridáctila (LACE5) y varias acanaladuras. Obsérvese la poca profundidad de las acanaladuras.

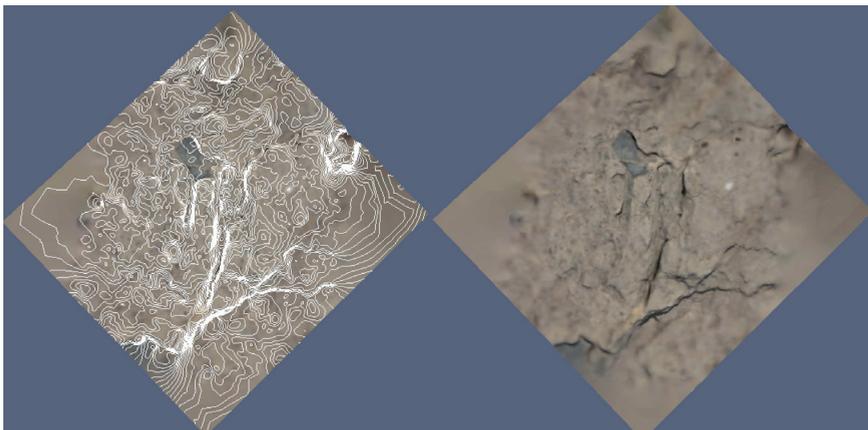


Figura 14. Izquierda, líneas de nivel de LACE14. Derecha, fotografía de la misma icnita. La topografía de las fracturas es indistinguible de las de natación.

puede deberse a que los dinosaurios que dejaron sus marcas tenían tamaño diferente o a que el nivel de agua varió entre el momento de paso de unos y otros.

5. MARCAS DE NATACIÓN DE LA RIOJA ASOCIADAS A DINOSAURIOS

Se ha realizado una tabla (Tabla 5) con los datos relativos a marcas de natación citadas hasta ahora en La Rioja, de la que detallamos las publicaciones hechas hasta el año 2023. Hasta 2023 solamente se conocían como “huellas de natación” de dinosaurios las marcas de los yacimientos de El Villar-Poyales y de La Virgen del Campo. En el año 2023 se publicó el yacimiento de Laguna de Cameros al que hay que añadir el que se describe en este trabajo.

Tabla 5. Trabajos publicados hasta 2023 donde se citan marcas de natación en La Rioja.

Referencia	Yacimiento	Publicación	Marcas
Casanovas et al. (1993)	EVP	<i>Zubia monográfico</i> , 5, 135-163	Rastrillada que pasa de caminar a nadar, uñadas aisladas.
Pérez-Lorente (1994)	LVC	<i>Estrato</i> 6 ,94-95	Gran profusión de señales de uñadas.
Pérez-Lorente (1995)	LVC	<i>Tierra y Tecnología</i> , 11, 29-22	Señales sin especificar de dinosaurios nadando.
Casanovas et al. (1996)	LVC	<i>Ciencias de la Tierra</i> , 19, 89-100	Marcas de una uña o de grupos de dos o tres marcas paralelas de uñas.
Pérez-Lorente (1996)	LVC	<i>Estrato</i> 7, 119-122	Marcas de una uña o de grupos de dos o tres marcas paralelas de uñas.
Casanovas et al. (1998)	EVP	<i>Zubia</i> , 16, 117-152	La Rastrillada L y EVP12 son la misma, normalización del siglado.
Blanco et al. (1999)	LVC	<i>Seminario de Paleontología de Zaragoza</i> . 4, 51-74	1-3 acanaladuras paralelas (marcas de uñas). Citan retroestrías.
Pérez-Lorente et al. (2001)	EVP// LVC	<i>Ciencias de La Tierra</i> . 24, 102 pp.	Rastrillada que pasa de caminar a nadar// uñadas de natación, 1-3 acanaladuras.
Pérez-Lorente (2001a)	EVP, LVC	Paleoicnología	Rastrillada EVP12 y uñadas (1-3 acanaladuras paralelas).
Pérez-Lorente (2001b)	LVC, EVP	Experiences geoconservation in La Rioja (Spain). IGME	EVP12, EVP aisladas, LVC.
Ezquerria et al. (2002)	4LVC	Resúmenes congreso 2002 Logroño	Uñadas y pistas de cocodrilo seminandando.
Ezquerria et al. (2003)	4LVC	<i>Ciencias de la Tierra</i> . (26), 2115-224	Posible rastrillada (4LVC9) y uñadas (1-3 acanaladuras paralelas).
Pérez-Lorente (2003)	EVP//LVC	<i>Ciencias de la Tierra</i> . (26), 49-108.	EVP12//uñadas y cocodrilos.
Ezquerria et al. (2004)	4LVC	Paleontological Association annual meeting. Lille	Rastrillada de 12 huellas (1-3 acanaladuras paralelas) 15 m.

Referencia	Yacimiento	Publicación	Marcas
Costeur et al. (2007)	4LVC	5th Meeting of EAVP	Rastrillada de 12 huellas (1-3 acanaladuras paralelas) 15 m.
Ezquerro et al. (2007)	4LVC	<i>Geology</i> , 35, 507-510	Rastrillada de 12 huellas (1-3 acanaladuras paralelas) 15 m.
García-Ortiz et al. (2008)	4LVC// EVP	<i>Paleontología Nova</i> , 8, 207-219.	12 huellas (1-3 acanaladuras paralelas) // Dinosaurio que empieza a nadar.
Ezquerro et al. (2010)	4LVC	<i>Investigación y ciencia</i> , diciembre 2-8	22 m. nueva longitud de la rastrillada.
Costeur et al. (2011)	4LVC	Association Paléontologique Française	22m 18 huellas.
Pérez-Lorente (2011)	4LVC	<i>Cuadernos del Museo Geominero</i> , 13, 364-368	4LVC15, 4LVC16, 4LVC17.
Pérez-Lorente (2015)	4LVC//EVP	Indiana University Press	Rastrillada y ñadas natación//Dinosaurio comienza a nadar y ñadas aisladas.
Pérez-Lorente (2017)	EVP//4LVC	<i>Spanish Journal of Paleontology</i> , 32, 171-184	EVPL12, 4LVC15, 4LBVC16, 4LVC17.
Navarro-Lorbés et al. (2023)	Laguna	<i>Cretaceous Research</i>	27 hiporrelieves, la mayor parte tridáctilos.
Navarro-Lorbés (2023)	Laguna	<i>Tesis doctoral Universidad de La Rioja.</i>	27 hiporrelieves, la mayor parte tridáctilos.

Las referencias bibliográficas sobre pistas subacuáticas de vertebrados terrestres en La Rioja son muy abundantes. Esta abundancia se debe, por una parte, a las recopilaciones y síntesis para diversos estudios o para trabajos de divulgación científica y, por otra, a las publicaciones que añaden datos a medida que pasan los años.

Hasta hace poco tiempo solo se conocían tres estratos que contuvieran ese tipo de icnitas de dinosaurios (uno en el yacimiento de El Villar-Poyales [EVP] y dos estratos en el yacimiento de la Virgen del Campo [LVC y 4LVC]). A estos hay que añadirles el publicado en 2023 (en Laguna de Cameros) y el que presentamos en este trabajo (en el yacimiento de La Cella [LACE]).

5.1. Yacimiento de El Villar-Poyales (EVP)

La primera referencia a huellas de natación de La Rioja es de hace treinta años. Casanovas et al. (1993) describen una rastrillada con el nombre de Rastrillada L, de la que dicen que es un dinosaurio que se desplaza en un lugar inundado cuya profundidad varía y va perdiendo pie a medida que avanza, hasta que los pies dejan de rozar en el fondo (Figuras 15, 16). La rastrillada comienza con huellas tridáctilas en las que se marcan bien los tres dedos. Las huellas de la rastrillada se van haciendo irregulares de manera que:

- la segunda y la tercera están formadas por la marca de tres dedos que se deslizan,

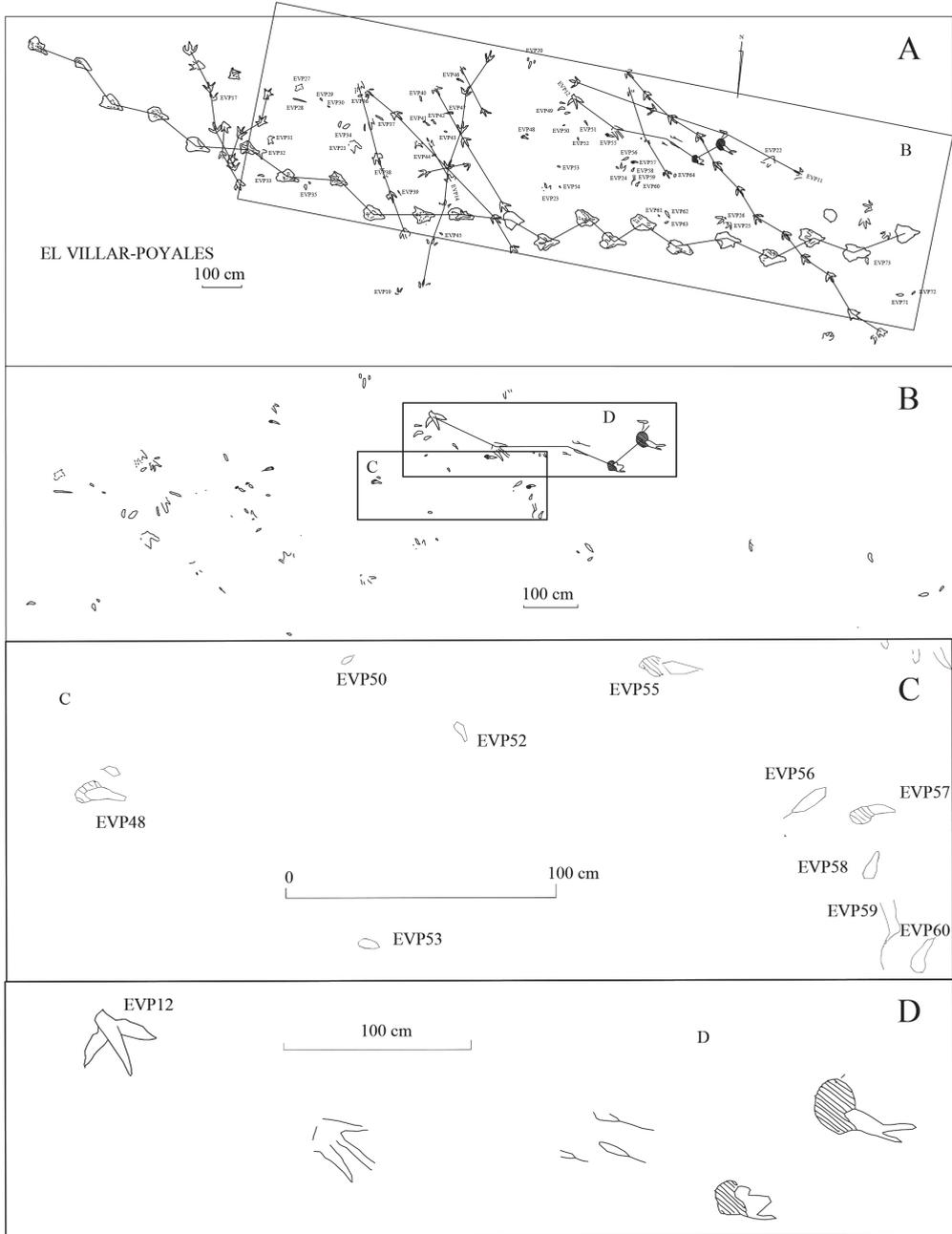


Figura 15. Icnitas del yacimiento de El Villar-Poyales. A, cartografía del yacimiento. B, detalle del yacimiento en el que se han eliminado las rastrilladas terópodos con apoyo de la “planta del pie”. C, diversas marcas de uñadas con y sin barro en la parte trasera. Ovoidales y ligeramente alargadas. D, ampliación de la rastrillada EVP12 en la que un dinosaurio pasa de apoyar el pie entero a desaparecer.



Figura 16. EVP12.5. Última huella de EVP12. Acanaladuras dejadas por dos de las uñas, posiblemente II-III, del autor de la rastrillada. Las acanaladuras van aumentando de profundidad desde la punta hasta la terminación trasera, aparentemente con perfil longitudinal curvo que termina bajo el montón de barro.

- la tercera está formada por las estrías dejadas por las uñas y las marcas que pueden ser de apoyo de la punta de los dedos,

- y las dos últimas están formadas por dos acanaladuras profundas de perfil longitudinal curvo; estas acanaladuras terminan en el fondo del barro amontonado por el mismo pie en la parte trasera de la huella (Figura 16).

En las conclusiones de este mismo trabajo (Casanovas et al., 1993) los autores añaden que hay huellas (Figura 15) "...que indican posiblemente natación de los dinosaurios (uñadas y rastros irregulares)".

Casanovas et al. (1998) normalizan el nombre de las huellas y llaman EVP12 a la Rastrillada L. Pérez-Lorente (2001a) vuelve a citar las marcas del mismo yacimiento, de uñas menos profundas aisladas o asociadas en grupos de dos o de tres uñadas. La mayor parte de ellas son hendiduras cortas, paralelas, separadas y poco profundas; no se puede establecer correlación entre ellas en el sentido de asociarlas a rastrilladas o secuencias dejadas por el mismo icnopoyeta. Todos los autores citados suponen que son de dinosaurios. Pérez-Lorente (2005) menciona la variación temporal del nivel de agua en este yacimiento para justificar la coexistencia de huellas de dinosaurios relativamente grandes, que solo rozan el fondo, con rastrilladas perfectamente marcadas y sin señales de deslizamiento, de dinosaurios de tamaño similar e incluso menores. En principio hay una gama de morfotipos formados por la punta de los dedos a manera de huecos (unos ovalados y otros ligeramente alargados) con o sin barro acumulado en la parte trasera.

A partir de la primera referencia las huellas atribuidas a natación de dinosaurios de EVP, la rastrillada EVP12 se cita en muchos trabajos Pérez-Lorente (2001a y b), Pérez-Lorente et al. (2001), Pérez-Lorente (2003), García Ortiz y Díaz-Martínez (2008), Pérez-Lorente (2015), Navarro Lorbés et al. (2023).

5.2. La Virgen del Campo

La segunda referencia a las marcas subacuáticas en La Rioja es del yacimiento de la Virgen del Campo (sector LVC) y es de Pérez-Lorente (1994). Casanovas et al. (1996) las citaron como marcas de natación de dinosaurios y dicen que las puntas de los dedos no penetraban en el barro sino que lo rozaban. En el yacimiento de La Virgen del Campo hay al menos dos capas en las que las marcas de uñas son abundantes. La del sector LVC y la del sector 4LVC (Figuras 17 y 18). Cada icnita está formada por la marca de una, de dos o de tres uñas (Figura 18). Las marcas son paralelas y cortas y se caracterizan porque muchas de ellas dejan amontonado en su parte trasera el barro que remueven del fondo. Ese mismo año son citadas también por Pérez-Lorente (1996). Blanco et al. (1999) mencionan “retro-scratches” y añaden que se encuentran en la parte del yacimiento en la que la profundidad del agua era mayor. Otras descripciones y detalles de las mismas huellas se escriben en Pérez-Lorente (2001a) y en Pérez-Lorente et al. (2001). En este último trabajo hay una imagen de una huella que se clasificaría en *Characichnos* Whyte y Romano 2001, formada por dos acanaladuras largas y paralelas que parecen iniciarse en la huella de dos dedos.

En La Virgen del Campo 4 (4LVC) se excavó una zona en el año 1989 (Figura 17A y C) en la que se encontraron marcas que posteriormente se relacionaron con marcas de uñas, y marcas enigmáticas concéntricas todavía sin interpretar. Durante los años 1995 y en el año 2001 se limpió la zona más occidental del yacimiento en la que se encontraron marcas subacuáticas de varios tipos de icnopoyetas, entre otras, marcas de deslizamiento del cuerpo y de la cola (Figura 17 A y E) de cocodrilos (Ezquerria y Pérez-Lorente, 2002). Como en el afloramiento 4LVC (Figura 17), en 1989 no parecía que hubiese secuencia seguida de zarpazos. Ezquerria y Pérez-Lorente (2003) asociaron parte de las icnitas de 4LVC (Figura 17D) con huellas de natación de dinosaurios similares a las encontradas en el sector LVC. Las marcas de las uñas son de grupos de 1 a 3 estrías paralelas generalmente cortas que dejan un montoncito de barro en la parte trasera. Aunque en 4LVC la distribución de la mayor parte de las uñas es aparentemente caótica, Ezquerria y Pérez-Lorente (2003) señalaron huellas alineadas que agruparon en la secuencia 4LVC9. En la figura 17D los autores de este trabajo señalamos otra secuencia de huellas de un solo dedo que también están alineadas, aproximadamente en una trayectoria paralela a la 4LVC9. Ezquerria y Pérez-Lorente (2003) también describieron las marcas de los autopodios traseros, del vientre y de la cola que arrastran dos cocodrilos por el fondo (Figura 17A y E).

Ezquerria et al. (2004) dieron la primera noticia de la pista 4LVC17, la pista más larga descrita hasta ahora de un dinosaurio terópodo nadando. La

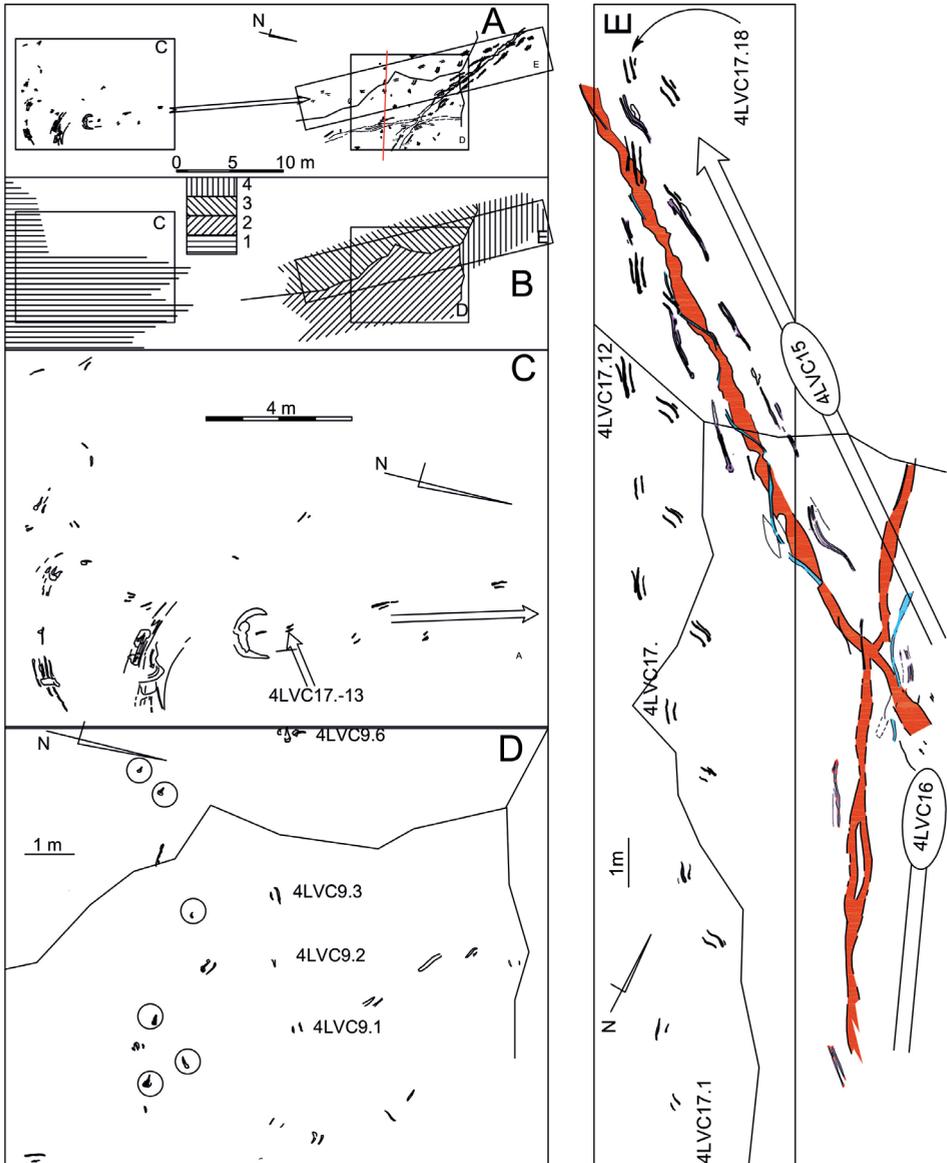


Figura 17. Yacimiento de la Virgen del Campo. A, sector del yacimiento en el que están incluidas las marcas de natación. B, etapas (años) en los que se hizo la limpieza de los diversos sectores. 1//2//3//4 =1989//1995//2001//2009. C, parte occidental de 4LVC en donde comienza la rastrillada 4LVC12 junto con la representación de unas estructuras concéntricas de origen desconocido y otras marcas de ñadas. D, 4LVC sin los rastros 4LVC12 (de natación de un dinosaurio) 4LVC15 y 4LVC16 descritos como de seminatación de cocodrilos; dos secuencias de ñadas una ya descrita (4LVC9) y otra formada por las marcas de un dedo encerradas en los círculos. E, detalle de una parte de la rastrillada 4LVC17 y las pistas 4LVC15 y 4LVC16. En las pistas de cocodrilo se distinguen las marcas de propulsión (arrastre) en los laterales, las de deslizamiento del vientre (rojo) y las de arrastre de la cola (azul).

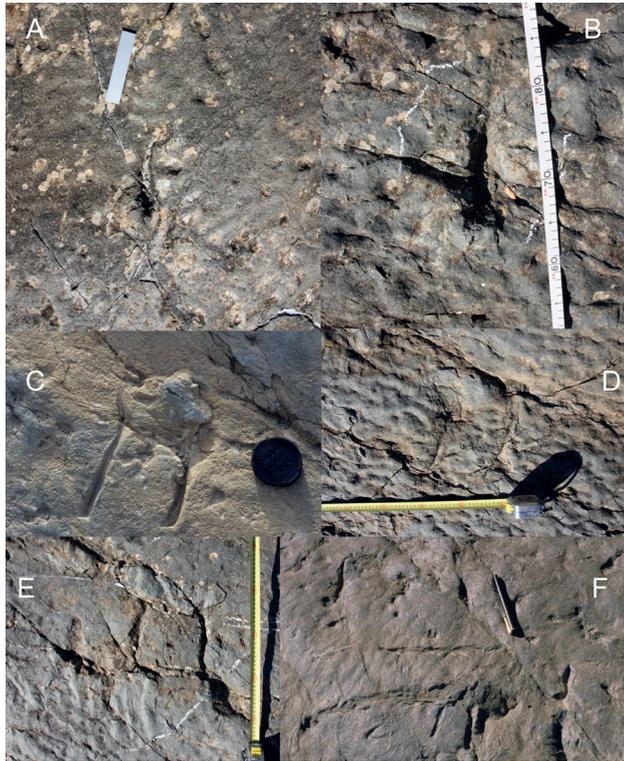


Figura 18. Marcas de uñas. De un dedo (A, LVC; B, 4LVC); de dos dedos (C, LVC; D, 4LVC); de tres uñas (E, LVC); F sector con múltiples estructuras de uñadas en el afloramiento de LVC.

secuencia tenía 15 m de larga y consta de 12 icnitas cada una de las cuales tiene un grupo de dos o tres uñadas. Las uñadas son acanaladuras estrechas y largas, paralelas, rectas o sinuosas que penetran bastante bajo la superficie de marcha, con un montoncito de barro en su parte trasera que interpretaron como las marcas dejadas al nadar por un dinosaurio terópodo grande. Esta rastrillada (4LVC17) es descrita en detalle por Ezquerria et al. (2007) y después mencionada por García-Ortiz y Díaz-Martínez (2008). En el año 2009 se excavó para aflorar el lugar en el que las trayectorias del dinosaurio y de uno de los cocodrilos se cruzaban (Figura 17B, trama 4), concluyendo que el dinosaurio pasó por el lugar después que el cocodrilo, de manera que no se cruzaron en el camino. A raíz de esta excavación (Costeur et al., 2011; Ezquerria et al., 2010) aumentaron tanto la longitud de la rastrillada (a 22 m) como los grupos de uñadas (a 18 grupos). Finalmente, Pérez-Lorente (2015) amplía la longitud de la rastrillada a 40 m (Figura 17A y C) en la que falta un espacio intermedio que se ha erosionado: la rastrillada comenzaría en 4LVC17.-13 (Figura 17A y C) de forma que el yacimiento nos mostraría si estuviera completo una secuencia de 31 grupos de marcas de uñas. Todavía ni sabemos si las marcas concéntricas que se sitúan inmediatamente

al este de 4LVC17.-3 (Figura 17A y C) son parte de la actividad del mismo dinosaurio, ni tenemos la certeza de que la secuencia de natación se inicie en 4LVC17.-3.

Navarro-Lorbés (2023) y Navarro-Lorbés et al. (2023) también citan este yacimiento.

5.3. La Laguna

Descrito por Navarro-Lorbés et al. (2023), está constituido por 27 huellas (contramoldes) de natación agrupadas por su forma en siete morfotipos. Las huellas están formadas por marcas de arrastre de dedos, uñas y escamas que dejan estrías de tamaño diferente. Se atribuyen al deslizamiento de la extremidad de los dedos de los pies de un dinosaurio tridáctilo. Aunque el afloramiento es muy pequeño, la densidad de huellas es grande. No se ha podido definir ninguna secuencia de pasos producida por un mismo icno-poyeta.

CONCLUSIONES

Los yacimientos de La Rioja, gracias a las nuevas prospecciones y a las revisiones de los trabajos antiguos, siguen aumentando tanto en número como en caracteres de interés respecto al tipo de icnitas que contienen y a las interpretaciones que de ello se obtienen.

El número de marcas subacuáticas en los yacimientos de La Rioja es grande en comparación con lo que se ha venido suponiendo en algunas publicaciones recientes. Podemos afirmar que, si se aborda el estudio de las uñadas, marcas de dedos y huellas con señales de deslizamiento en el barro, aunque solamente sea en los yacimientos de la Virgen del Campo y de El Villar-Poyales, el número y tipo de huellas y otras marcas bajo el agua de tetrápodos en La Rioja aumentará considerablemente.

Se aumenta la amplitud estratigráfica con yacimientos de este tipo. Hasta hace poco tiempo, las huellas subacuáticas de tetrápodos en La Rioja se ubicaban solamente en el Grupo de Enciso (Barremiense-Albiense). Los trabajos de Navarro Lorbés et al. (2023) añaden el yacimiento de La Laguna de Cameros del Grupo de Urbión (Hauteriviense-Barremiense) y en este trabajo se incluye también al Grupo de Oncala (Berriasiense-Hauteriviense) con el yacimiento de La Cela.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección General de Cultura del gobierno de La Rioja la autorización para la realización de este trabajo. También agradecemos a los revisores del trabajo sus correcciones, anotaciones y sugerencias gracias a los cuales se han suprimido errores y se ha clarificado la lectura. Uno de nosotros (E.G.O.) quiere agradecer a I.D.M. y a A.J.V., su ayuda en el trabajo de campo durante esta y otras prospecciones de su tesis doctoral.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Blanco, M.I., Caro, S., Pérez-Lorente, F., Requeta, E. y Romero, M. (1999). Paleoichnological sites in La Rioja: some examples in Enciso, Igea and Munilla. En *The Geological and Paleontological Heritage of Central and Eastern Iberia (Iberian Range, Spain)*. *Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 4, 51-74.
- Boudchiche, L., Masrour, M., Boutakiout, M., Hamzaoui, L., Herrero Gascón, J. y Pérez-Lorente, F. (2017). Jarrate lbel: New Upper Cretaceous continental site in Morocco. A probable ornithischian non-ornithopod trackway and three amble gait titanosauriform trackways. *Geogaceta*, 61, 19-22.
- Boutakiout, M., Hadri, H., Nouri, J., Diaz-Martínez, I. y Pérez-Lorente, F. (2009). Rastrilladas de icnitas terópodos gigantes del Jurásico Superior (Sinclinal de Iouaridène, Marruecos). *Revista española de paleontología*, 24, 31-46.
- Boutakiout, M., Masrour, M. y Pérez-Lorente, F. (2020). New sauropod morphotype definition in the oriental section of Imilchil megatracksite, High Atlas (Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 161. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103664>
- Casanovas, M.L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. y Torcida, F. (1992). Un grupo de saurópodos en el yacimiento Soto 2. La Rioja (España). *Zubía*, 40, 45-52.
- Casanovas, M.L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. y Torcida, F. (1993). Icnitas digitígradas y plantígradas de dinosaurios en el afloramiento de El Villar-Poyales. (La Rioja, España). *Zubía monográfico*, 5, 135-163.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevilla, 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. (1995). Icnitas terópodos y saurópodos en La Cella, Muro de Cameros (La Rioja, España). En: *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja: nuevos yacimientos*. Ed. Instituto de Estudios Riojanos. *Ciencias de la Tierra*, 18, 17-24.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1996). Itinerario por pisadas de dinosaurio en los alrededores de Enciso. En: *Excursiones Geológicas por La Rioja* (Pérez-Lorente, F., coord.). *Ciencias de la Tierra*, 19, 89-100.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. y Santafé, J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía*, 16, 117-152.
- Castanera, D., Barco, J.L., Canudo, J.I. y Pascual, C. (2010). Aproximación a la diversidad de morfotipos de icnitas de saurópodo en la Aloformación Huérteles (Berriasiense) en Soria (España). En: *Actas del VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología* (Moreno-Azanza, M., Díaz-

- Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V., coords.). *Cidaris*, 30, 91-98.
- Castanera, D., Santos, V. dos, Piñuela, L., Pascual, C., Vila, B., Canudo, J.I. y Moratalla, J.J. (2018). Iberian sauropod tracks through time: variations in sauropod manus and pes track morphologies. En: *Dinosaur Tracks. The Next Steps* (Falkingham, P.L., Marty, D. y Richter, A., eds.), Indiana University Press, 120-137.
- Costeur, L., Ezquerro, R., Doublet, S., Galton, P. y Pérez-Lorente, F. (2007). Swimming non-avian theropod dinosaur trackway from the Lower Cretaceous of Spain. En: *5th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists. 12th European Workshop of Vertebrate Palaeontology*. Carcassonne-Espérasa, May 15-19, Abstract Volume, 16.
- Costeur, L., Ezquerro, R., Rouseau, M. y Pérez-Lorente, F. (2011). Les traces sub-aquatiques de vertébrés du Crétacé inférieur de La Rioja (basin de Cameros, Espagne) état des lieux. *Association Paléontologique Française*. Lille. Poster
- Díaz-Martínez, I., Pereda-Suberbiola, X., Pérez-Lorente, F. y Canudo, J.I. (2015.) Ichnotaxonomic Review of Large Ornithopod Dinosaur Tracks: Temporal and Geographic Implications. *PLoS ONE* 10(2): e0115477. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115477>
- Doublet, S. (2004). *Contrôles tectonique et climatique de l'entregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: le bassin de Cameros*. These de doctorat Université de Bourgogne. Memoria inédita, 497 pp.
- Ezquerro, R., Costeur, L., Doublet, S., Galton, P.M. y Pérez-Lorente, F. (2004). Lower Cretaceous swimming theropod trackways from “La Virgen del Campo” (La Rioja, Spain). En: *Paleontological Association Annual Meeting*. Lille. Diciembre 2004. Resúmenes, p. 150.
- Ezquerro, R., Costeur, L. y Pérez-Lorente, F. (2010). Los dinosaurios también nadaban. *Investigación y ciencia* (diciembre), 2-8.
- Ezquerro, R., Doublet, S., Costeur, L., Galton, P.M. y Pérez-Lorente, F. (2007). Were non-avian Theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35, 507-510.
- Ezquerro, R., Pérez-Lorente, F., (2002). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento 4LVC. La virgen del Campo (Enciso. La Rioja. España). En *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. (Pérez-Lorente, F. coord.). *Resúmenes*. p. 16.
- Ezquerro, R. y Pérez-Lorente, F. (2003). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento de la Virgen del Campo (4LVC, Enciso. La Rioja. España). En: *Excursiones Geológicas por La Rioja* (Pérez-Lorente, F., coord.). *Ciencias de la Tierra*, 26, 215-224.
- Farlow, J.O. (1992). Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal record. *Zubia*, 10, 89-138

- Foster, J.R. y Lockley, M.G. (1997). Probable crocodylian tracks and traces from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of eastern Utah. *Ichnos*, 5, 121-129
- García Ortiz de Landaluce, E. (2016). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N de España) como recurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 540 pp.
- García Ortiz, E. y Díaz-Martínez, I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova, SEPAZ*, 8: 207-219.
- Gatesy, S.M., Middleton, K.M., Jenkins, F.A.J. y Shubin, N.H. (1999). Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, 399, 141-144.
- Hernández, A., Ramírez, J.L., Olivé, A., Alonso, M., Ramírez del Pozo, J., Aguilar, M.J. y Meléndez, A. (1990). *Mapa geológico de España, E. 1:50.000. Hoja nº 242 MUNILLA*. ITGE, Hoja y Memoria.
- Lockley, M.G., Farlow, J.O. y Meyer, C.A. (1994). *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia*, 10, 135-146.
- Lockley, M.G. y Foster, J.R. (2006). Dinosaur and turtle tracks from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado National Monument, with observations on the taxonomy of vertebrate swim tracks. En: *Paleontology and geology of the Upper Jurassic Morrison Formation* (Foster, J.R. y Lucas, S.G., eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 36, 193-198.
- Lockley, M.G., Fanelli, D., Honda, K., Houck, K. (2010). Crocodile waterways and dinosaur freeways. Implication on multiple swim track assemblages from the Cretaceous Dakota Group. En: *Crocodyle tracks and traces* (Milan, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G. y Spielmann, J.A., eds.). *New Mexico museum of natural history and science bulletin*, 51, 157-136.
- Masrour, M., Boutakiout, M., Herrero Gascón, J., Sáinz Ruiz de Zuazo, J.L., Ochoa Martínez, R., Pérez-Lorente, F. (2020). Footprints of *Batrachopus* isp. from the Imilchil megatracksite, Middle?-Upper Jurassic, Central High Atlas (Morocco). *Journal of African Earth Sciences*. 172, <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103980>
- Masrour, M., Boutakiout, M., Mínguez Cenicerros, J., Roland, T. y Pérez-Lorente, F. (2023). Morphometric and biomorphic variability of theropod footprint characters from Imilchil tracksites (Mid?-Late Jurassic, Central High Atlas, Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 207, 105048. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2023.105048>
- Mínguez Cenicerros, J., Farlow, J.O., Masrour, M., Extremiana J.I., Boutakiout, M. y Pérez-Lorente, F. (2022). Demographic interpretation of colossal theropod footprints discoveries from Imilchil (Mid-Jurassic, Central High

- Atlas, Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 193, 104595. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2022.104595>
- Moratalla, J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Universidad Autónoma. Madrid. Memoria inédita. 729 pp.
- Moratalla, J.J. y Hernán, J. (2005). Field trip guide to the la Rioja fossil tracksites. *International symposium on dinosaurs and other vertebrates paleoichnology*. 31 pp.
- Moratalla, J.J. y Hernán, J. (2009). Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos dinosaur tracksite, Cameros basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous bio-diversity. *Revista Española de Paleontología*, 24, 59-77.
- Moreno-Azanza, M., Gasca, J.M., Díaz-Martínez, I., Bauluz, B., Canudo, J.I., Fernández, A. y Pérez-Lorente, F. (2016). A multi-ootaxic assemblage from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (La Rioja, Northern Spain). *Spanish Journal of Paleontology*, 31, 305-320. <https://doi.org/10.7203/sjp.31.2.17158>
- Navarro, A., Villalón, C. y Trigueros, E. (1958). *Mapa Geológico de España E. 1:50.000, ANGUIANO*. Instituto Geológico y Minero de España. Hoja y Memoria.
- Navarro Lorbés, P. (2023). *Aportaciones de los estudios icnológicos al comportamiento y locomoción de dinosaurios no avianos*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja. 267 pp.
- Navarro-Lorbés, P., Díaz-Martínez, I., Valle-Melón, J.M., Rodríguez, A., Moratalla, J.J., Ferrer-Ventura, M., San Juan-Palacios, R. y Torices, A. (2023). Dinosaur swim tracks from the Lower Cretaceous of La Rioja, Spain: an ichnological approach to non-common behaviours. *Cretaceous Research*, 105516. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105516>.
- Pérez-Lorente, F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato, Revista riojana de arqueología*, 6, 94-95.
- Pérez-Lorente, F. (1996). Actividades del verano de 1995. *Estrato*, 7, 119-122.
- Pérez-Lorente, F. (2001a). *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. 227 pp.
- Pérez-Lorente, F. (2001b). Experiences of geoconservation in La Rioja (Spain). En: *Geological Heritage, Its conservation and management* (Barettino, D., Wimbledon, W.A.P., Gallego, E., eds.). I.G.M.E., Madrid, 165-182.
- Pérez-Lorente, F. (2003). Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. (Pérez-Lorente, F., coord.). *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.

- Pérez-Lorente, F. (2005). El trabajo con las huellas de dinosaurios. *Tierra y Tecnología*, 28, 64-77.
- Pérez-Lorente, F. (2011). Dinosaur footprints of Enciso and Cornago, and pyrites from Navajún. En: *History of research on mineral resources* (Ortiz, J.E., Puche, O., Rábano, I. y Mazadiego, L.F., eds.). Cuadernos del Museo Geominero, 13, 364-368.
- Pérez-Lorente, F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Series: Life of the past (Farlow, J.O., ed.). Indiana University Press, 376 pp.
- Pérez-Lorente, F. (2017). Developments and contributions in the study of La Rioja dinosaur footprints (Spain). [Evolución y aportaciones del estudio de las huellas de dinosaurio de La Rioja (España)]. *Spanish Journal of Palaeontology*, 32 (1), 171-184.
- 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, 102 pp.
- Requeta Loza, E., Hernández Medrano, N. y Pérez-Lorente, F. (2006-2007). La Pellejera: descripción y variabilidad de un yacimiento con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubía Monográfico*, 18-19, 21-114.
- Requeta-Loza, E., Colina, A., Fernández Ortega, A., Pereda Olásolo, J.C. y Pérez-Lorente, F. (2022). Huellas saurópodos colosales en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros. Soto en Cameros (La Rioja). *Zubía*, 40, 59-76.
- Romero Molina, M.M., Pérez-Lorente, F. y Rivas, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Pérez-Lorente, F. ed.). *Ciencias de la Tierra*, 26, 13-32.
- Thulborn, R.A. (1990). *Dinosaur Tracks*, Chapman and Hall. 1-410.
- Thulborn, T. (2017). Behaviour of dinosaurian track-makers in the Winton Formation (Cretaceous, Albian–Cenomanian) at Lark Quarry, Western Queensland, Australia: Running or swimming? *Ichnos*, 24(1), 1-18. <https://doi.org/10.1080/10420940.2015.1129326>
- Thulborn, R.A. y Wade, M. (1989). A footprint as a history of movement. En: *Dinosaurs Tracks and Traces* (Gillette, D.D. y Lockley M.G., eds.). Cambridge University Press, pp. 51-56.
- Tischer, G. (1966). Über die Wealden Ablagerung und die Tektonik der Östlichen Sierra de los Cameros in den nordwertlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beihfte Geologisches Jahrbuch*, 44, 122-183.
- Weems, R. (2006). Locomotor speeds and patterns of running behavior in non-maniraptoriform theropod dinosaurs. En: *The Triassic-Jurassic terrestrial transition* (Harris, J.D., Lucas, S.D., Spielmann, J.A., Lockley, M.G., Milner, A.R.C. y Kirkland, J.I., eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 37, 379-389.

- Whyte, M.A. y Romano, M. (2001). A dinosaur ichnocoenosis from the Middle Jurassic of Yorkshire, UK. *Ichnos*, 8, 223-234.
- Xing, L.D., Harris, J.D., Feng, X.Y. y Zhang, Z.J. (2009). Theropod (dinosauria: saurischia) tracks from lower cretaceous yixian formation at sihetun village, liaoning province, China and possible track makers. *Geological Bulletin of China*, 28, 705-712.
- Xing, L.D., Klein, H., Lockley, M.G., Wu, X., Bentonf, M.J., Zeng, R. y Romilio, A. (2020). Footprints of marine reptiles from the Middle Triassic (Anisian-Ladinian) Guanling Formation of Guizhou Province, southwestern China: The earliest evidence of synchronous style of swimming. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 558, 109943. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109943>