



# UNIVERSIDAD DE LA RIOJA

## TESIS DOCTORAL

Título
<b>Aportaciones de los estudios icnológicos al comportamiento y locomoción de dinosaurios no avianos</b>
Autor/es
<b>Pablo Navarro Lorbes</b>
Director/es
Angélica Torices Hernández, Rubén Lostado Lorza y José Arnáez Vadillo
Facultad
Facultad de Letras y de la Educación
Titulación
Departamento
Ciencias Humanas
Curso Académico

Tesis presentada como compendio de publicaciones. La edición en abierto de la misma NO incluye las partes afectadas por cesión de derechos



Aportaciones de los estudios icnológicos al comportamiento y locomoción de dinosaurios no avianos, tesis doctoral de Pablo Navarro Lorbes, dirigida por Angélica Torices Hernández, Rubén Lostado Lorza y José Arnáez Vadillo (publicada por la Universidad de La Rioja), se difunde bajo una Licencia Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 3.0 Unported. Permisos que vayan más allá de lo cubierto por esta licencia pueden solicitarse a los titulares del copyright.

© El autor  
© Universidad de La Rioja, Servicio de Publicaciones, 2023  
publicaciones.unirioja.es  
E-mail: publicaciones@unirioja.es

TESIS DOCTORAL

2023

Programa de Doctorado en Patrimonio, Sociedades y  
Espacios de Frontera

APORTACIONES DE LOS ESTUDIOS  
ICNOLÓGICOS AL COMPORTAMIENTO Y  
LOCOMOCIÓN DE DINOSAURIOS NO AVIANOS

Pablo Navarro Lorbés

Dirigida por:

Angélica Torices Hernández

Rubén Lostado Lorza

José Arnáez Vadillo



**UNIVERSIDAD  
DE LA RIOJA**



*A mis padres,*



Esta tesis doctoral por compendio de publicaciones se compone de los siguientes trabajos:

1. Torices, A., Valle Melón, J.M., Elorriaga Aguirre, G., **Navarro Lorbés, P.**, Rodríguez Miranda, Á., 2020. Multiscale geometric 3D recording of palaeontological heritage in La Rioja (Spain): regional context, sites, tracks and individual fossils. *Journal of Iberian Geology* 46, 465 - 474.
2. **Navarro-Lorbés, P.**, Ruiz, J., Díaz-Martínez, I., Isasmendi, E., Sáez-Benito, P., Viera, L.I., Pereda-Suberbiola, X., Torices, A., 2021. Fast-running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Scientific Reports* 11, 23095
3. **Navarro-Lorbés, P.**, Díaz-Martínez, I., Valle-Melón, J.M., Rodríguez, Á., Moratalla, J.J., Ferrer-Ventura, M., San Juan-Palacios, R., Torices, A., 2023. Dinosaur swim tracks from the Lower Cretaceous of La Rioja, Spain: an ichnological approach to non-common behaviours. *Cretaceous Research* 147, 105516.

# INDICE

	Pág.
Resumen .....	IX
Objetivos .....	XII
Agradecimientos .....	XIV
Capítulo 1. Introducción .....	1
1.1. Introducción al superorden Dinosauria .....	2
1.2. Las icnitas y su variabilidad morfológica .....	9
Capítulo 2. Terminología y Metodología .....	16
2.1. Terminología .....	17
2.2. Metodología .....	20
2.2.1. Mediciones .....	20
2.2.1.1. Mediciones en icnitas individuales .....	21
2.2.1.2. Mediciones en rastros .....	24
2.2.2. Representación de la orientación de las icnitas .....	26
2.2.3. Perfiles de profundidad .....	27
2.2.4. Cálculo de la velocidad y altura acetabular .....	27
2.2.5. Preparación de figuras .....	29
2.2.6. Registro geométrico de los yacimientos de La Rioja .....	29
2.2.6.1. Modelización del yacimiento de Laguna .....	32
2.2.6.2. Modelización de rastros e icnitas en La Torre 6A y 6B .....	36
2.3. Artículo 1 .....	38
Capítulo 3. Contexto Geográfico y Geológico .....	40
3.1. Contexto geográfico .....	41
3.2. Contexto geológico .....	44
3.2.1. Evolución tectónica de la Cuenca de Cameros en el contexto del Rift Mesozoico Ibérico .....	44
3.2.2. El relleno sedimentario mesozoico de la Cuenca de Cameros .....	51
Capítulo 4. Antecedentes .....	62
4.1. Antecedentes sobre las icnitas de dinosaurio de la Cuenca de Cameros .....	63
4.1.1. La Rioja .....	63
4.1.2. Soria .....	66
4.1.3. Burgos .....	68
Capítulo 5. Gregarismo en dinosaurios no avianos .....	70
5.1. El gregarismo en dinosaurios no avianos .....	71
5.2. Las evidencias icnológicas y el comportamiento gregario en dinosaurios no avianos .....	76



5.2.1.	Primeras interpretaciones de gregarismo a partir del registro icnológico	78
5.2.2.	Evidencias de gregarismo en icnitas de la Península Ibérica	83
5.2.2.1.	Evidencias de gregarismo en dinosaurios ornitópodos	83
5.2.2.2.	Evidencias de gregarismo en dinosaurios saurópodos	87
5.2.2.3.	Evidencias de gregarismo en dinosaurios terópodos	91
5.3.	Conclusiones parciales del capítulo	96
Capítulo 6. Capacidad de locomoción y carrera en dinosaurios no avianos		101
6.1.	Introducción	102
6.2.	Contexto geológico local	106
6.3.	Descripción de los rastros	107
6.3.1.	Rastro de La Torre 6A-14	108
6.3.2.	Rastro de La Torre 6B-1	108
6.4.	Resultados	113
6.4.1.	Análisis de la velocidad	113
6.5.	Discusión	117
6.5.1.	Posibles productores	117
6.5.2.	La velocidad de movimientos de los dinosaurios no avianos	119
6.6.	Conclusiones parciales del capítulo	124
6.7.	Artículo 2	126
Capítulo 7. Capacidad de natación en dinosaurios no avianos		128
7.1.	Introducción	129
7.2.	Contexto geológico local del yacimiento de Laguna	132
7.3.	Conservación del yacimiento de Laguna	135
7.4.	Descripción de las icnitas	136
7.4.1.	Morfología de las icnitas	136
7.5.	Discusión	142
7.5.1.	Evidencias de natación en la Cuenca de Cameros	142
7.5.2.	Dinámica de formación de las huellas de natación	145
7.5.3.	Productores y su comportamiento	150
7.5.4.	Posibles dinosaurios productores y estrategias de natación	154
7.6.	Conclusiones parciales del capítulo	158
7.7.	Artículo 3	160
Capítulo 8. Conclusiones		162
8.1.	Conclusiones sobre los comportamientos gregarios en dinosaurios no avianos	163
8.2.	Conclusiones sobre la capacidad de locomoción y carrera de los dinosaurios no avianos	166
8.3.	Conclusiones sobre la capacidad de natación de los dinosaurios no avianos	167
8.4.	Conclusiones finales	168
Capítulo 9. Referencias		171



## Resumen

Los dinosaurios no avianos son un grupo paleontológico que lleva suscitando el interés de la comunidad científica y del público general desde su descubrimiento y definición en el siglo XIX. El conocimiento sobre estos animales ha avanzado enormemente a lo largo de las décadas, cambiando la percepción sobre ellos, desde las bestias reptilianas estúpidas, lentas y pesadas del siglo XIX hasta la visión actual de los dinosaurios no avianos como animales dinámicos, de sangre caliente y adaptados a los ecosistemas que habitaban. Los sucesivos descubrimientos y el uso de nuevos enfoques en su estudio han permitido que la concepción de estos animales haya pasado de considerarlos prácticamente bestias míticas antediluvianas a tratarlos como organismos biológicos, en algunos aspectos no tan diferentes de los animales actuales. Bien es cierto, que en el imaginario y vocabulario popular todavía se mantienen algunas concepciones antiguas, usándose muchas veces el término dinosaurio como algo peyorativo, desfasado y abocado a la extinción. A este respecto hay que recordar, que, aunque la idea generalizada es que estos animales se extinguieron hace 66 millones de años, uno de sus grupos consiguió sobrevivir a la dramática extinción de finales del Cretácico y perduran a día de hoy, siendo uno de los grupos de vertebrados más variados y exitosos, las aves.

Esta tesis doctoral pretende ser un estudio sobre algunos comportamientos de los dinosaurios no avianos, que permitan acercarlos más si cabe hacia una interpretación más actualista de su modo de vida, a través del estudio de un particular registro fósil, las icnitas. A grandes rasgos, las icnitas son las huellas fosilizadas de vertebrados del pasado, y poseen una característica particular que les otorga gran importancia en concepto de comportamiento, son el producto de la interacción de los organismos con su entorno y, en parte, son capaces de contener evidencias sobre algunos de sus comportamientos. El estudio de las icnitas, combinado con la información procedente de otras fuentes, como sus restos óseos y estudios biodinámicos basados en estos, permite generar una idea más global de cómo vivían estos animales. Con respecto a las icnitas, La Rioja es una de las zonas del mundo con mayor riqueza de este registro fósil, y alberga yacimientos que han sido estudiados durante décadas y que han permitido conocer mejor las faunas del Cretácico Inferior de la Península Ibérica. Por ello, mediante el estudio de algunos yacimientos que contienen icnitas y rastros excepcionales con evidencias de diferentes comportamientos poco habituales, se ha intentado abordar esta problemática e, intentar al menos, arrojar algo de luz a este respecto. Los comportamientos que se ha decidido abordar en esta tesis doctoral son principalmente tres: la capacidad gregaria, las capacidades locomotoras y velocidad de desplazamiento y la capacidad de natación.

Esta tesis se elabora mediante compendio de artículos, además de los cuales se ha realizado una revisión bibliográfica para la revisión de algunos de los temas tratados. En el capítulo 1 se realiza una breve introducción a los dinosaurios, a los principales grupos presentes en la Península Ibérica durante el Mesozoico, y a las icnitas. En el capítulo 2 se realiza una exposición de algunas de las terminologías y metodologías utilizadas en la elaboración de los trabajos y del volumen de la tesis doctoral, utilizando para ello un trabajo publicado sobre las metodologías utilizadas en el registro digital de los yacimientos de icnitas. En el capítulo 3 se realiza una introducción a

la localización geográfica y geológica de la zona de estudio, localizada en el sector oriental de la Cuenca de Cameros. El capítulo 4 trata de ser un resumen sobre los estudios icnológicos y los yacimientos de icnitas existentes en las tres provincias que contienen materiales de la Cuenca de Cameros: La Rioja, Soria y Burgos. En el capítulo 5 se incluye una revisión bibliográfica general de las evidencias de gregarismo en dinosaurios no avianos publicadas hasta la fecha, dando especial énfasis a las publicaciones realizadas en materiales de la Península Ibérica y la Cuenca de Cameros. El capítulo 6 incluye un estudio realizado en los yacimientos riojanos de La Torre 6A y 6B, en los que existen icnitas que evidencian una rápida locomoción de dinosaurios terópodos; los datos extraídos de este estudio se compararon tanto con otras evidencias icnológicas publicadas en otras partes del mundo y con algunos estudios óseos y biodinámicos sobre la capacidad de carrera de los dinosaurios no avianos. El capítulo 7 incluye un estudio realizado en el yacimiento riojano de Laguna, en el cual aparecen evidencias de natación en dinosaurios; la comparación de la información obtenida con otras publicaciones sobre este comportamiento permitió proponer una serie de variaciones en la morfología de las icnitas, que podrían evidenciar diferentes técnicas de natación. En el capítulo 8 se incluyen unas conclusiones generales de la tesis doctoral, tanto recopilando las conclusiones obtenidas en los diferentes trabajos, como realizando unas conclusiones generales tras la elaboración de la presente tesis doctoral. Por último, en el capítulo 9, se incluyen las referencias bibliográficas utilizadas.



## Objetivos

Los objetivos a alcanzar con la realización de la presente tesis doctoral se engloban dentro de dos objetivos fundamentales. Por un lado, analizar la capacidad de las nuevas tecnologías para la conservación y análisis del patrimonio paleoicnológico; y por otro, determinar las aportaciones que el estudio de icnitas de dinosaurios no avianos pueden proporcionar al estudio de estos animales del pasado. En concreto, los objetivos concretos que se han perseguido en esta tesis doctoral han sido:

- Valorar las metodologías de registro geométrico del patrimonio paleontológico de La Rioja, así como colaborar en la propuesta de una metodología que permita unificar los criterios y procesos llevados a cabo en la producción de modelos digitales de este patrimonio.
- Analizar las aportaciones de diversas publicaciones en cuestiones de gregarismo de dinosaurios no avianos, haciendo especial énfasis en los yacimientos presentes en la Península Ibérica y La Rioja. Además, de cara a obtener una idea global del conocimiento de este comportamiento, se comparará esta información con la procedente de otras fuentes de información paleontológicas.
- A través del estudio de un yacimiento excepcional presente en La Rioja (La Torre), analizar la capacidad de locomoción y carrera de los dinosaurios no avianos, así como comparar los resultados obtenidos con otros procedentes tanto de otros yacimientos icnológicos como de modelos biodinámicos realizados en otros estudios.
- Estudiar la capacidad de natación de los dinosaurios no avianos a través del análisis del yacimiento de Laguna, situado cercano a la localidad de Laguna de Cameros. Así como comparar los resultados obtenidos con los de otros yacimientos icnológicos con evidencias de este tipo de comportamiento y otros estudios paleontológicos al respecto.
- Con todo esto se pretende realizar una síntesis del conocimiento actual sobre el comportamiento de los dinosaurios no avianos, especialmente centrado en la información aportada por los estudios icnológicos.



## Agradecimientos

Antes de comenzar con el contenido propio de la tesis doctoral, me gustaría agradecer en esta sección a todas las personas que han permitido que me encuentre presentando este documento y que haya podido llegar hasta aquí. Siempre tuve un gran interés por la paleontología, los fósiles y, más en concreto, los dinosaurios; pero no habría llegado a este punto sin el apoyo y compañía de muchas personas.

En primer lugar, y por ello esta tesis está dedicada a ellos, quiero agradecer enormemente a mis padres el apoyo que siempre han mostrado con respecto a mis elecciones. Siempre fueron conscientes de que la paleontología era mi vocación y, con los altos y bajos que han existido a lo largo del camino, siempre me han mostrado todo su apoyo. Gracias a ellos realicé mis primeros viajes a Galve y mis primeras visitas a museos de paleontología, que no hicieron sino aumentar mi curiosidad y llevarme a tomar la decisión de dedicarme a este mundo. No estaría presentando esta tesis doctoral si no fuera por ellos, y por eso esta primera parte de los agradecimientos tiene que ir dirigida a ellos. Esta tesis es por vosotros.

En segundo lugar, a todas esas personas que me llevan acompañando desde hace años, y con los cuales he trabado una amistad que me gustaría que durara muchos más. A Tony, Carmen y Julia, que comenzaron siendo compañeros de carrera pero que, con los años, viajes, cervezas y excavaciones han acabado siendo grandes amigos, con los que siempre puedo contar. No puedo olvidarme tampoco de Chechu, Lucas, Rafa, Raúl (alias Rulen), Diego, Bozon, Arvi, Rubén y Arzer, con los que también son ya muchos años de amistad y buenas conversaciones, y a los que también quiero agradecer haber estado ahí. A Rafica por las tardes en el Amblas; a Aarón y a Casas por estar siempre dispuestos por lo menos a un café; a Raúl y a Mireia por ser no sólo compañeros de trabajo e investigación; y, en general, a todas esas personas que me permiten desconectar de los problemas y olvidarme de ellos.

Me gustaría agradecer también a Iñaki y a Gloria, y por extensión a muchos otros miembros del grupo Aragosaurus (Miguel, Gasca, Diego, Ester, Edu, Víctor, Colmenar, Jara) por habernos abierto las puertas del mundo de la paleontología, a mí, y a mucha otra gente. Gracias a ellos pude asistir a mis primeras excavaciones y realicé mis primeros trabajos y comunicaciones en congresos. Sin todos ellos no sé si habría sido posible iniciarme en la paleontología, y por ello quiero agradecerles todo lo que hicieron.

En algunas de esas excavaciones conocí también a gente de la que, a base de años, “siglos” y toneladas de sedimento, no puedo olvidarme tampoco en los agradecimientos de esta tesis. Sandra, Juanma, Mónica, Hugo, Mila; hacéis que el trabajo no lo parezca y siempre será un placer trabajar con vosotros.

A Angélica, que a pesar de las dificultades que han existido en esta tesis doctoral siempre ha estado dispuesta a echarme una mano y a apoyarme en lo necesario.



A Rubén Lostado, por ayudarme en la utilización de nuevas técnicas y análisis que espero podamos seguir desarrollando en el futuro.

A José Manuel Valle y Álvaro Rodríguez por su labor en la digitalización de los yacimientos icnológicos de La Rioja, y por ser una gran compañía de campo.

Agradecer también a Paleoymás, a José Luis, a Javi, a Cristóbal y a todas las personas con las que trabajé durante el tiempo que estuve con ellos, que siempre me trataron con cariño y que hicieron que guarde un buen recuerdo del tiempo que estuve con ellos.

A Ina, por ayudarme con todas esas dudas icnológicas que fueron surgiendo a lo largo de la tesis, y por enseñarme las icnitas de La Rioja desde los ojos de un experto.

Me gustaría agradecer también a todas las personas que han colaborado o ayudado en los trabajos llevados a cabo a lo largo de esta tesis doctoral, cuya labor desinteresada ha permitido hayamos podido indagar un poco más en el conocimiento de este grupo de animales que a muchos nos fascina.

A Phil y Eva por acogernos en su campaña de campo en Alberta, donde disfrutamos enormemente, donde pudimos excavar y prospectar en una zona única para el estudio de dinosaurios.

A la Universidad de La Rioja y al Gobierno de la Rioja, ya que esta tesis ha sido posible gracias a una beca predoctoral que permitió la dedicación a tiempo completo y la realización de los trabajos llevados a cabo en estos años.

Por último, decir que tengo miedo de olvidarme de alguien y seguramente así sea, y por ello, quiero extender mis agradecimientos a todas las personas que han colaborado o coincidido conmigo en algún momento a lo largo de estos años y que han aportado ayuda, ideas y conocimientos que de seguro han servido para la elaboración de esta tesis doctoral.

Muchísimas gracias a todos.



# CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1.1. *Introducción al superorden Dinosauria*

La presente tesis doctoral se centra en el estudio de icnitas de dinosaurios no avianos presentes en La Rioja y en su comparación con otros yacimientos icnológicos del mundo, así como información procedente de otras fuentes paleontológicas. Por ello, se realizará a continuación una breve introducción a los dinosaurios, con sus orígenes, clasificación y los diferentes grupos que los conforman.

La extinción del final del Pérmico ocurrida hace 252 M.a. es la mayor extinción registrada en la historia de La Tierra (Shen et al., 2011), en la cual se produjo la dramática desaparición de multitud de grupos y especies, habiéndose calculado un descenso de la diversidad de entre el 80-96% en las comunidades marinas, y la desaparición de entre el 60-70% de las familias de tetrápodos terrestres (Sahney y Benton, 2008) (Fig. 1.1).

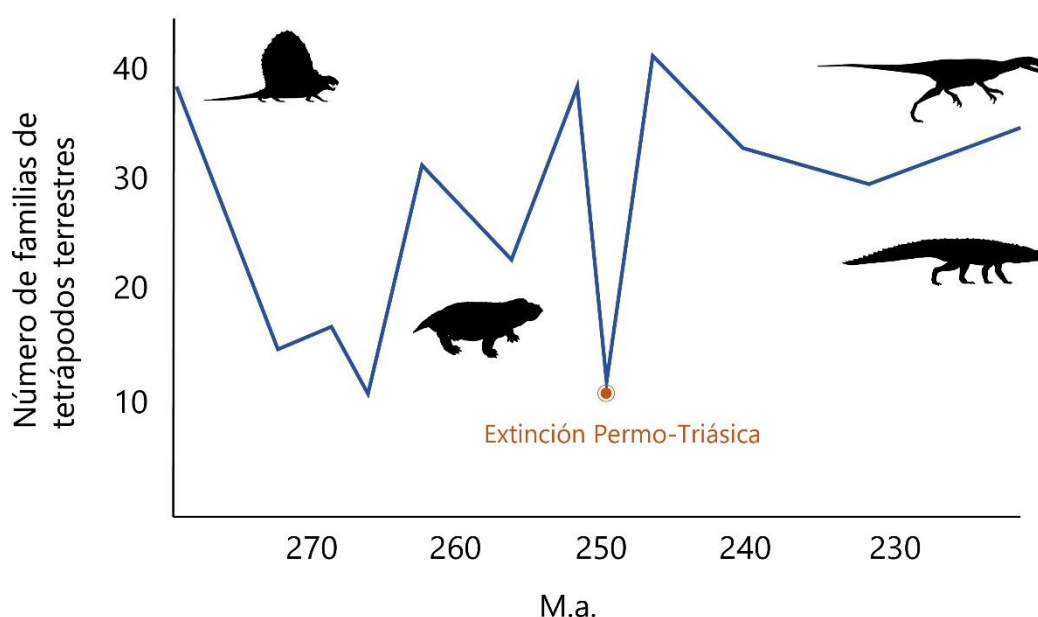


Figura 1.1. Número de familias de tetrápodos terrestres durante finales del Pérmico (299-252 M.a.) e inicios del Triásico (252-201 M.a.). Modificado de Sahney y Benton, 2008. Siluetas de <https://www.phylopic.org>. Crédito a Oscar Alcober, Ricardo Martínez, Nobu Tamura y Dmitry Bogdanov.

Tras la extinción pérmica, algunos de los linajes supervivientes experimentaron una gran diversificación, gracias a la multitud de nichos ecológicos disponibles tras la recuperación de los ecosistemas en el Triásico Inferior (Marsicano et al., 2015). Este hecho provocó que aparecieran multitud de nuevos linajes durante el Triásico, algunos de los cuales no sobrevivirán a la extinción fini-triásica, mientras que otros dominarán los ecosistemas terrestres durante el Mesozoico (p. ej. pterosaurios, dinosaurios no avianos, cocodrilomorfos)

y el Cenozoico (p. ej. mamíferos, dinosaurios avianos, cocodrilos, tortugas) (Marsicano et al., 2015).

Es durante el Triásico cuando aparece el clado Ornithodira (Gauthier, 1986), que engloba tanto a pterosaurios como dinosauromorfos, incluyendo estos últimos al superorden Dinosauria. El origen temporal exacto de los dinosauromorfos y dinosaurios es difícil de localizar, y es motivo de debate cada vez que se realiza un nuevo descubrimiento relacionado con la radiación de estos animales. Hay diversas hipótesis sobre cómo fue el origen de los dinosauromorfos y dinosaurios, algunas de las cuales proponen que los primeros dinosauromorfos aparecieron poco después de la extinción permo-triásica, y no fue hasta el Triásico Superior cuando aparecen verdaderamente los dinosaurios; mientras que otras sitúan la aparición de dinosauromorfos y la radiación de los dinosaurios muy cercanas en el tiempo, durante el Triásico Superior (Marsicano et al., 2015). Uno de los principales problemas a este respecto es que, a pesar de que los dinosaurios dominarían gran parte de los ecosistemas terrestres durante el Jurásico y Cretácico, durante el Triásico fueron integrantes minoritarios de las comunidades, por lo que sus evidencias paleontológicas en este periodo son escasas y, en muchos casos, fragmentarias (Langer et al., 2009). Algunas de las últimas investigaciones realizadas sitúan el origen y radiación de los dinosauromorfos en la base del Triásico Superior (236 M.a.) y tan solo 5 M.a. más tarde aparecen los primeros dinosaurios (Marsicano et al., 2015). En este momento, las faunas de dinosauromorfos y dinosaurios eran minoritarias respecto a otros grupos de tetrápodos terrestres, encontrándose los ecosistemas dominados principalmente por sinápsidos (Marsicano et al., 2015). La inestabilidad climática y la elevada actividad volcánica que llevó a la extinción del final del Triásico (Hautmann, 2012) produjo inestabilidades en los ecosistemas del Triásico Superior, lo que permitió que en algunas zonas (como las altas latitudes del supercontinente Gondwana), los dinosauromorfos y dinosaurios comenzaran a ser los tetrápodos dominantes en estos ecosistemas terrestres apenas 15 M.a. después de su primera aparición (Marsicano et al., 2015). En estas zonas, los dinosaurios ya son numéricamente abundantes y morfológicamente variados, lo que se refleja en una radiación importante (Kent et al., 2014). Esto contrasta con otras áreas del planeta, como latitudes bajas de Laurasia, donde la presencia de los dinosaurios en las faunas terrestres sigue siendo reducida hasta el límite Triásico-Jurásico (Olsen et al., 2002; Irmis, 2010). Las investigaciones realizadas hasta la fecha parecen apuntar hacia una aparición tardía de dinosauromorfos y dinosaurios durante el Triásico, y una rápida radiación en algunas zonas durante el Triásico Superior, mientras que en otras permanecieron como integrantes minoritarios de los ecosistemas hasta el inicio del Jurásico, momento a partir del cual se convertirán en los tetrápodos dominantes de los ecosistemas terrestres durante 135 M.a.

Esta radiación de los dinosaurios durante el Mesozoico dará lugar a multitud de grupos con variadas morfologías, modos de vida y alimentación, lo que les permitirá ser uno de los grupos de vertebrados más exitosos de la historia de la vida. El término Dinosauria fue definido por Sir Richard Owen en 1842 para incluir algunos restos descubiertos años antes, como los pertenecientes a *Megalosaurus* o *Iguanodon*. Con el aumento de los descubrimientos de restos clasificados dentro del clado Dinosauria, se fueron creando nuevos grupos taxonómicos que permitieran clasificar la gran variedad de formas que mostraban los restos óseos de estos animales. En 1887, Harry G. Seeley, mediante la comparación de diferentes restos de dinosaurios, los dividió en dos grandes grupos en función de la morfología de su cadera, denominándolos Ornithischia (cadera de ave) y Saurischia (cadera de reptil). La región pélvica de estos animales presentaba tres huesos: ilion, isquion y pubis. Seeley observó que algunos de ellos poseían una disposición de estos huesos con el pubis y el isquion orientados hacia la zona ventro-caudal (Fig. 1.2), a los que denominó Ornithischia, por la similitud con la cadera de las aves actuales; mientras que otros presentaban el pubis orientado hacia la zona ventro-cranial y el isquion hacia una zona ventro-caudal (Fig. 1.2), a los que denominó Saurischia, por el parecido con la cadera de los “reptiles” actuales. A pesar de las acertadas observaciones de Seeley, resulta curioso saber que será un grupo dentro de Saurischia el que dará lugar a las aves, que mostrarán una convergencia con el orden Ornithischia en cuanto a la disposición de estos huesos pélvicos, a pesar de no estar tan estrechamente emparentados.

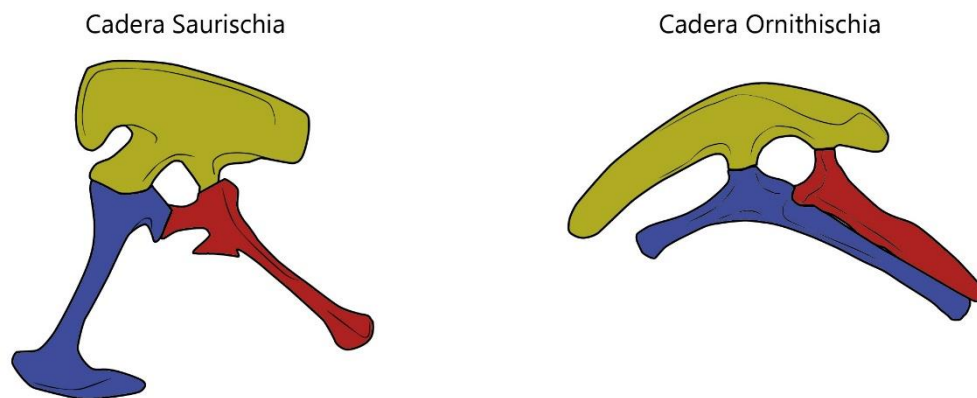


Figura 1.2. Morfologías y orientaciones generales de los huesos pélvicos en Saurischia y Ornithischia. Amarillo: Ilion; Azul: Pubis; Rojo: Isquion.

Esta gran subdivisión de los dinosaurios ha sido mantenida a lo largo de las décadas, aunque, recientemente, algunas filogenias alternativas han sugerido una clasificación diferente (e.g Baron et al., 2017). A pesar de estas nuevas clasificaciones, a día de hoy la división de los dinosaurios en Saurischia y Ornithischia sigue siendo la opción más fiable a falta de nuevos descubrimientos (Langer et al., 2017), especialmente de dinosaurios basales, que podrían

modificar la filogenia del grupo. El problema radica en lo comentado anteriormente, y es que, a pesar de que el Triásico es uno de los periodos mejor muestreados del Mesozoico (Wang y Dodson, 2006), en este tiempo los dinosaurios no eran abundantes, exceptuando algunas zonas concretas en el Triásico Superior, lo que lleva a que los hallazgos de dinosaurios sean escasos. El orden Saurischia agruparía tanto a los dinosaurios carnívoros estrictos y las aves actuales (terópodos), como a dinosaurios herbívoros principalmente cuadrúpedos (sauropodomorfos), entre los cuales se encuentran los mayores vertebrados terrestres de la historia (Fig. 1.3). Por su parte, el orden Ornithischia incluye una gran variedad de dinosaurios principalmente herbívoros, e incluye a los ceratopsios, paquicefalosaurios, tireóforos y ornitópodos (Fig. 1.3).

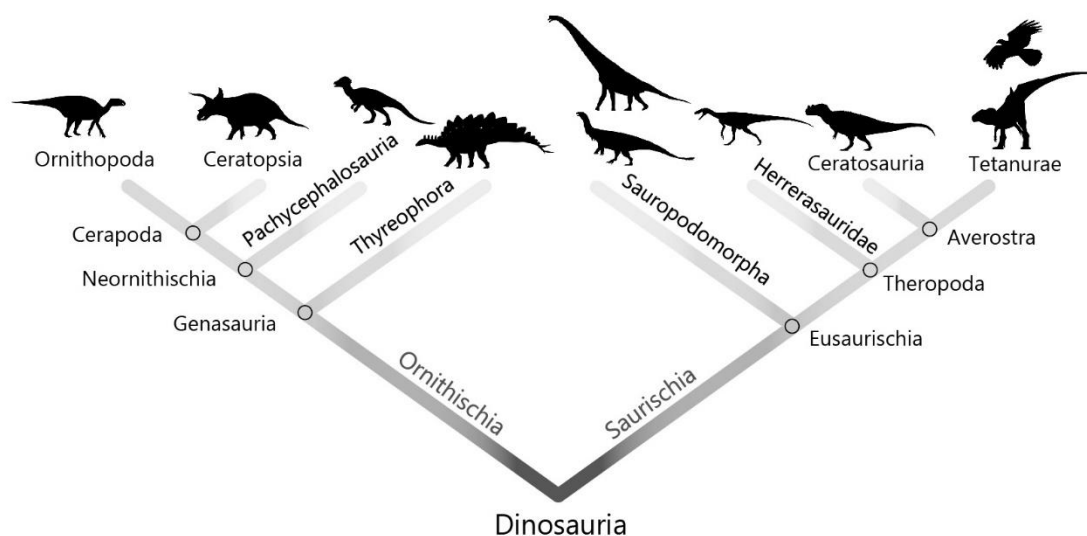


Figura 1.3. Filogenia simplificada de Dinosauria, mostrando los principales grupos dentro de Saurischia y Ornithischia. Siluetas de <https://www.phylopic.org>. Crédito a Scott Hartman, Iain Reid, Tasman Dixon, Emily Willoughby, Jagged Fang Designs y Sean McCann.

A lo largo de esta tesis doctoral, se hará referencia a algunos de estos grupos mencionados, en especial a aquellos grupos que se encuentran presentes en Iberia durante el Cretácico Inferior. La diferencia de grupos presentes en unos continentes y otros es debida a la dispersión de los dinosaurios a lo largo del Mesozoico, lo que provocó que aparecieran y se desarrollaran grupos diferentes en función de las zonas. Principalmente, en esta tesis doctoral se hablará de los siguientes grupos:

- Ornithopoda (Marsh, 1881): Actualmente, el suborden Ornithopoda se define como el clado más inclusivo que contiene a *Iguanodon bernissartensis* (Boulenger, 1881) pero no a *Pachycephalosaurius wyomingensis* (Gilmore, 1931) ni a *Triceratops horridus* (Marsh, 1881) (Madzia et al., 2021). Se trata de un grupo de ornitisquios que experimentaron una gran diversificación y éxito, especialmente durante el Cretácico, extinguiéndose al final de este periodo. Eran dinosaurios principalmente bípedos o cuadrúpedos facultativos, de alimentación herbívora, en los que aparecieron especializaciones importantes en el aparato masticador de algunos grupos (*Hadrosauridae*). Su origen, como el de los dinosaurios en general, es controvertido principalmente por la dificultad de definir algunos de sus miembros más basales, lo cual se evidencia en los análisis filogenéticos llevados a cabo en las últimas décadas (Madzia et al., 2021).

Su rango temporal abarca desde el Jurásico Medio al final del Cretácico (Díaz-Martínez et al., 2015a) y presentaron una gran expansión a nivel global, habiéndose hallado restos de estos dinosaurios en todos los continentes, si bien es cierto que parece que eran más abundantes en el hemisferio norte. Comenzaron como animales bípedos fitófagos de pequeño-mediano tamaño, sin embargo, la diversificación que experimentaron durante el Cretácico dio lugar a una gran variedad de tamaños, e incluso modificaciones en su modo de locomoción (Fig. 1.4). La funcionalidad de sus extremidades anteriores les permitía a algunas especies desplazarse tanto de forma bípeda como cuadrúpeda. Las formas de mayor tamaño ( $\geq 10$  m) y robustez aparecen en algunos miembros derivados del clado Ankylopollexia, mientras que otros grupos mantienen tamaños más reducidos (2-4 m) y cuerpos más gráciles, como el clado Dryosauridae.

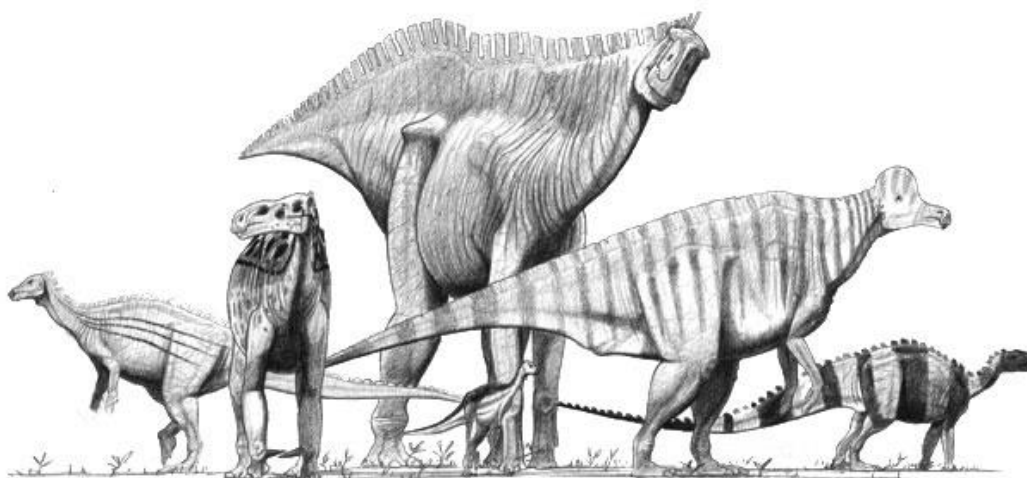


Figura 1.4. Variedad de formas y tamaños dentro del clado Ornithopoda. De izquierda a derecha: *Camptosaurus*, *Iguanodon*, *Shantungosaurus* (fondo), *Dryosaurus* (frente), *Corythosaurus*, *Tenontosaurus*. Ilustración de John Conway, <http://palaeo.jconway.co.uk>.

-Sauropoda (Marsh, 1878): El clado Sauropoda se puede definir como el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte y Powell, 1980) pero no a *Melanorosaurus readi* (Haughton, 1924)(Yates, 2007). Pertenece al orden Saurischia, y en él se encuentran los mayores vertebrados terrestres de la historia de la Tierra (Sander et al., 2011). Aunque su distribución generalizada se produce a principios del Jurásico, es probable que los primeros saurópodos aparecieran a finales del Triásico, a partir de algunos grupos de sauropodomorfos que aparecen en la base del Triásico Superior (Sander et al., 2011). A partir del Jurásico Inferior se convierten en integrantes importantes de las faunas terrestres hasta finales del Cretácico, dominando muchos de los ecosistemas durante gran parte del Mesozoico (Sander et al., 2011; Bates et al., 2016). Una de las principales características de este grupo de dinosaurios desde su evolución temprana es la adquisición de grandes masas corporales, lo cual se mantuvo a lo largo de toda su existencia (Dodson, 1990). Presentan un plan corporal único entre los tetrápodos terrestres, eran animales cuadrúpedos graviportales, con el peso soportado por extremidades en posición columnar, si bien es cierto que, excepto algunos casos aislados, las extremidades posteriores poseían una mayor influencia en el soporte corporal (Sander et al., 2011). Una de sus características más llamativas es la presencia de cuellos y colas musculares y de gran longitud,



así como cráneos de pequeño tamaño en comparación al resto del cuerpo. Las vértebras presacras de estos animales presentan una importante neumaticidad (Wilson, 1999), lo cual probablemente les permitiera alcanzar grandes tamaños limitando el exceso de peso. Hay que mencionar que se han realizado hallazgos de “saurópodos enanos”, posible producto de procesos de enanismo insular; pero incluso estos saurópodos de pequeño tamaño podrían superar fácilmente los 500 kg de peso (Sander et al., 2011 y referencias incluidas). Dentro de los saurópodos se pueden distinguir diferentes grupos (Fig. 1.5), algunos de los cuales representan radiaciones locales como el grupo basal Mamenchisauridae, que presentaban cuellos excepcionalmente elongados (Sander et al., 2011). Los grupos más exitosos y que dominaron gran parte de los continentes se encuentran dentro del clado Neosaurópoda, en el que se pueden diferenciar dos grupos principales: Diplodocoidea y Macronaria. Dentro de este último se encuentran tanto los braquiosáuridos como los titanosauriformes, que fue el clado más exitoso de los saurópodos durante el Cretácico (Curry Rogers, 2005).

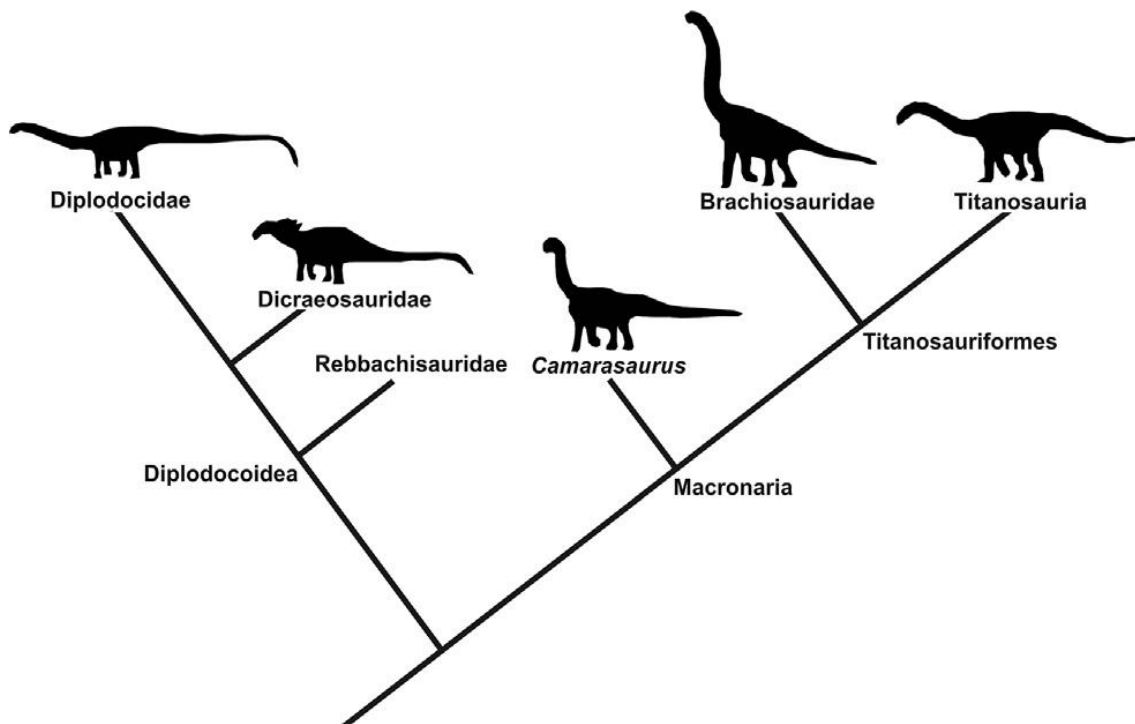


Figura 1. 5. Cladograma simplificado de Neosaurópoda. Tomado de Faria et al., 2015.

- Theropoda (Marsh, 1881): Puede definirse como el clado más inclusivo que contiene a *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758) pero no a *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte y Powell, 1980) (Serenó, 2005). Este clado se encuentra formado por dinosaurios bípedos e incluye a las aves actuales y a los dinosaurios no avianos carnívoros estrictos (Hendrickx et al., 2015), si bien es cierto que algunas especies pudieron sufrir cambios en su dieta, adoptando estrategias herbívoras (Kirkland et al., 2005; Zanno y Makovicky, 2011) u omnívoras (Holtz et al., 2000; Lee et al., 2014; Larson et al., 2016). Aparecen en el registro en el Triásico Superior como parte minoritaria de las faunas terrestres, pero rápidamente adquieren una distribución global, encontrándose en el

Jurásico Inferior en todos los continentes (Tykoski y Rowe, 2004). Fueron el grupo de tetrápodos depredadores más exitoso durante el Jurásico y Cretácico, a pesar de lo cual gran parte de ellos desaparecieron al final del Cretácico. Durante el Jurásico, probablemente ya en el Jurásico Medio, un grupo de terópodos se especializó dando lugar a las aves, único grupo de dinosaurios que sobrevivió a la extinción del final del Cretácico y ha llegado hasta la actualidad (Foth y Rauhut 2013; Hendrickx et al., 2015). Los dinosaurios terópodos no avianos sufrieron relativamente pocos cambios en su plan corporal a lo largo del Mesozoico, siendo animales bípedos, con extremidades anteriores reducidas en muchos casos (excepto, por ejemplo, el caso de Therizinosauria) y grandes cráneos en relación al resto del cuerpo, en los cuales se presentan las principales diferencias dentro del grupo (Hendrickx et al., 2015). Se trata de uno de los grupos de dinosaurios más estudiados, y precisamente esta variabilidad en algunos de sus rasgos más característicos ha hecho que la clasificación dentro del grupo varíe a lo largo del tiempo (Fig. 1.6). Las faunas de terópodos muestran diferencias importantes especialmente en su registro cretácico, debido a la diversificación y aparente aislamiento geográfico, que provocó que grupos dominantes en Laurasia como el clado Tyrannosauridae no se encuentren presentes, o al menos no con tal variedad y abundancia, en el Jurásico y Cretácico de Europa. Los principales grupos de terópodos no avianos que aparecen en Europa son la familia Megalosauridae en el Jurásico y las familias Charcharodontosauridae y Spinosauridae en el Cretácico. Sin embargo, algunos descubrimientos han sugerido la presencia de otras familias como Ceratosauridae tanto en el Jurásico como en el Cretácico (Hendrickx y Mateus, 2014; Malafaia et al., 2017; Pérez-García et al., 2020).

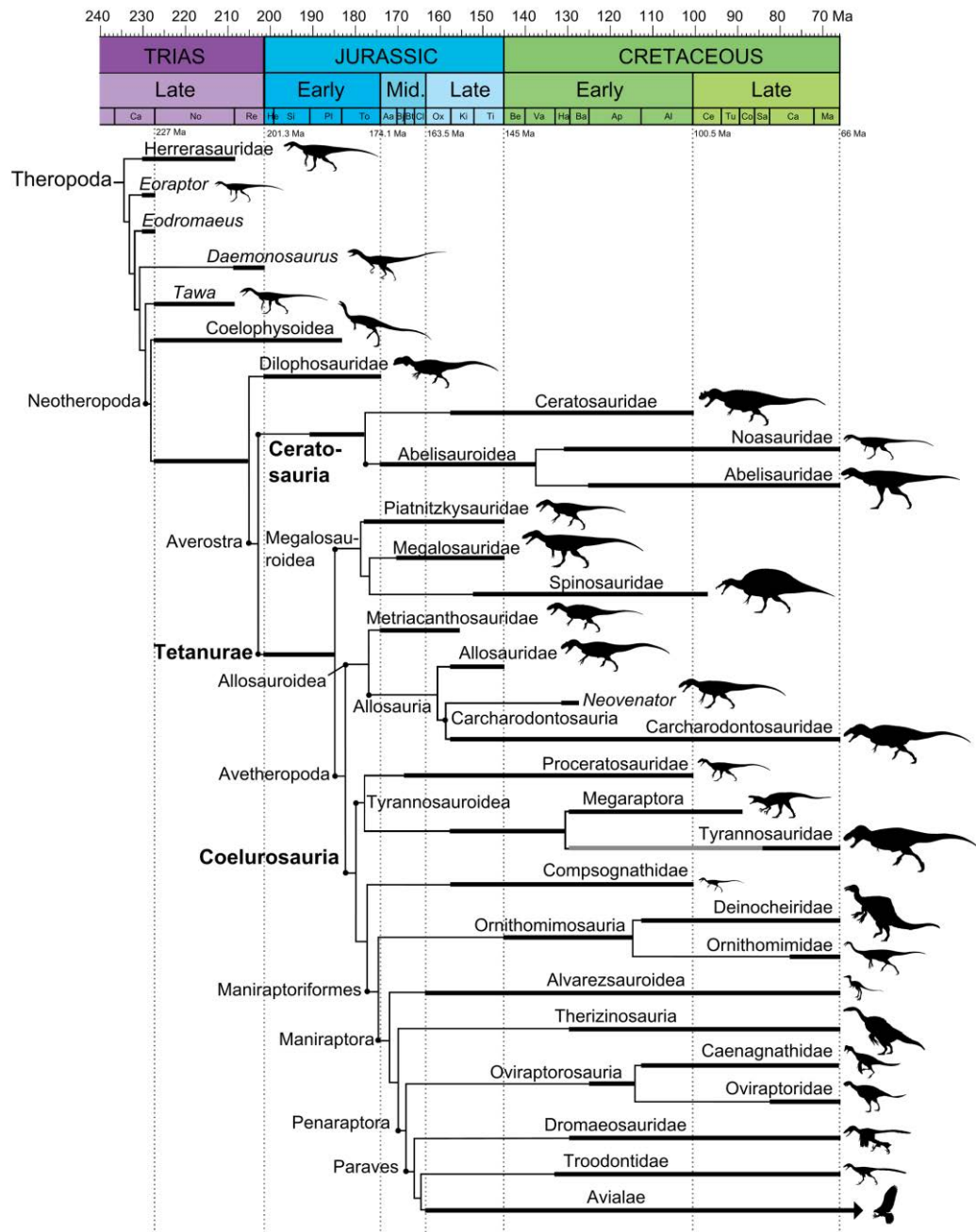


Figura 1.6. Filogenia y distribución temporal de los principales clados de Theropoda. Tomado de Hendrickx et al., 2015.

### 1.2. Las icnitas y su variabilidad morfológica

La presente tesis doctoral se basa en el estudio de las icnitas de dinosaurios no avianos, por lo que es necesario realizar una breve introducción a las principales características de este registro fósil, las cuales serán desarrolladas más adelante en los sucesivos capítulos. Las icnitas son las evidencias de interacción entre los organismos del pasado, en este caso concreto dinosaurios

no avianos, y su entorno. Esto las convierte en un tipo de registro fósil de gran utilidad por la información que puede proporcionar, pero también las convierte en un objeto de estudio con algunas problemáticas. Ambos, pros y contras del estudio de las icnitas radican en la gran variedad de factores que influyen en su formación y, por tanto, en su morfología y características generales (Pérez-Lorente, 2001). Como es lógico, uno de los principales factores que influyen en la morfología de las icnitas es el organismo que las produce. En el caso de los dinosaurios no avianos, la variabilidad en la morfología del autopodio y el tipo de locomoción (bípeda, cuadrúpeda o cuadrúpeda facultativa) serán importantes a la hora de definir los tipos de icnitas. Las características anatómicas del autopodio y el tipo de locomoción se ven reflejadas en la morfología de las icnitas, lo que ha llevado a correlacionarlas con diferentes taxones de dinosaurios (Dollo, 1906). Sin embargo, hay que destacar que la clasificación de taxones e icnotaxones responde a criterios diferentes, y aunque en ocasiones y de forma general algunos tipos de icnitas pueden correlacionarse con grupos de animales, no es posible establecer una correlación exacta entre ellos. Esta problemática se acentúa cuando se observa que, debido a la evolución funcional del autopodio dentro de los dinosaurios no avianos, las características de este pueden ser convergentes en determinados grupos (Fig. 1.7), por ejemplo, dentro de los dinosaurios bípedos como terópodos y ornitópodos (Moratalla, 1997).






















S A U R I S C H I A	SAUROPODOMORPHA			<i>Otozoum</i> Hitchcock, 1847
	SAUROPODA			<i>Parabrontopodus</i> Lockley, Farlow y Meyer, 1994
				<i>Brontopodus</i> Farlow, Pittman y Hawthorne, 1989
THEROPODA			<i>Eubrontes</i> Hitchcock, 1845	
			<i>Grallator</i> Hitchcock, 1858	
O R N I T H I S C H I A	ORNITHOPODA			<i>Iguanodontipes</i> Sarjeant, Delair y Lockley, 1998
				<i>Dinehichnus</i> Lockley, Santos Meyer y Hunt, 1998
	THYREOPHORA			<i>Stegopodus</i> Lockley y Hunt, 1998
			<i>Tetrapodosaurus</i> Sternberg, 1932	
MARGINOCEPHALIA			<i>Ceratopsipes</i> Lockley y Hunt, 1995	
		?	No se conocen	

Figura 1.7. Icnitas asignadas a los diferentes grandes grupos de dinosaurios no avianos. Tomado de Díaz-Martínez, 2013.

A grandes rasgos, la gran variedad morfológica de icnitas de dinosaurios no avianos pueden relacionarse con algunos grandes grupos (Fig. 1.7), aunque la diferenciación de algunos tipos de icnitas concretas presenta problemáticas asociadas a la convergencia anteriormente mencionada (e.g. Castanera et al., 2018). Debido a que los estudios realizados en esta tesis doctoral se basan en yacimientos de icnitas del Cretácico Inferior de la Península Ibérica, los tipos de icnitas que van a ser tratados en los sucesivos capítulos se ven restringidos a tres grandes grupos: icnitas terópodos, ornitópodos y saurópodos.

- Icnitas terópodos (Fig. 1.8): Las icnitas producidas por terópodos, según Romero-Molina et al., 2003 poseen las siguientes características: icnitas mesaxónicas tridáctilas, o tetradáctilas en casos de impresión del *hallux* o dedo I; impresiones digitales elongadas e individualizadas de terminación aguda/acuminada; evidencia de más de una almohadilla plantar por impresión digital; ángulo reducido entre los dedos II y III y en general menor que entre los dedos III y IV; en caso de existir impresión de la zona metatarsofalángica (talón), esta es prominente y normalmente formando un ángulo agudo o de forma bilobada en caso de preservarse también la impresión de la almohadilla plantar del dedo II; icnitas en general más largas que anchas y de envoltente ovalada/elipsoidal. Cuando estas icnitas forman rastros, evidencian una locomoción bípeda, mostrando solo impresiones del autopodio de las extremidades posteriores.

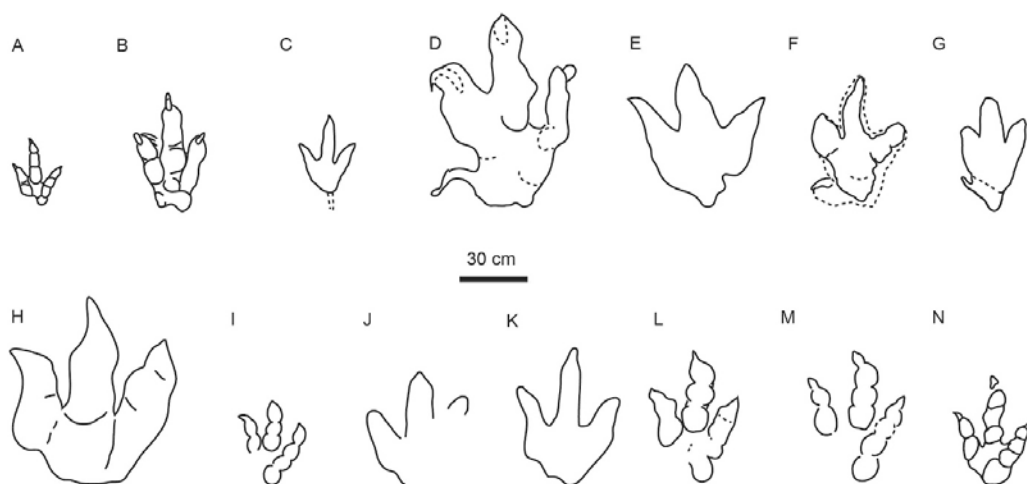


Figura 1.8. Variabilidad morfológica de algunos icnotaxones de afinidad terópoda de gran tamaño. A) *Kayentapus*; B) *Eubrontes*; C) *Irenesauripus*; D) *Tyrannosauripus pillmorei*; E) *Bellatoripes fredlundii*; F) *Bueckeburgichnus maximus*; G) *Euthynichnium lusitanicum*; H) *Iberosauripus grandis*; I) *Megalosauripus uzbekistanicus*; J,K,N) similar a *Megalosauripus*; L,M) *Megalosauripus*. Tomado de Razzolini et al., 2016.

- Icnitas ornitópodas (Fig. 1.9): Las icnitas ornitópodas, según Romero-Molina et al., 2003, presentan las siguientes características: icnitas mesaxónicas tridáctilas o tetradáctilas; impresiones digitales relativamente cortas, gruesas y con terminaciones redondeadas; evidencias de una sola almohadilla plantar por impresión digital; la impresión de la zona metatarsofalángica (talón) amplia y redondeada, normalmente compuesta por la impresión de una gran almohadilla plantar; icnitas en general más anchas que largas y de envoltorio subcircular. Cuando las icnitas forman rastros pueden evidenciar locomoción bípeda o cuadrúpeda, apareciendo en este último caso impresiones tanto del autopodio de las extremidades delanteras como traseras.

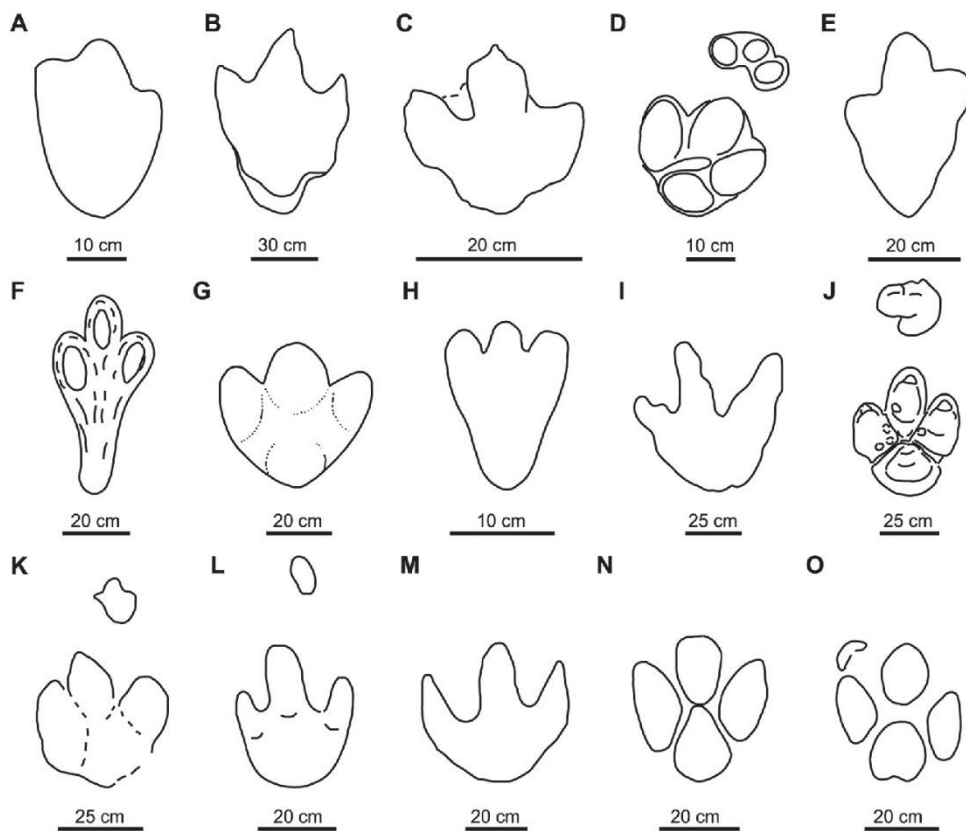


Figura 1.9. Diferentes morfologías de icnotaxones de gran tamaño de afinidad ornitópada. A) *Akmechetosauropus makhkamovi*; B) *Amblydactylus gethingi*; C) *Amblydactylus kortmeyeri*; D) *Apulosauripus federicianus*; E) *Babatagosauropus bulini*; F) *Bonaparteichnium tali*; G) *Brachyguanodonipus prejanensis*; H) *Camptosaurichnus fasolae*; I) *Camptosauropus vialovi*; J) *Caririchnium magnificum*; K) *Caririchnium leonardii*; L-M) *Caririchnium protohadrosaurichnos*; N) *Caririchnium lotus*; O) *Caririchnium kyoungsookimi*. Modificado de Díaz-Martínez et al., 2015a.

- Icnitas saurópodas (Fig. 1.10): En general, muestran impresiones de los autopodios de las extremidades delanteras y traseras debido a su locomoción cuadrúpeda. Las impresiones del autopodio trasero muestran morfologías más o menos conservativas,

con formas subtriangulares e impresión de tres a cuatro falanges ungueales orientadas anterolateralmente y decrecientes en tamaño (Castanera et al., 2016). Sin embargo, las impresiones del autopodio delantero muestran variaciones morfológicas a lo largo del tiempo, derivadas de la evolución de los diferentes grupos de saurópodos. Estas morfologías varían según Castanera et al., 2016 desde: 1) morfologías elipsoidales con impresión de la falange ungueal del dedo I (Jurásico Medio); 2) formas arriñonadas con impresión de la falange ungueal del dedo I o 3) impresiones de morfología arriñonada sin impresión de la falange ungueal del dedo I (Jurásico Superior y Cretácico Inferior); y 4) impresiones en forma de herradura (Cretácico).

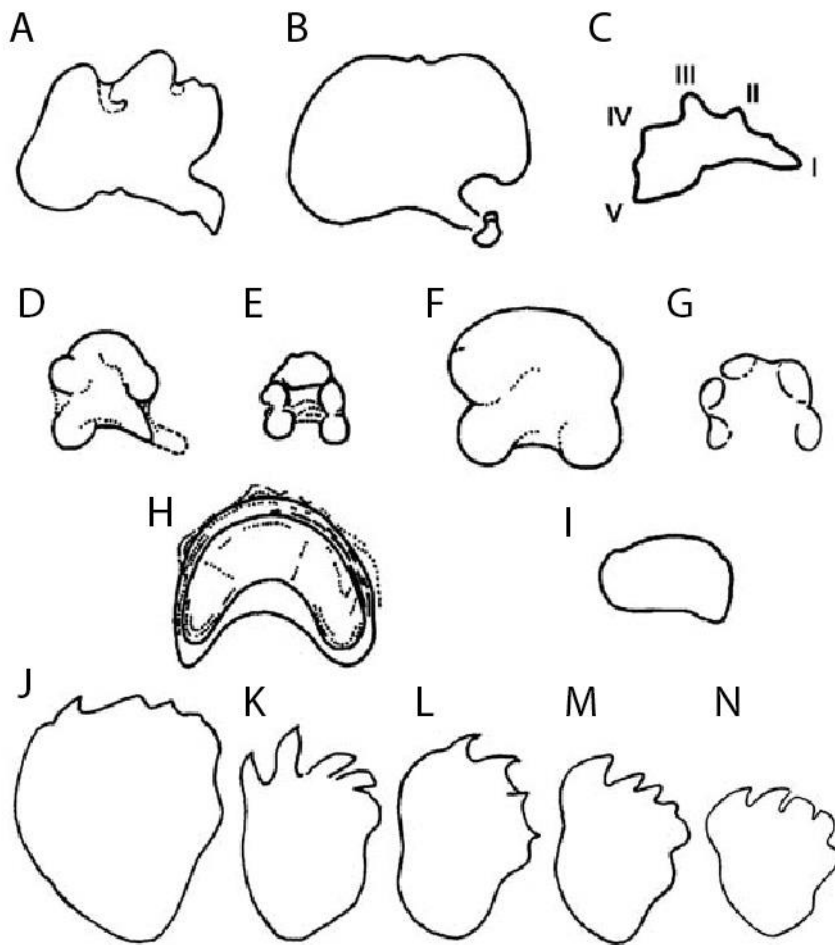


Figura 1.10. Variabilidad morfológica de las icnitas de afinidad saurópoda. A-I.) Impresiones del autopodio delantero; J-M) Impresiones del autopodio trasero. Tomado de Santos et al., 2009.

Estas morfologías dependen principalmente de la morfología autopodial de los dinosaurios productores, y se consideran morfologías próximas a las ideales para su caracterización icnotaxonómica. Sin embargo, la forma de las icnitas no sólo depende de los rasgos anatómicos del productor, sino que su formación involucra múltiples factores que pueden afectar a las características resultantes de la huella producida y, por tanto, a la icnita final. Entre los

principales factores involucrados en su formación y que pueden afectar a las morfologías, se encuentran:

- Comportamiento del productor: Un mismo productor puede generar huellas de diferente morfología en función de su comportamiento, de la misma forma que diferentes productores pueden producir huellas similares cuando presentan el mismo comportamiento (p. ej. natación) (Bromley, 1996). Esto puede generar situaciones en las que, por ejemplo, icnitas pertenecientes a un mismo rastro sean clasificables dentro de distintos icnotaxones o icnitas pertenecientes al mismo icnotaxón pueden haber sido producidas por dos productores de grupos taxonómicos diferentes.
- Diferentes condiciones del sustrato: La morfología de las huellas formadas por un productor depende en gran medida de las características plásticas del sustrato (Pérez-Lorente, 2001). Factores como la cohesión del sustrato o el contenido en agua pueden conllevar la formación de huellas diferentes, en las que se pueden dar procesos como el colapso de barro, que enmascaran la morfología real del autopodio.
- Interferencia de rastros: En muchas ocasiones, las superficies icnológicas muestran multitud de rastros producidos por un mismo o varios productores diferentes (Lockley y Conrad, 1989). Aquellas icnitas que han sido formadas en primer lugar pueden quedar afectadas por otras que se produzcan con posterioridad, así como la morfología de las huellas producidas en último momento pueden verse afectadas por la morfología previa del sustrato, definido por huellas anteriores.
- Procesos sedimentarios: Una vez es formada una huella, el relieve generado queda sujeto a diferentes procesos que pueden afectar su morfología original o, incluso, no dejar evidencia de su existencia. La erosión o la pérdida de humedad del sedimento, que puede conllevar la formación de grietas de retracción o desecación (Scott, 2005), afectarán la morfología de la huella.
- Procesos diagenéticos: Incluso cuando una huella no ha sido excesivamente afectada por los anteriores factores mencionados, los procesos diagenéticos o incluso tectónicos que ocurren tras su enterramiento pueden afectar a su morfología, deformándola y modificándola. La mera compactación de la roca durante la diagénesis afecta en el relieve de las icnitas y puede difuminar o afectar a algunas de sus características, por lo que cabe tener en cuenta que la morfología de una icnita nunca será igual a la de la huella original.





## CAPÍTULO 2. TERMINOLOGÍA Y METODOLOGÍA

## 2.1. Terminología

En la presente tesis doctoral se han estudiado diversos yacimientos de icnitas de La Rioja, con el objetivo de extraer información relativa a la etología de sus productores. El desarrollo de los estudios paleoicnológicos ha llevado a la definición de diversos términos relativos a este registro fósil, los cuales serán aclarados a continuación. El término icnita se utilizará en el texto sensu Gámez y Liñán, 1996, los cuales definen icnitas como “las pistas individuales de locomoción de un vertebrado”. Un problema que existe en icnología de vertebrados es que, aunque se utilizan algunos términos técnicos (como icnita) que no son de uso habitual en el lenguaje, sí que son utilizados otros de uso habitual, que pueden llevar a confusión. En gran parte de la bibliografía en castellano referente a esta disciplina, se utilizan muchas veces como sinónimos los términos huella, icnita o pisada (Casamiquela, 1964; Gámez y Liñán, 1996; Pérez-Lorente, 2001). De forma aclaratoria, en esta tesis se ha intentado utilizar el término icnita para referirse al elemento fósil patrimonial, mientras que el término huella ha sido utilizado para hacer referencia al producto original de la interacción autopodio-sedimento, previo a los procesos diagenéticos que llevaron a su fosilización. Aunque en estudios icnológicos sobre materiales más recientes esto podría generar un problema, por el hecho de dónde situar el límite entre icnita y huella, en este caso concreto no debería generar problemáticas por la edad y características de las icnitas estudiadas.

Por encima de la escala individual de icnita, se encuentra el término rastro, que se utilizará como la agrupación de icnitas consecutivas producidas por un mismo individuo durante su locomoción. Las icnitas son el producto de una serie de procesos complejos que involucran tanto el momento exacto de su formación como los procesos sedimentarios y diagenéticos posteriores a la producción de las huellas. Esto puede llevar a que se presenten en una amplia variedad de tipologías, las cuales se encuentran condicionadas en gran medida por el nivel sedimentario que las contiene (Fig. 2.1).

En primer lugar, y como tipología más conceptualmente evidente, se encuentran las huellas o icnitas reales, que son aquellas formadas en la interfase aire-sedimento, conservadas en el nivel exacto en el que interactuó el autopodio del animal (Leonardi, 1997; Piñuela, 2000; Díaz-Martínez et al., 2009). Este tipo de icnitas aportan información importante relativa a las características anatómicas del autopodio, por ser la impresión directa de este en el sustrato. Esto lleva a que posean una serie de rasgos que han permitido a algunos autores establecer una serie de características propias de este tipo de icnitas (Leonardi, 1997):

- Impresión directa de algunas estructuras anatómicas del autopodio, como pueden ser marcas de escamas, piel o garras.
- Estructuras de colapso de barro relacionadas con la exposición subaérea. Conviene analizarlas en detalle para descartar que las deformaciones presentes no se hayan producido por otros procesos en niveles inferiores a la interfase aire-sedimento.
- Estructuras sedimentarias presentes en el nivel en el que se encuentran las icnitas, y se ven afectadas por ellas o viceversa. Este tipo de estructuras son típicamente las marcas de lluvia o las grietas de retracción o desecación de barro, que muchas veces se encuentran en las superficies icnológicas y poseen un origen común en condiciones de exposición subaérea.
- Icnitas con morfologías muy definidas y con bordeas angulosos también son un rasgo importante a la hora de determinar si se trata de icnitas reales o si fueron producidas por la carga generada en niveles inferiores a la interfase aire-sedimento.

Como menciona Díaz-Martínez et al., 2009, las icnitas reales, a pesar de haberse formado en las condiciones propuestas, pueden no presentar ninguna de estas estructuras mencionadas debido a diversos factores, como puede ser el desdibujado de la morfología de la huella producido por los efectos climáticos posteriores a la producción de esta. Dentro de las icnitas reales, se pueden mencionar algunos subtipos como el de las estampas (Requeta et al., 2006-2007) que se caracterizan por presentar estructuras directas (Gatesy, 2003) y por reflejar fielmente la morfología de la parte inferior del autopodio. Con características bastante diferentes a las de las estampas, se pueden encontrar icnitas reales en las que no se puede o es difícilmente reconocible la morfología autopodial, por haberse producido por el hundimiento del autopodio en el sedimento, y muchas veces el consiguiente colapso del barro que enmascara determinadas impresiones anatómicas. El estudio de este tipo de icnitas ha proporcionado información muy importante a pesar de no reflejar características anatómicas reconocibles, ya que sí que reflejan tridimensionalmente los movimientos realizados por el autopodio y las características físicas del sustrato durante su producción (Gatesy et al., 1999; Romero-Molina et al., 2003; Gatesy y Falkingham, 2017, 2020; Falkingham y Gatesy, 2020). Hay que mencionar que, en algunos casos, la penetración del autopodio en el sustrato puede llevar a que este traspase el nivel de sedimento más superficial, afectando también a niveles infrayacentes. Esto puede llevar a que la icnita se encuentra presente en varios niveles sedimentarios, incluyendo el nivel que formaba la interfase aire-sedimento y niveles inferiores. En estos casos, se denomina a este tipo de icnitas subhuellas (Romero-Molina et al., 2003; Díaz-Martínez et al., 2009).

Con respecto a la afectación de niveles inferiores al de interacción directa autopodio-sedimento también pueden aparecer icnitas denominadas calcos (Romero-Molina et al., 2003), producidas por la propagación de las cargas generadas en un nivel superior, y que reflejan características anatómicas del autopodio, aunque pueden aparecer distorsionadas o enmascaradas por el propio proceso de formación. La formación de este tipo de icnitas ha sido analizada por algunos autores, demostrando los complejos procesos que llevan a su formación y que condicionan algunas de las conclusiones que se puede extraer de su estudio morfológico (Falkingham et al., 2011a). La diferenciación de este tipo de icnitas frente a las icnitas reales evitará confusiones en la identificación de los productores, así como en algunas interpretaciones paleobiológicas y ambientales (García-Ramos et al., 1994). En ocasiones, la carga sometida sobre los sucesivos niveles del sustrato provoca la compactación del sedimento en zonas determinadas y/o la indentación de unos niveles dentro de otros; esto puede llevar a que en aquellas zonas donde se ha producido una mayor compactación o penetración (normalmente los puntos en los que pisó el animal), la roca o sedimento resultante sea menos erosionable que el resto del nivel, generando icnitas con morfologías convexas.

Por último, hay que diferenciar aquellas icnitas que se encuentran en niveles superiores a los afectados por el autopodio. El tipo más frecuente son los denominados contramoldes (Gámez y Liñán, 1996), que se generan por el relleno de sedimento de una icnita o huella real. Esto hace que se preserven como negativo de la depresión generada en la interacción autopodio-sedimento, en forma de un hiporrelieve convexo (sensu Gámez y Liñán, 1996). Se denominan también contramoldes al producto en hiporrelieve convexo de la propagación de cargas en niveles inferiores, las cuales pueden producir, por ejemplo, la formación de calcos y contramoldes por debajo del nivel de interacción autopodio-sedimento. Por ello es conveniente analizar estos contramoldes en detalle, para determinar si se trata de contramoldes de huellas o icnitas reales, estampas, calcos o subhuellas.

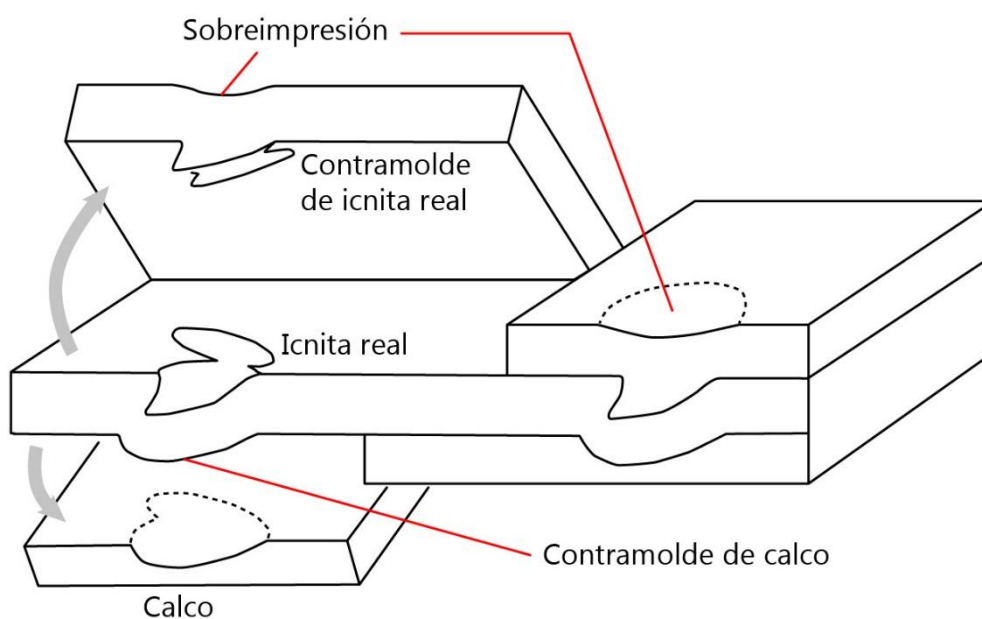


Figura 2.1. Diagrama simplificado de la ubicación de algunas de las tipologías de icnitas en función del nivel sedimentario en el que aparecen (Modificado de Lockley, 1991).

## 2.2. Metodología

A continuación se exponen las metodologías utilizadas en el estudio de las icnitas en los trabajos de esta tesis doctoral, desde las mediciones realizadas a nivel de icnita y de rastro hasta las metodologías utilizadas en el registro tridimensional de los yacimientos analizados.

### 2.2.1. Mediciones

Las mediciones realizadas en los yacimientos de icnitas se suelen realizar en dos escalas diferentes, en caso de ser posible. La medición a pequeña escala se realiza sobre las icnitas individuales, muchas veces para determinar los parámetros que permiten clasificarlas icnotaxonómicamente y ver las diferencias existentes entre ellas. A mayor escala se realizan también mediciones a nivel de rastro, en caso de existir o ser reconocibles en el yacimiento. La realización de ambas escalas de mediciones se ha realizado siguiendo la metodología propuesta por Pérez-Lorente, 2001:

### 2.2.1.1. Medidas en icnitas individuales

*Determinación del punto medio de la huella (Fig. 2.2A):* En primer lugar, se marcan los hipex (inflexión entre los dedos) de los dedos II-III (marca n° 1 en la Fig. 2.2A) y III-IV (marca n° 2 en la Fig. 2.2A). Se unen estos dos puntos como se indica en la figura. La línea trazada interseca con el eje de la huella, y sobre este eje se mide la distancia entre el punto de intersección y el talón (dist.1 en la Fig. 2.2A). Esta distancia obtenida se divide en 3, seleccionándose el primer tercio desde la intersección de la línea trazada entre los hipex y el eje de la huella para definir el punto medio de la huella. En ocasiones, la preservación de las icnitas no permite realizar estos cálculos, pero se necesita un punto en la icnita que permita realizar mediciones a nivel de rastro. En estos casos, se utilizará un punto equivalente a todas las icnitas que lo forman, de forma que las mediciones de relaciones entre ellas sean fiables.

*Longitud (Fig. 2.2B):* Distancia entre el límite proximal de la icnita/huella y el límite distal (normalmente impresión de la última falange del dedo III). Medida en paralelo al eje de la icnita/huella.

*Anchura (Fig. 2.2B):* Distancia entre el punto más medial de la impresión del dedo II y el punto más lateral de la impresión del dedo IV. Medidos en perpendicular al eje de la huella.

*Determinación de los ejes de cada impresión digital (Fig. 2.2B):* La determinación sistemática de los ejes de cada dedo puede ser complicada, ya que es algo que corresponde a un factor anatómico del autopodio y, cuando se estudian las icnitas o las huellas de un animal, se trabaja con la impresión de este en el sedimento. Para la determinación de estos ejes, se ha aproximado la impresión de cada dedo a un círculo deformado a través de un eje, tomándose dicho eje como el eje del dedo. En ocasiones, la impresión de la zona ungueal puede encontrarse orientada en una dirección algo diferente, enmascarando el eje real del dedo. En este tipo de casos, lo ideal es calcular el eje sin tener en cuenta la zona más distal, en caso de presentar una alineación diferente a la del resto de la impresión.

*Ángulo II<sup>^</sup>III (Fig. 2.2B):* Ángulo formado entre el eje de la impresión del dedo II y el eje de la impresión del dedo III.

*Ángulo III<sup>^</sup>IV (Fig. 2.2B):* Ángulo formado entre el eje de la impresión del dedo III y el eje de la impresión del dedo IV.

*Ángulo II<sup>^</sup>IV (Fig. 2.2B):* Ángulo formado entre el eje de la impresión del dedo II y el eje de la impresión del dedo IV. Mencionar que el ángulo entre estas dos impresiones no siempre es la suma de los ángulos II<sup>^</sup>III + III<sup>^</sup>IV, ya que al no converger los 3 ejes en un mismo punto esta medida puede variar.

*Índice mesaxonía (Fig. 2.2C):* Para determinar este índice, primero deben señalarse en la icnita cuatro puntos: Talón (1), puntos más distales de la impresión de cada uno de los dedos sin contar la impresión ungueal (2,3 y 4). Una vez marcados los cuatro puntos, deberán unirse formando un rombo. A su vez, este rombo se dividirá en dos triángulos, un triángulo proximal y un triángulo distal, mediante la unión de los puntos 2 y 4. A continuación, se miden la altura (medida siempre en perpendicular a la base del triángulo) y la base del triángulo distal, que es el principal indicador del índice de mesaxonía. El triángulo se ha sombreado en rojo en la Fig. 2.2C.

*Longitud de las impresiones digitales (Fig. 2.2D):* La longitud de las impresiones digitales debe medirse siempre a lo largo del eje de cada dedo. Para medir la longitud, primero se deben haber marcado: Los ejes de las impresiones digitales y los hipex entre los dedos II-III y III-IV (puntos 1 y 2 en la Fig. 2.2A). Una vez se han ubicado estos caracteres, se trazan líneas perpendiculares a los ejes de cada dedo, que intersecten con el hipex correspondiente. Es decir, para la impresión del dedo II, se creará una perpendicular a su eje, que pase por el hipex de los dedos II-III (punto 1 en la Fig. 2.2A). Para el dedo IV se hará lo mismo, pero con el hipex de los dedos III-IV (punto 2 en la Fig. 2.2A). En el caso de la impresión del dedo III, la unión de los hipex no dará normalmente una perpendicular al eje, pero sí una línea que intersecará con el eje de dicha impresión. Una vez trazadas estas líneas, se mide, para cada impresión digital, la distancia entre el punto donde el eje y las líneas trazadas desde los hipex intersectan, y la parte más distal de cada dedo (sin tener en cuenta la impresión de la zona ungueal).



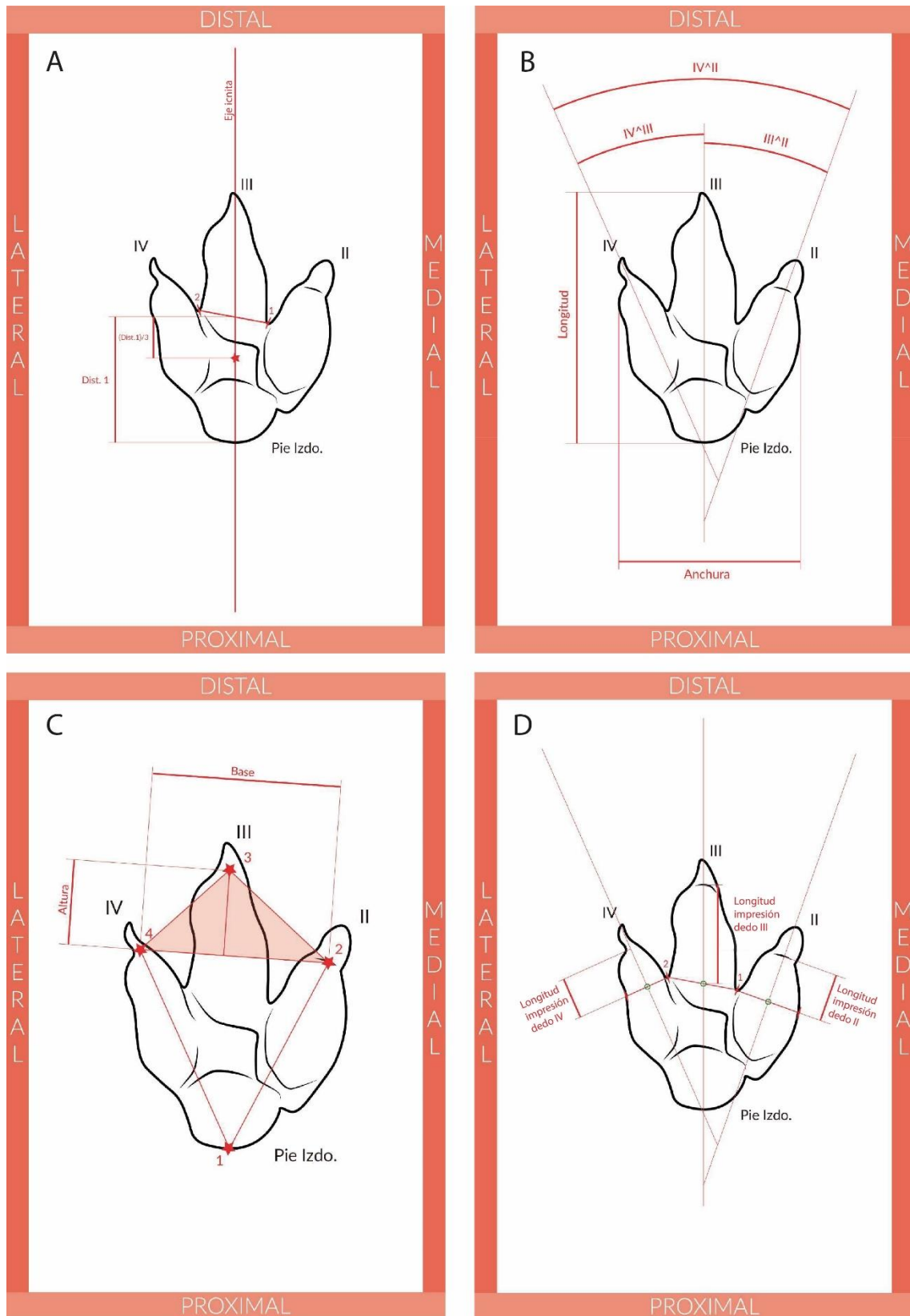


Figura 2.2. Ilustración de las diferentes medidas que se pueden tomar a nivel de icnita. A. Determinación del eje de icnita y punto medio. B. Medición de longitud y anchura de icnita, y ángulos entre las impresiones digitales. C. Índice de mesaxonía. D. Longitud de las impresiones digitales.

2.2.1.2. *Mediciones en rastros*

*Longitud de paso y paso oblicuo (Fig. 2.3):* Se unen los puntos medios (o puntos equivalentes) de dos icnitas consecutivas (una derecha y una izquierda) y se mide dicha distancia. La medición se realiza de forma oblicua a la línea media, de ahí la especificación de “oblicuo”. Se hace para diferenciarla de la medida de “paso”, que se realiza midiendo sobre la línea media la proyección de las huellas.

*Zancada (Fig. 2.3):* Distancia que recorre el pie en un ciclo completo del movimiento de la extremidad. Medida de la distancia entre el centro (o punto equivalente) entre dos icnitas consecutivas del mismo pie.

*Ángulo de paso (AP) (Fig. 2.3):* Ángulo que forman las líneas que unen el centro de tres pisadas sucesivas.

*Línea media (Fig. 2.3):* Primero se debe señalar el punto medio de cada paso, la unión de todos estos puntos determinará la línea media. Esta línea media es similar a la proyección de la trayectoria que ha seguido el centro de gravedad del animal en el desplazamiento.

*Anchura de rastro (AR) (Fig. 2.3):* Distancia entre el centro de cada huella a la línea media, siempre tomada en perpendicular a esta última.

*Luz de rastro (LR) (Fig. 2.3):* Es la separación máxima del rastro, o amplitud del rastro. Para obtenerla, se unen los puntos más laterales de dos icnitas sucesivas del mismo pie. Es decir, se traza una línea entre al punto situado en una posición más lateral de dos icnitas izquierdas sucesivas, y se hace lo mismo con las derechas. Quedarán dos líneas paralelas o aproximadamente paralelas, y la distancia entre estas marcará la luz o amplitud del rastro.

*Orientación (O) (Fig. 2.3):* Para calcular la orientación, deben indicarse: La línea media del rastro y el eje de cada icnita. Una vez se tienen bien definidos estos parámetros, se prolonga el eje de cada icnita hasta que interseca con la línea media, y medir dicho ángulo. Si las líneas intersecan por delante de la icnita (entendiendo por delante como a favor de la dirección de movimiento), el ángulo será negativo, mientras que si intersecan por detrás será positivo.

*Anchura interna (AI)* (Fig. 2.4): Se trazan paralelas a la línea media que sean tangentes a la parte más interna de 2 icnitas sucesivas (una derecha y una izquierda o viceversa). Se mide la distancia entre ellas, perpendicularmente a la línea media. En rastros de paso muy estrecho, es posible que las icnitas “se solapen” lateralmente como en la Fig. 2.4. En tal caso, la medida deberá ser de signo negativo.

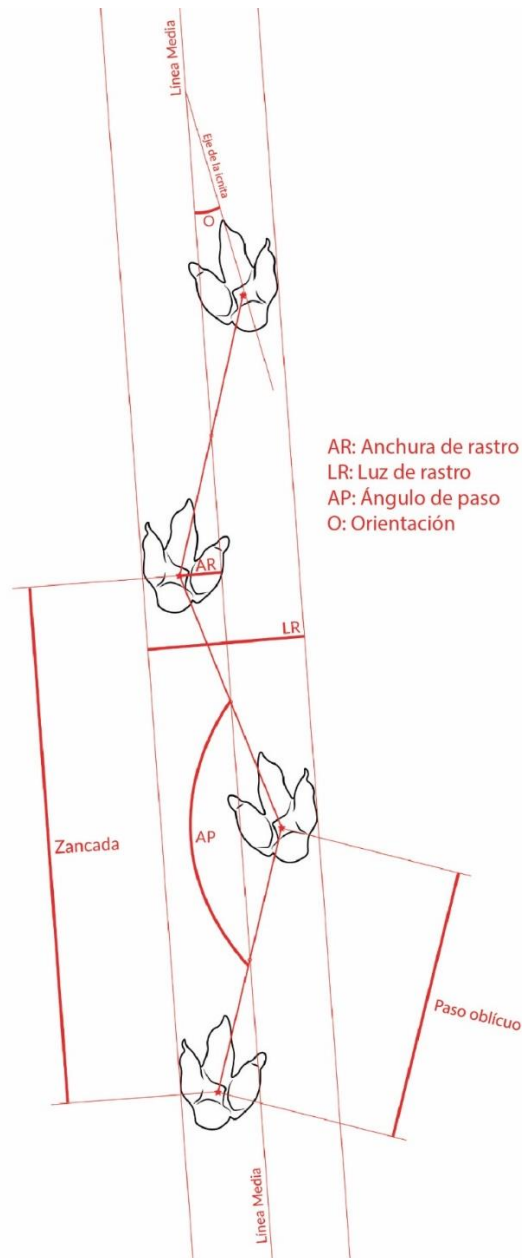


Figura 2.3. Imagen que ilustra diferentes mediciones realizadas a nivel de rastro.

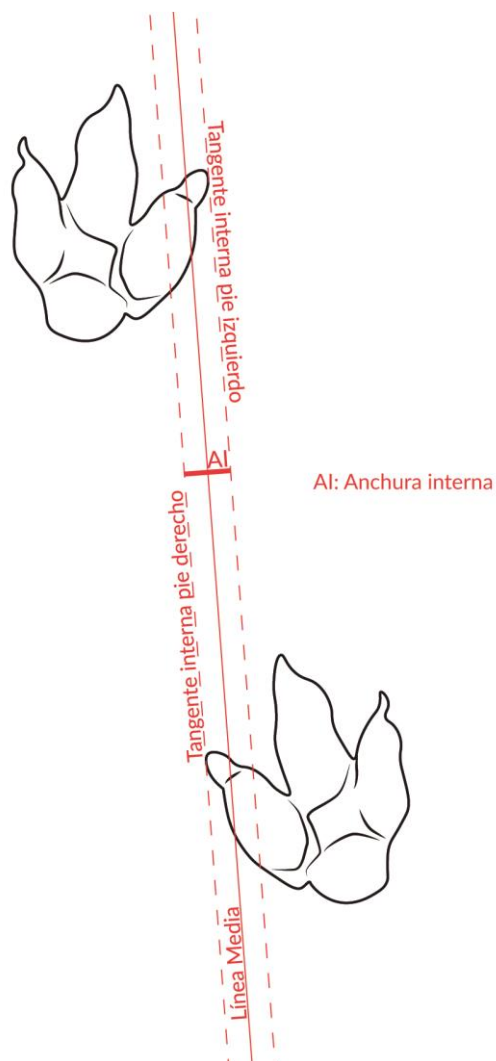


Figura 2.4. Imagen que ilustra la medición de la anchura interna de los rastros.

### 2.2.2. Representación de la orientación de las icnitas

Una vez obtenido el conjunto de orientaciones de las icnitas de un yacimiento, se ha representado utilizando el software *PAST 4.03*. La representación se realiza sobre un diagrama de rosa de los vientos (siguiendo lo establecido por Díaz-Martínez et al., 2020). Esto permite determinar la orientación predominante de las icnitas, en especial en aquellos yacimientos en los que no se puede establecer o no se reconocen claramente los rastros. Debido a que normalmente la orientación de las icnitas se determina por el ángulo que forma el eje de estas con respecto a la línea media del rastro, en yacimientos donde no hay rastros claros, se deben tomar unas direcciones de referencia para determinar la posición de los  $0^\circ$  para todas las icnitas, ya sea el N geográfico (en yacimientos relativamente congruentes a la superficie topográfica) o estableciendo un posición local de los  $0^\circ$  para toda la superficie del yacimiento (en yacimientos donde la superficie presenta una posición e inclinación muy diferentes a la de la topografía del área).

### 2.2.3. Perfiles de profundidad

En algunos de los estudios realizados, se ha dado especial importancia a los perfiles de profundidad que presentan las icnitas. En especial en la caracterización de las icnitas relacionadas con comportamientos de natación, se ha propuesto que los perfiles de profundidad son una característica importante para determinar los movimientos realizados por el autopodio en su interacción con el sedimento/sustrato (Romilio et al., 2013). Esta propuesta determina que, en especial en las icnitas relacionadas con natación, se pueden establecer diferentes patrones en el perfil de profundidad proximal-distal. Por ello, una vez obtenidos los modelos tridimensionales del yacimiento y las icnitas, se generaron perfiles topográficos de las impresiones digitales con una orientación proximal-distal, de cara a analizar el perfil de profundidad no sólo de la icnita sino de cada una de las impresiones de los dedos. Para esto, se utilizó el software *ParaView 5.10.1*, que mediante su herramienta *corte/slice* permitía determinar la topografía del modelo a lo largo de una línea. La superposición de los sucesivos cortes realizados a lo largo de las impresiones digitales permite hacerse una idea de los movimientos parciales realizados por los dígitos en el proceso de formación de la huella original.

### 2.2.4. Cálculo de la velocidad y altura acetabular

Los cálculos de velocidad realizados en algunos apartados de la presente tesis doctoral se han realizado basándose en el concepto de similitud dinámica, que estipula que los animales actuales y extintos comparten propiedades mecánicas comunes (Alexander, 1976). Desde las primeras propuestas para el cálculo de velocidades a partir de icnitas realizadas por Alexander, 1976, diversos estudios han propuesto modificaciones a las ecuaciones y relaciones que se utilizan para estos cálculos (e.g. Thulborn y Wade, 1984; Alexander et al., 1977); en el contexto de los estudios de esta tesis doctoral, se ha utilizado la modificación realizada por Ruiz y Torices, 2013, y que se denominará en el texto como *Ecuación 1*:

$$v(\pm 12\%) = 0.226 g^{0.5} \lambda^{1.67} h^{-1.17}$$

En la que  $v$  es la velocidad (en m/s),  $g$  ( $=9,8 \text{ m/s}^2$ ) la aceleración gravitatoria,  $\lambda$  es la longitud de zancada absoluta (definida como la distancia entre dos puntos equivalentes de dos icnitas consecutivas generadas por el mismo pie/autopodio), y  $h$  es la altura acetabular. Esta ecuación fue elegida para los cálculos de velocidad porque Ruiz y Torices, 2013 basaron sus cálculos y conclusiones en un amplio conjunto de humanos andando y corriendo, de la cual obtuvieron una relación potencial de  $\lambda^{5/3}$ , idéntica a la obtenida por Alexander, 1976. La *Ecuación 1* difiere

de la ecuación de Alexander, 1976 solamente en una constante de proporcionalidad de 2,26 en lugar del valor de 2,5 utilizado por Alexander, lo cual se testó que funcionaba bien para humanos corriendo, y establece un rango de incertidumbre que incluye los resultados obtenidos mediante la ecuación usada por Alexander, 1976. La ecuación usada por Thulborn y Wade, 1984 para dinosaurios corriendo se descarta en los casos estudiados, ya que se basa en observaciones realizadas por Alexander et al., 1977 para ungulados cuadrúpedos actuales corriendo, y no son los mejores equivalentes para animales bípedos.

Las velocidades medias, así como las velocidades de cada paso individual, se calculan a lo largo de los rastros. Para la medición de las longitudes de paso y zancada, se suele utilizar el punto medio de la icnita como punto equivalente entre ellas, pero en determinados casos no es posible determinar este punto con exactitud, por lo que se usa como punto equivalente aquel punto de la icnita que se encuentre presente en todas ellas y proporcione una fiabilidad mayor de cara a las mediciones. Una vez obtenidas las posiciones de cada icnita, se establece la dirección del rastro por ajuste lineal de mínimos cuadrados. Hay que aclarar que la *Ecuación 1* propone el cálculo de velocidades a partir de las distancias de zancada, mediciones que se realizan sobre una línea imaginaria que es aproximadamente paralela al eje del rastro. Esto no ocurre con las distancias de paso, cuya medición se realiza sobre una línea imaginaria que suele presentar un mayor o menor grado de oblicuidad con respecto al eje del rastro. Por ello, las distancias de paso utilizadas se midieron mediante la proyección de las posiciones de las icnitas sobre la línea media del rastro.

Para el cálculo de la altura acetabular  $h$ , se ha utilizado la ratio de  $h/ \text{Longitud de icnita}=4$  propuesto por Alexander, 1976 y Henderson, 2003. Aunque algunos autores prefieren utilizar una ratio variable según el tipo de animal (e.g. Thulborn, 1990; Thulborn y Wade, 1984), la utilización de un ratio constante de 4 es útil por dos razones principales: 1) Se encuentra cercano al límite superior del rango obtenido para terópodos (2,8-4,2) de acuerdo con la revisión realizada por Rainforth y Manzella, 2007, por lo que los resultados de velocidad obtenidos serán relativamente conservadores, ya que a una misma distancia de paso o zancada, una menor altura acetabular arrojaría valores de velocidad más elevados. 2) Al establecer una ratio estable de 4, es posible realizar comparativas fiables con otras velocidades publicadas en la bibliografía, ya sea porque se utilizó en el estudio original o porque se realiza un recálculo mediante los datos publicados.

### 2.2.5. *Preparación de figuras*

Las figuras incluidas en los artículos y en el volumen de la tesis doctoral han sido tratados y/o elaboradas mediante *Adobe Photoshop* y *Adobe Illustrator*.

### 2.2.6. *Registro geométrico de los yacimientos de La Rioja*

La riqueza del patrimonio paleontológico de la Cuenca de Cameros, y de la provincia de La Rioja, convierte esta área en una de las más ricas del mundo en cuanto a registro paleoicnológico de dinosaurios. Su valor es doble, ya que no sólo supone un recurso científico importante, sino que la divulgación de este patrimonio permite poner en conocimiento del público general los avances y descubrimientos realizados en paleontología. Los estudios realizados en esta zona durante los últimos 45 años han permitido aumentar el conocimiento sobre la evolución de las faunas y los sistemas lacustres, fluviales y deltaicos a lo largo del Cretácico Inferior (Moratalla y Hernán, 2010; Pérez-Lorente, 2015, Torices et al., 2020). Además, los estudios de icnitas han permitido conocer en mayor profundidad características de los dinosaurios no avianos, entre ellas determinados patrones de su comportamiento (Pérez-Lorente, 2015).

La problemática que surge con el patrimonio icnológico, es que los yacimientos de icnitas suelen encontrarse a la intemperie, sometidos a los procesos climáticos y de evolución del paisaje. El hecho de que no puedan ser almacenados en entornos controlados como otros tipos de patrimonio paleontológico, los somete a un deterioro inevitable en muchos casos, que puede ser paliado en mayor o menor medida, pero no puede ser evitado. Además, el coste en recursos para preservar físicamente estos yacimientos en el tiempo es elevado y no siempre es posible realizar un mantenimiento adecuado, especialmente teniendo en cuenta el gran número de yacimientos e icnitas que existen en un área como La Rioja. Por ello, uno de los objetivos de la Cátedra de Paleontología de la Universidad de La Rioja, en colaboración con el Laboratorio de Documentación Geométrica de la Universidad del País Vasco (LGDP) es el desarrollo, optimización y divulgación de las metodologías utilizadas para la documentación geométrica de los yacimientos paleoicnológicos. Para la selección de aquellos yacimientos que iban a servir para generar este catálogo, se tuvieron en cuenta una serie de criterios de priorización, que determinarían aquellos yacimientos en los que se procedería a su documentación geométrica: 1) Importancia y singularidad (nuevos icnotaxones presentes en el yacimiento, importancia histórica, tipo de icnitas presentes e interpretaciones de comportamiento derivadas de ellas); 2)

Accesibilidad; 3) Riesgo de destrucción; 4) tamaño del yacimiento; 5) Densidad de icnitas; 6) Infraestructuras presentes; 7) Impacto económico.

Una vez seleccionados los yacimientos más relevantes para su digitalización, se procede a la actuación sobre ellos, teniendo en cuenta las necesidades concretas de cada uno y la disponibilidad de recursos económicos, materiales y humanos necesarios. A pesar de que el objetivo es crear una metodología unificada para la digitalización geométrica de los yacimientos, hay que resaltar que las características propias de cada uno y la escala de trabajo condicionan los productos cartográficos resultantes, así como algunas de las metodologías aplicadas en su creación (Remondino et al., 2010). Por ejemplo:

- Estudios regionales en los que es interesante conocer diferentes variables del relieve y el paisaje en el que se encuentra el yacimiento, así como determinar el impacto potencial de diversas infraestructuras, edificaciones, tierras de cultivo, etc. En estos casos, se hace necesario localizar los yacimientos en la cartografía de la zona, de forma que se pueda delimitar tanto las superficies icnológicas ya descubiertas como las áreas con una potencialidad relevante. Esto contribuye no sólo a precisar la ubicación de cara al turismo o a estudios científicos, sino que puede ser una herramienta importante de cara a la planificación de determinadas actuaciones, tanto sobre el propio yacimiento como en las infraestructuras cercanas.
- Uno de los objetivos principales de estas actuaciones es la documentación geográfica de los yacimientos de icnitas. Esta documentación se encontrará sujeta a diferentes aspectos como el tamaño del yacimiento, rastros o icnitas con un interés destacado, tamaño de las icnitas, etc. Estas variables condicionarán la resolución de los productos resultantes o el porcentaje de la superficie que será documentada, ya que conviene tener en cuenta que los productos resultantes deben tener tamaños de archivos con los que sea posible trabajar, pero que a su vez registren los aspectos más importantes del yacimiento (Fig. 2.5). Estos productos servirán: primero, para analizar el estado de conservación de la superficie icnológica y generar mapas de daños y riesgos potenciales, y para registrar y documentar la distribución y morfología de las icnitas presentes; y segundo, facilitar la reconstrucción de los procesos que llevaron a la generación de las huellas originales y su posterior fosilización.
- Documentación detallada de algunos de los restos fósiles o icnitas presentes en el yacimiento (Fig. 2.5B,C). En caso de existir icnitas que presenten una conservación privilegiada, posean morfologías únicas o se trate de holotipos de algún icnotaxón, será necesario realizar modelados de detalle que permitan preservar en el tiempo esta



información, dado el deterioro inevitable que pueden sufrir al encontrarse muchas veces a la intemperie.

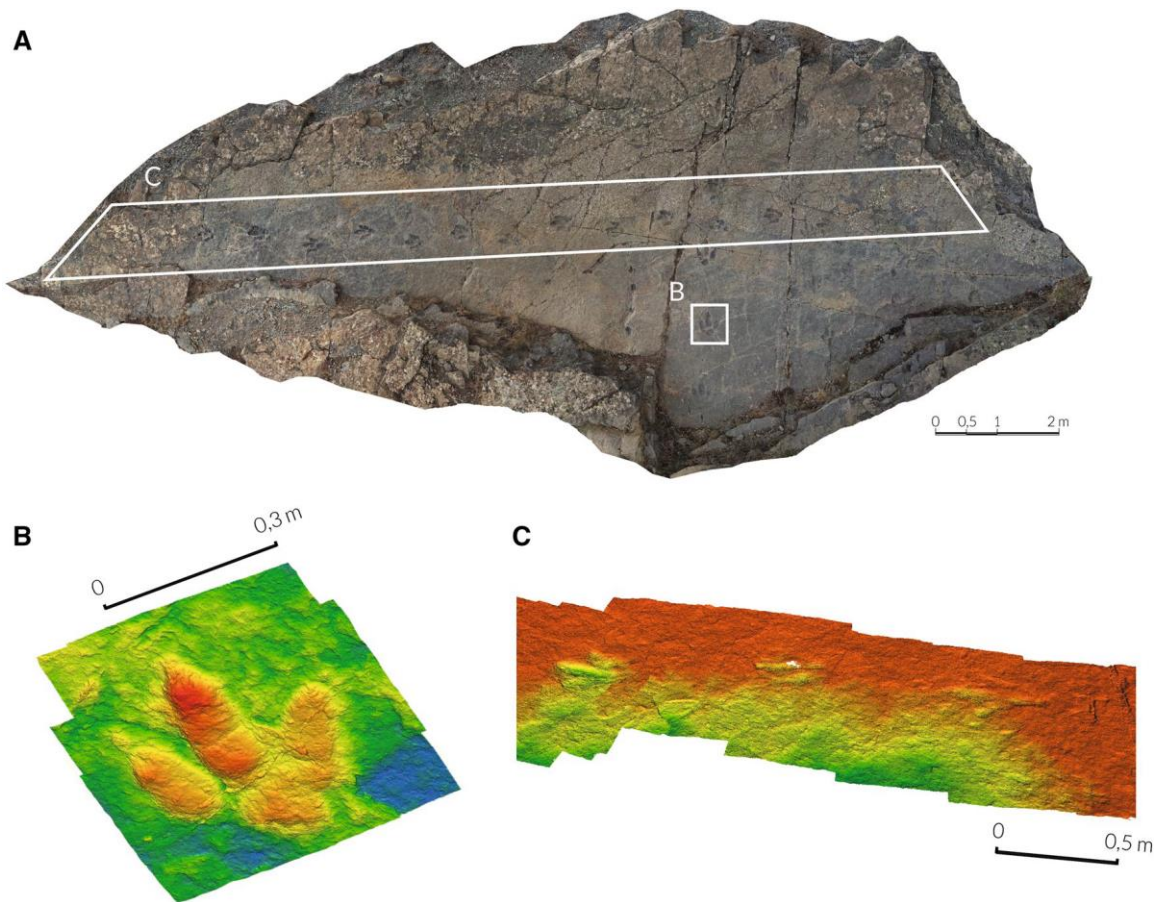


Figura 2.5. Diferentes productos resultantes del registro geométrico de yacimientos paleoicnológicos. Todas las imágenes pertenecen a elementos del yacimiento de Peñaportillo (PP). A. Ortomosaico con textura fotográfica del yacimiento. B. Modelo tridimensional coloreado de una de la icnita PP145.2. Modelo tridimensional coloreado de un fragmento del rastro PP146.

Para cada uno de estos niveles, se debe realizar una consulta bibliográfica que sirva como guía para planificar y llevar a cabo los diferentes trabajos. Así, por ejemplo, de mayor a menor escala, la inclusión fuentes de información georreferenciada a través de los sistemas de información geográfica (GIS) y a través de diferentes recursos online (Cayla, 2014) sirven para poner en un contexto geográfico general los yacimientos, tras lo cual se procede a la documentación geométrica de los yacimientos paleoicnológicos, para lo cual el uso de drones ha demostrado en los últimos años gran utilidad y versatilidad, en especial en zonas de gran inclinación o difícilmente accesibles a pie (Citton et al., 2017; Fernández-Lozano y Gutiérrez-Alonso, 2017; Petti et al., 2018; Xing et al., 2018) y, finalmente, la documentación en detalle de rastros e icnitas

individuales mediante metodologías fotogramétricas y de escaneado 3D (Romilio et al., 2017; Falkingham et al., 2018; Ferraby y Powlesland, 2019).

A día de hoy, el catálogo de elementos paleontológicos digitalizados cuenta tanto con yacimientos paleoicnológicos como con restos fósiles y réplicas de alta calidad depositadas en los centros paleontológicos de La Rioja:

#### Yacimientos paleoicnológicos

- Yacimiento de Laguna (Laguna de Cameros): <https://addi.ehu.es/handle/10810/53971>
- Barranco de Valdebrajés (Cervera del río Alhama e Igea): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36807>
- Era del Peladillo (Igea): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36806>
- Las Navillas (Cervera del río Alhama): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36732>
- Virgen del Campo-4 (Enciso): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36623>
- Peñaportillo (Munilla): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36031>
- Icnitas 3 (Enciso): <https://addi.ehu.es/handle/10810/35688>

#### Restos fósiles:

- Placas con restos óseos de *Prejanopterus curvirostris* (Centro Paleontológico de Enciso): <https://addi.ehu.es/handle/10810/36107>

#### Réplicas:

- Modelo de extremidad de *Albertosaurus* : <https://addi.ehu.es/handle/10810/36205>
- Modelo de extremidad de *Edmontosaurus* : <https://addi.ehu.es/handle/10810/36060>

#### Puestas en valor de yacimientos paleoicnológicos:

- Puesta en valor de La Virgen del Campo-4 y la “escena del cocodrilo” (Enciso): <https://addi.ehu.es/handle/10810/35309>

#### 2.2.6.1. Modelización del yacimiento de Laguna

Debido a la vulnerabilidad en la que se encontraba el yacimiento de Laguna (Laguna de Cameros, La Rioja), se hizo necesaria su documentación geométrica, ya que se trataba de un nuevo yacimiento que debía ser estudiado y que corría el riesgo de deterioro o destrucción. Además, de cara a futuros estudios o revisiones, permite su consulta ante cualquier posible deterioro y sin riesgo para el investigador o investigadores, ya que es una zona escarpada en la que son frecuentes las caídas de rocas.

En este caso concreto, el modelado fotogramétrico realizado contó con los siguientes pasos:

- Creación de una malla topográfica de referencia de la zona colindante para localizar el yacimiento en el sistema oficial de coordenadas (zona 30 UTM en ETRS89) y escalar sus dimensiones de forma adecuada. Para ello, es necesario crear una red de puntos en el yacimiento que posean coordenadas precisas en el sistema de coordenadas de referencia. Esta red se genera con dos tipos de puntos: 1) Tres hitos o puntos de referencia fijos que se anclan mediante perforaciones en zonas cercanas al yacimiento, pero que no afecten al mismo. Estos puntos se utilizarán para localizar el yacimiento en el sistema de coordenadas oficial y permanecen instalados por si fuera necesario realizar futuras actuaciones en el yacimiento. Las coordenadas precisas de estos puntos se obtienen por medio de receptores GNSS (en este caso *Topcon Hiperpro*), por posicionamiento por satélite (Fig. 2.6). 2) Además de estos puntos permanentes, se instalaron 9 puntos de control para referenciar la fotogrametría y que consisten en dianas de metacrilato de 3x3 cm que se colocan adheridas a diversos puntos repartidos por el yacimiento y sus límites, y que son retirados tras la actuación. Las coordenadas de estos puntos se obtienen por medio de medidas desde una estación total (en este caso *Leica TCE 1205*)(Fig. 2.7). Estos puntos se ajustan y orientan en el sistema de coordenadas oficial gracias a los tres puntos fijos instalados anteriormente.

La precisión de la malla de trabajo resultante en el caso del yacimiento de Laguna definida por estos puntos de control fue de 3mm, lo cual es una precisión suficiente para el modelado general del yacimiento.

- Registro fotográfico del yacimiento y sus alrededores (Fig. 2.8). Para esto se utilizó una cámara Panasonic DC-GX800 con un objetivo LUMIX G VARIO 12-32mm F3,5-5,6. Las fotografías tomadas se realizaron intentando que existiera cierto solapamiento entre fotografías, con el objetivo de facilitar el trabajo de los algoritmos de correlación de puntos que se aplican durante la fase de modelado.
- Modelado 3D del yacimiento. El modelo fotogramétrico fue generado mediante el software Agisoft Metashape®. Este software genera modelos tridimensionales a partir de las fotografías y datos espaciales utilizando sucesivos pasos: 1) Orientación relativa de las imágenes y generación de una nube de puntos dispersa del área fotografiada. 2) Densificación de la nube de puntos. 3) Generación de una malla tridimensional a partir de la nube de puntos. 3) Aplicación de texturas a la malla generada. 5) Georreferenciación. Tras esto, y a partir de los modelos tridimensionales, es posible generar nuevos productos como imágenes ortográficas (2D) ya sea con textura

fotográfica o con mapas coloreados según diferencias topográficas que resaltan la morfología de las icnitas (Fig. 2.9).

- Presentación de los modelos e informes al Gobierno de La Rioja para su inclusión en la base de datos y su publicación en un repositorio abierto.



Figura 2.6. Observaciones realizadas con el receptor GNSS en el yacimiento de Laguna.



Figura 2.7. Medida de coordenadas de las dianas con estación total topográfica.



Figura 2.8. Fotografía general realizada en el yacimiento de Laguna durante el proceso de documentación fotográfica.

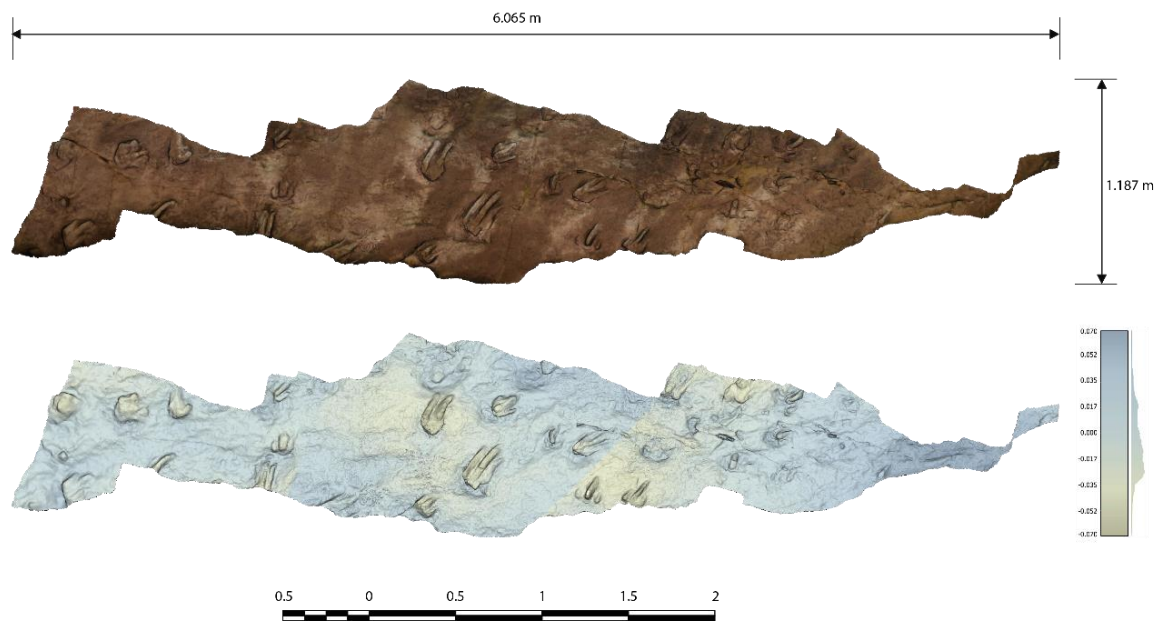


Figura 2.9. Imágenes ortogonales resultantes del modelado de la superficie del yacimiento de Laguna, con la ortoproyección (superior) y la hipsometría (inferior).

### 2.2.6.2. Modelización de rastros e icnitas en La Torre 6A y 6B

En determinados casos, por limitaciones económicas o de recursos no ha sido posible generar productos de forma tan completa como la mencionada hasta ahora. Las restricciones y paralizaciones derivadas de la pandemia obligaron a realizar algunas actuaciones de una forma no tan completa, pero que permitiera llevar a cabo los estudios necesarios en determinados yacimientos, a la espera de poder actuar sobre estos yacimientos en un futuro con la metodología expuesta anteriormente. Este es el caso de los yacimientos de La Torre 6A y 6B, que contienen los rastros LT6A-14 y LT6B-01. Para el estudio de estos rastros se realizaron modelos fotogramétricos, pero que no fue posible georreferenciar con precisión debido a las limitaciones mencionadas y a la accesibilidad del yacimiento. Los modelos fueron generados a partir de fotografías tomadas con una cámara *Canon EOS 1200D* con objetivo *EF-S 18–55 mm II* y fueron procesadas mediante el software *Agisoft Metashape Professional (v 1.6.1)*. Los modelados fueron realizados a dos escalas diferentes: 1) A nivel de rastro (Fig. 2.10), y 2) a nivel de icnita individual (Fig. 2.11).

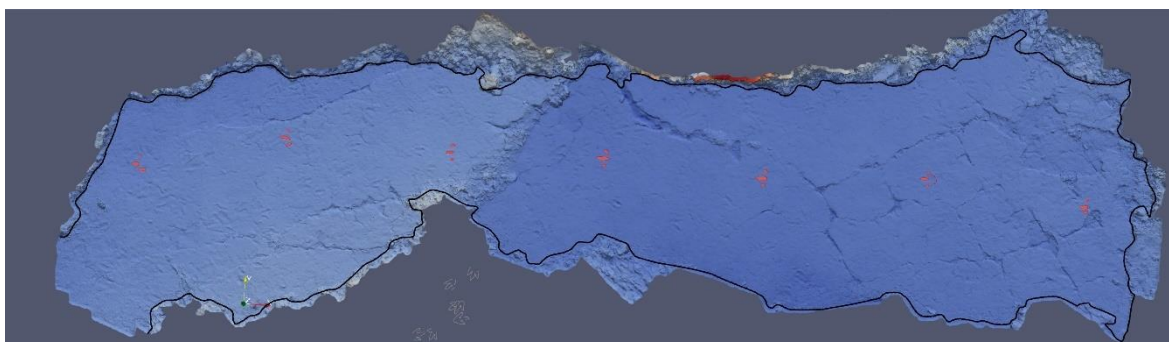


Figura 2.10. Modelado del yacimiento de La Torre 6B, con el rastro LT6B-01 resaltado en rojo.

Para el modelado de rastros se tomaron sucesivas fotografías cenitales de la superficie, procurando un solapamiento adecuado entre ellas, que posteriormente fueron utilizadas para la generación de un ortomosaico que permitiera la medición de todos los parámetros necesarios para el posterior análisis. Para el rastro LT6A-14 se tomaron 176 fotografías cenitales a lo largo del mismo, mientras que para el rastro LT6B-01, que es ligeramente más largo y conserva un mayor número de icnitas, fueron necesarias 200 fotografías. En el caso de las icnitas individuales, en cada una de ellas se tomaron diversas fotografías desde posiciones y orientaciones diferentes, con el objetivo de obtener modelos tridimensionales lo más detallados posible, que documentaran lo más fielmente posible la morfología general y las posibles microestructuras existentes.

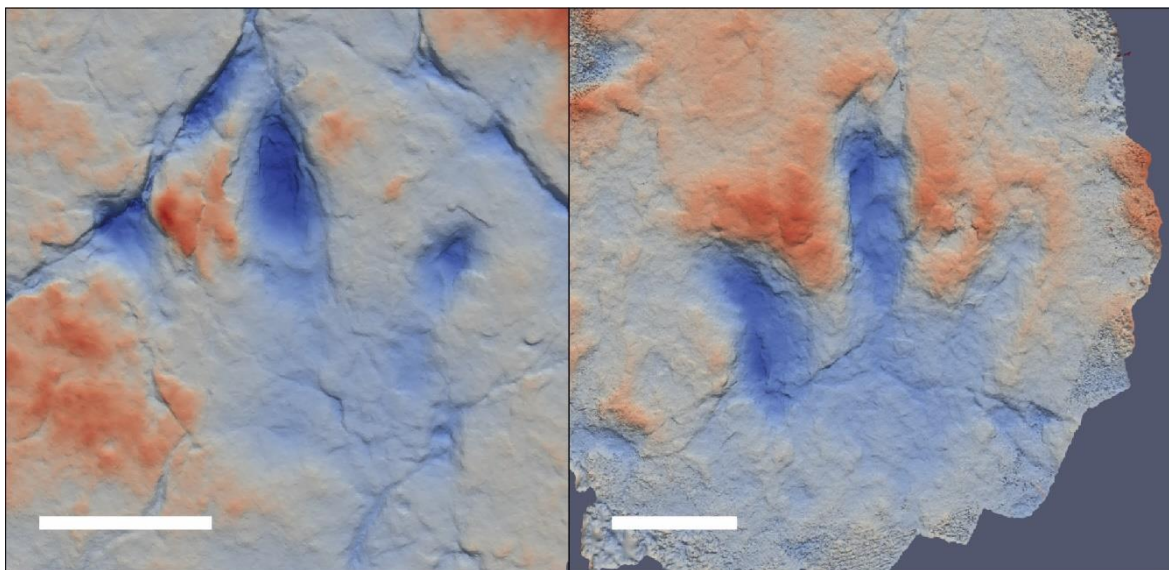


Figura 2.II. Modelos de icnitas individuales de los yacimientos de La Torre. Icnitas LT6B-01-3 (izda.) y LT6A-14-1. Escala=10 cm.

Para cada icnita, se tomaron entre 50 y 60 fotografías, que permitieran la generación de estos modelos de detalle, con resoluciones de 1,5 mm en aquellas áreas con una morfología más compleja. El escalado tanto de los modelos a nivel de rastro como de icnita se realizaron mediante la instalación de líneas de dimensiones conocidas tanto a lo largo del rastro como en las inmediaciones de las icnitas, que permitieran un escalado manual durante la generación de los modelos. Para su generación se utilizó el software *Agisoft Metashape Professional* (v 1.6.1), llevando a cabo los siguientes pasos: 1) Orientación relativa de las imágenes y generación de una nube de puntos dispersa del área fotografiada. 2) Densificación de la nube de puntos. 3) Generación de una malla tridimensional a partir de la nube de puntos. 3) Aplicación de texturas a la malla generada.

Una vez generados los modelos, fueron exportados como archivos “.stl” al software *ParaView* (v 5.9.0-RC2), en el cual se realizó el coloreado según las variaciones topográficas y las mediciones tanto de rastros como de icnitas.

Para este capítulo se utilizó parte de la información publicada en el artículo:

Torices, A., Valle Melón, J.M., Elorriaga Aguirre, G., Navarro Lorbés, P., Rodríguez Miranda, Á., 2020. Multiscale geometric 3D recording of palaeontological heritage in La Rioja (Spain): regional context, sites, tracks and individual fossils. *Journal of Iberian Geology* 46, 465 - 474.

En este artículo se detallan los procesos y metodologías utilizados en la elaboración de modelos digitales de diferentes elementos paleontológicos de La Rioja. Se centra en aclarar los protocolos utilizados para la selección de los bienes patrimoniales a digitalizar, así como exponer la metodología utilizada en este proceso. Se incluyen en él los enlaces correspondientes a los modelos digitales generados hasta la fecha de publicación del artículo, los cuales se encuentran en el repositorio abierto del Laboratorio de Documentación Geométrica del Patrimonio de la Universidad del País Vasco: <https://addi.ehu.es/handle/10810/7029>.





# CAPÍTULO 3.

## CONTEXTO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

### 3.1. Contexto geográfico

El área de estudio en la que se han realizado las investigaciones recogidas en la presente tesis doctoral se sitúa en la zona sur de la provincia de La Rioja, en la parte más meridional de las conocidas como Rioja Media y Rioja Baja. Se ubica en la mitad más septentrional de la Península Ibérica, en las estribaciones noroccidentales de la Cordillera ibérica. Se encuentra flanqueada al norte y noreste por el valle del Ebro, al oeste por la sierra de la Demanda, y al suroeste por los picos de Urbión y la sierra de Cebollera. Se trata de un área con elevaciones de moderada altitud (500-1500m), con el área del valle del Ebro presentando una depresión respecto al área de estudio con elevaciones algo superiores a 300 m, y las sierras de la Demanda y, en especial, la zona de la sierra o picos de Urbión y la sierra de Cebollera suponiendo un resalte orográfico respecto al área de estudio, con altitudes que llegan a más de 2000 m como el pico Urbión (2228 m) y el pico Cebollera (2141 m). La zona se encuentra atravesada por cinco ríos principales: Iregua, Leza, Jubera, Cidacos y Alhama, siendo el río Jubera afluente del Leza y todos ellos tributando en la cuenca del Ebro. Los ríos Iregua, Leza y Jubera poseen un sentido predominante norte-noreste mientras que tanto el río Cidacos como sobre todo el Alhama poseen un sentido predominantemente este (Fig. 3.1).



Figura 3.1. Ubicación de La Rioja en el contexto político de España y relieve simplificado de la provincia, con los principales ríos en azul, y localidades importantes tanto de la zona como en el contexto de la presente tesis doctoral.

Los valles de estos ríos vertebran el territorio, siendo eje de las principales vías de comunicación terrestre de la zona, en forma de carreteras autonómicas secundarias, y concentrando la población en forma de pequeños núcleos rurales, cuya despoblación sigue una tendencia generalizada en muchas otras zonas rurales de la Península Ibérica. Incluida en la denominada Serranía Ibérica cuyo carácter unificador es la despoblación, el sur de La Rioja ha sido víctima de la descompensación entre su zona norte, la cual concentra la mayor parte de la población y las actividades productivas, y una zona sur cuya despoblación es notable (Andrés-Cabello, 2022).

Más concretamente, la zona en la que se encuentran los yacimientos estudiados se encuentra ubicada en el territorio de las comarcas de Camero Viejo, Camero Nuevo y de Arnedo. Si bien cabe mencionar que los materiales mesozoicos en los que se encuentran incluidos estos yacimientos pertenecen a la denominada Cuenca de Cameros, cuyos materiales afloran tanto en la provincia de La Rioja como en las de Soria y Burgos.

Los aspectos climáticos actuales, si bien no son relevantes en la temática paleontológica de la presente tesis doctoral, sí son de gran relevancia en el contexto de la afección y conservación de los yacimientos de icnitas, por encontrarse situados a la intemperie y sujetos a las variaciones ambientales anuales. El clima de La Rioja es complejo y diverso debido a que, a pesar de encuadrarse en una zona de rasgos de clima mediterráneo con influencias continentales, posee influencias atlánticas de la zona cantábrica y se encuentra condicionada por las grandes diferencias de altitud que se dan en un espacio relativamente reducido (Cuadrat, 1994, Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008; Lasanta y Vicente-Serrano, 2008). En la zona de estudio, la presencia de valles perpendiculares a la orientación predominante de las cumbres (E-O) condiciona la presencia de microclimas y variaciones locales de diversos aspectos del clima, aunque, en general, puede englobarse dentro de las características climáticas del clima de montaña mediterránea interior (Cuadrat, 1994). Las precipitaciones en La Rioja se encuentran condicionadas por dos factores principales, la altitud y la exposición a los vientos del atlántico (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). La zona más oriental del área de estudio, que correspondería con los valles del Cidacos y Alhama, está situada en la zona suroeste de La Rioja e influenciada por los rasgos semiáridos de las depresiones del valle del Ebro, en este caso suavizadas por la altitud, presentando pluviometrías anuales algo más elevadas de en torno a 600 mm anuales, aunque estos valores se encuentran muy condicionados por la altitud, pudiendo no llegar a los 400mm anuales en las zonas menos elevadas de La Rioja Baja (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008)(Fig. 3.2A). Los máximos anuales se producen en primavera, con un máximo secundario en otoño y mínimos en los meses invernales y estivales (Cuadrat, 1994;

Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). La zona más occidental de la zona de estudio, correspondiente a los valles del Iregua y el Leza, presenta pluviometrías anuales más elevadas que pueden llegar a los 800-900 mm anuales en las zonas más altas. Esto se debe a la mayor influencia atlántica y la presencia de elevaciones más importantes en la parte alta de los valles, en las proximidades de la sierra de Cebollera. Aquí los máximos anuales se producen también en primavera, pero a diferencia de las zonas más orientales, el máximo secundario se produce en invierno y el mínimo pluviométrico es de carácter estival (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). Al igual que las precipitaciones, las temperaturas medias anuales a lo largo de La Rioja son variadas, esta vez con una ligera variación decreciente Este-Oeste y sobre todo influenciadas por la altitud (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). En la zona de los valles del Cidacos y el Alhama, las temperaturas medias anuales son suaves, de entre 10-13°C, mientras que en los valles del Iregua y el Leza, las temperaturas medias caen hasta los 8-9°C llegando hasta los 6°C en las zonas altas de la sierra de Cebollera (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008) (Fig. 3.2B). Los contrastes térmicos son importantes a lo largo del año, con una amplitud media del ciclo térmico de entre 15 y 19°C, valores que aumentan si se analizan las máximas y mínimas anuales, en especial en aquellas zonas orientales donde las máximas estivales son más elevadas (Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). Es importante también destacar en este aspecto que existen diferencias “microclimáticas” entre zonas de solana y umbría, que pueden afectar de forma importante a los contrastes térmicos a los que se encuentra sometida una zona concreta como puede ser, en este caso, un yacimiento de icnitas. Con esto en mente, cabe mencionar que algunas predicciones climáticas a futuro, como la realizada por López-Moreno y Vicente-Serrano, 2008 para el periodo 2070-2100 indican cambios significativos en términos de temperaturas y régimen hídricos para la zona de La Rioja. El aumento medio estimado de la temperatura será de entre 3,1 y 4,4°C, con mayores aumentos en las épocas estivales y algo más moderados en invierno. En cuanto a las precipitaciones, esta predicción indica un descenso aproximado de entre el 10-15% en la pluviometría anual, manteniéndose más o menos invariable el registro invernal, pero con un descenso notable de entre el 30-35% en verano, lo cual llevará a variaciones importantes entre unas épocas del año y otras. Todo esto indica un progresivo aumento de la aridez de la zona en las décadas venideras, un aspecto a tener en cuenta en términos de la conservación de los yacimientos paleontológicos de La Rioja.

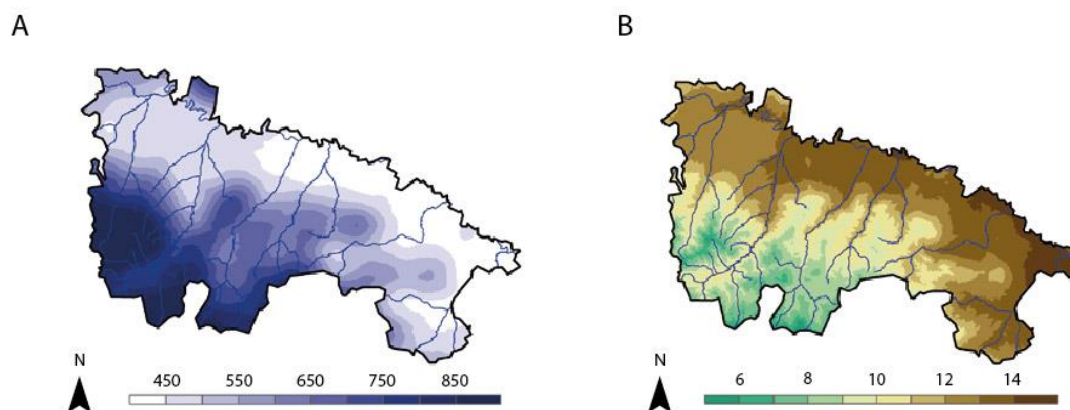


Figura 3.2. A) Distribución espacial de los niveles pluviométricos anuales en el territorio de La Rioja entre 1970 y 2003 (Modificado de Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008). B) Temperaturas medias anuales en el territorio de La Rioja entre 1970 y 2003 (Modificado de Cuadrat y Vicente-Serrano, 2008).

### 3.2. Contexto geológico

La zona de estudio se encuentra en la Sierra de Cameros, ubicada en el extremo noroccidental de la Cordillera Ibérica, la cual se extiende con dirección NO-SE desde la provincia de Burgos hasta la costa mediterránea en las provincias de Castellón y Valencia y que, junto con la Cordillera Costero-Catalana, constituyen la denominada como Cadena Ibérica (Sopeña et al., 2004). Originada en inicio por una serie de eventos distensivos, como se detallará más adelante, forma parte del conocido como Sistema de Rift Mesozoico Ibérico o Cuenca Ibérica (Mas et al., 1993, 2002; Guimerà et al., 1995; Salas et al., 2001) (Fig. 3.3).

#### 3.2.1. Evolución tectónica de la Cuenca de Cameros en el contexto del Rift Mesozoico Ibérico

Los materiales que componen estas cordilleras se depositaron en el contexto del Sistema del Rift Ibérico, el cual está controlado por una serie de fallas con un origen tardivarisco (Carbonífero superior-Pérmico Inferior) ligado a la disgregación de Pangea y la apertura occidental del Tethys y el Atlántico Norte. Esta apertura provocó que la placa Ibérica se viera sometida a fuerzas tectónicas que generaron fallas de desgarro de dirección NO-SE y SO-NE y que condicionarán la evolución tectónica y sedimentaria de la Cuenca Ibérica. La evolución desde el Pérmico Superior y durante el Mesozoico ha sido dividida tradicionalmente en 4 ciclos de rift y post-rift (Álvaro et al., 1979; Vilas et al., 1983; Salas y Casas, 1993; Roca et al, 1994; Salas et al., 2001):

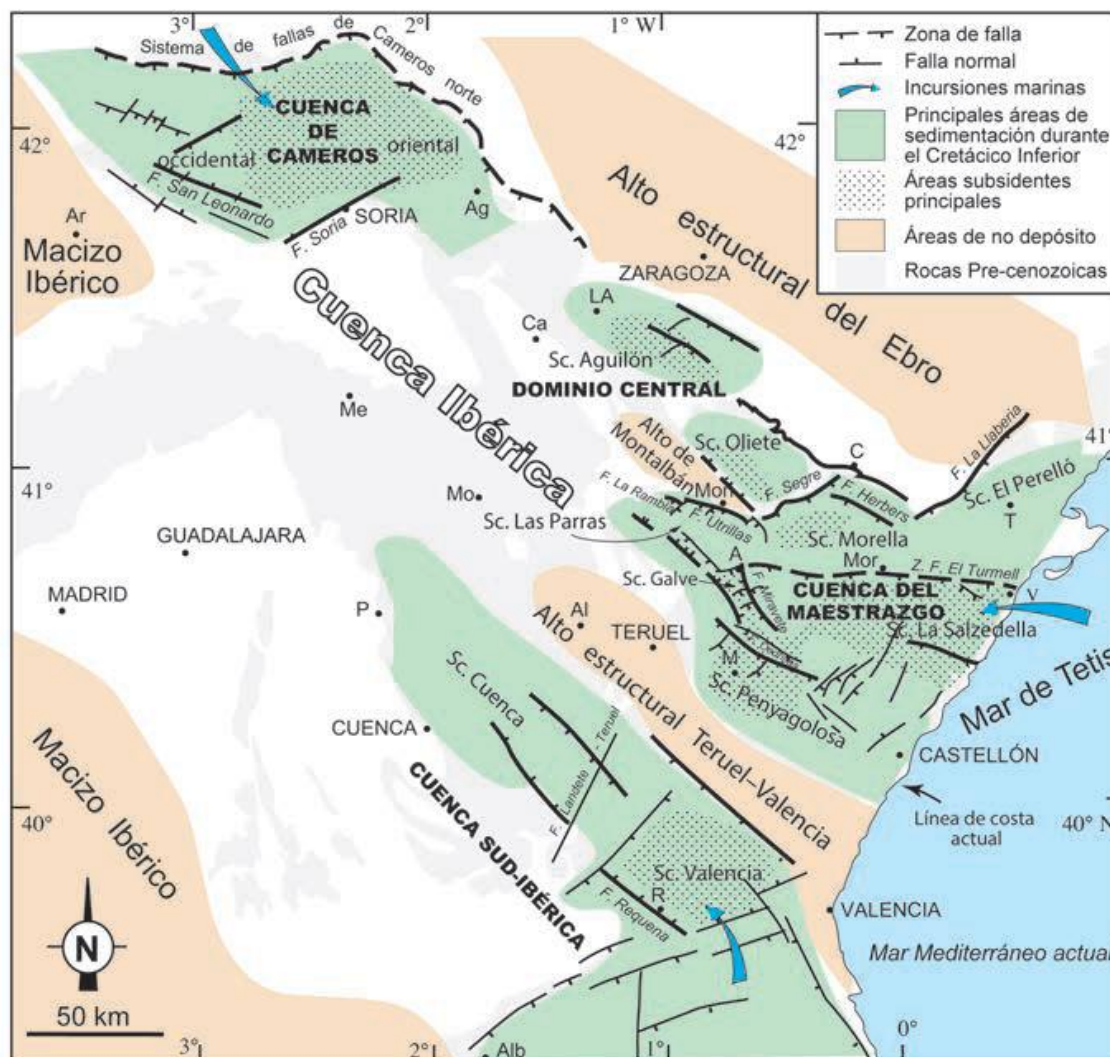


Figura 3.3. Contexto tectónico y sedimentológico durante el Rifting Jurásico Superior-Cretácico Inferior en la Cuenca Ibérica. (Tomada de Liesa et al., 2018). Abreviaturas Localidades: A, Aliaga; Ag, Ágreda; Al, Albarracín; Alb, Albacete; Ar, Aranda de Duero; C, Calanda; Ca, Calatayud; LA, La Almunia de Doña Godina; M, Mora de Rubielos; Me, Medinaceli; Mo, Molina de Aragón; Mon, Montalbán; Mor, Morella; P, Priego; R, Requena; T, Tortosa; V, Vinaroz.

*Ciclo de Rift 1 (Pérmico Superior-Triásico)*: Se encuentra controlado por la extensión causada por la apertura hacia el oeste del Tethys y la apertura hacia el sur del Atlántico Norte (Ziegler, 1988; Salas et al., 2001). La reactivación con carácter extensional de las fallas de dirección NO-SE y NE-SO provocaron altas tasas de subsidencia en la Cuenca Ibérica, que llevaron a la sedimentación de las clásicas facies germánicas: 1) Durante el Pérmico Superior-Triásico Inferior se producen altas tasas de subsidencia que configuran una serie de grábenes y semi-grábenes asimétricos (CITAS) primero aislados y que acaban coalesciendo en su desarrollo (Salas et al., 2001). Se engloban dentro de las conocidas como facies Bundtsandstein,

compuestas por depósitos siliciclásticos continentales y costeros, mayoritariamente de carácter fluvial. 2) La transgresión marina del Tethys provocó una evolución de la sedimentación hacia las secuencias carbonáticas de plataforma somera propias de las facies Muschelkalk. Cabe destacar que por ser la cuenca más noroccidental de la cuenca Ibérica (y por tanto más alejada del Tethys), los materiales de las facies Muschelkalk en la Cuenca de Cameros presentan espesores inferiores a otras cuencas del sistema (Casas et al., 1995). 3) En el Triásico Superior (Carniense y Noriense) se depositaron materiales lutítico- evaporíticos de carácter costero somero propios de las facies Keuper, y ya en las últimas etapas del Triásico (Rhaetiense) se produjo el depósito de niveles de dolomías que evolucionan lateralmente a evaporitas.

*Etapa Post-Rift 1 (Jurásico Inferior-Medio):* A pesar de que, en otras zonas como el golfo de Vizcaya, la evolución sedimentaria se ve controlada por un proceso de rift importante, el desarrollo de la Cuenca Ibérica está controlada principalmente por una moderada subsidencia térmica que permitió la instalación de amplias plataformas marinas carbonáticas. Esta fase se mantendrá a lo largo de casi todo el Jurásico, tiempo durante el cual la acción de las fallas tardivariscas será prácticamente nula, y la sedimentación estará controlada por la mencionada subsidencia térmica, las variaciones eustáticas y por la aparición de fallas normales a nivel local, que controlarán el espesor de los materiales carbonatados jurásicos.

*Ciclo de Rift 2 (Jurásico Superior-Cretácico Inferior):* Se produce desde el final del Jurásico (Oxfordiense) hasta el Cretácico medio (Albiense). Se encuentra muy ligada a la propagación del rifting del Atlántico Central y la consecuente apertura de la cuenca extensiva del Golfo de Vizcaya, lo que provocó la rotación de la placa Ibérica respecto a la placa europea (Salas et al., 2001). Todo esto conllevó la reactivación de las fallas de componente NO-SE y NE-SO y la individualización de un sistema de subcuencas extensivas en las cuales se depositarán los materiales del Cretácico Inferior, principalmente. Estas subcuencas son las de Cameros, Maestrazgo, Columbretes y Suribérica (Salas et al., 2001). El inicio de la subsidencia se produjo con asincronía dependiendo de la Cuenca y, en concreto, en la Cuenca de Cameros se inicia en el Kimmeridgiense-inicios del Titónico. Los materiales de relleno, que en general presentan un carácter aluvial y lacustre, poseen evidencias de diversas incursiones marinas, generando un conjunto de materiales siliciclásticos y carbonáticos de gran potencia. La secuencia estratigráfica de la Cuenca de Cameros en esta etapa presenta diferencias significativas con el relleno del resto de cuencas desarrolladas en el contexto del Sistema de Rift Mesozoico Ibérico:

- Su desarrollo no se vio especialmente influenciado ni delimitado por la presencia de fallas importantes en superficie, lo cual según algunos autores le confiere ciertos rasgos



morfológicos de una cuenca tipo “*sag*” (Mas et al., 2002). El marco tectónico en el que se desarrolló la Cuenca de Cameros ha sido objeto de debate, habiéndose propuesto diversas teorías que explican la gran tasa de sedimentación sin la presencia de fallas importantes en superficie (Fig. 3.4). Una de las primeras teorías es la propuesta por Guiraud y Séguret (1985), en la cual el movimiento extensional de una falla maestra de tipo normal, provoca la sedimentación de los materiales, generando de forma sinsedimentaria el sinclinal norte de Cameros, una estructura que puede observarse en la actualidad. La situación de la falla usando como lámina de despegue los materiales triásicos del Keuper permitió que los materiales jurásicos no se vieran excesivamente afectados tectónicamente. Otra teoría es el modelo de Casas-Sainz y Gil-Imaz (1998) y Mata et al. (2001), en el cual la Cuenca de Cameros se trata de una cuenca sinclinal generada por la presencia de una falla extensiva ubicada en el basamento y que, al igual que en el modelo de Guiraud y Séguret (1985), afectaría principalmente a los materiales triásicos del Keuper, que actuarían como lámina de despegue. La última de las teorías es la de que se trate de una cuenca de bloque de techo o “*hangingwall basin*” que se desarrolló sobre una rampa con suave buzamiento hacia el sur y que estaría contenida en una falla extensional horizontal no aflorante situada en el basamento, lo cual la convertiría en una cuenca de rampa extensional (Guimerá et al., 1995; Mas et al., 2002). Esto habría provocado que el depósito de los materiales de la cuenca se produjera en forma de onlap hacia el norte y justifica en mayor medida la continuidad de los materiales del Jurásico sobre los que se depositó la secuencia del Cretácico Inferior (Mas et al., 2002).

- Las diferencias en el registro sedimentario entre unas zonas y otras de la Cuenca de Cameros han llevado a su subdivisión en dos subcuencas: El sector oriental y el sector suroccidental (Mas et al., 1993). Estos dos sectores poseen diferencias importantes sobre todo en términos de subsidencia, poseyendo el sector oriental tasas mucho más elevadas. A pesar de que la pauta de relleno de Cameros posee paralelismos con otras cuencas pertenecientes al Sistema de Rift Mesozoico Ibérico, las tasas de subsidencia y el espesor de materiales depositados son muy superiores (especialmente en el sector oriental). Esto la convierte en la cuenca más subsidente del sistema con hasta 6500 m de espesor vertical de depósitos en su zona depocentral (Mas et al., 1993, 2011; Martín-Chivelet et al., 2019). La geometría del relleno de la cuenca muestra un onlap sobre el substrato mesozoico Jurásico, con los materiales siendo progresivamente más recientes hacia el norte, por lo que la situación del depocentro de la cuenca no sería el mismo para todas las unidades, sino que sufrió de igual manera una migración hacia el norte (Mas et al., 2011). Por ello, si se combina

el espesor de sedimentos de cada unidad en su zona depocentral, la acumulación del registro puede llegar a los 9500 m de espesor en el sector oriental (Mas et al., 2011).

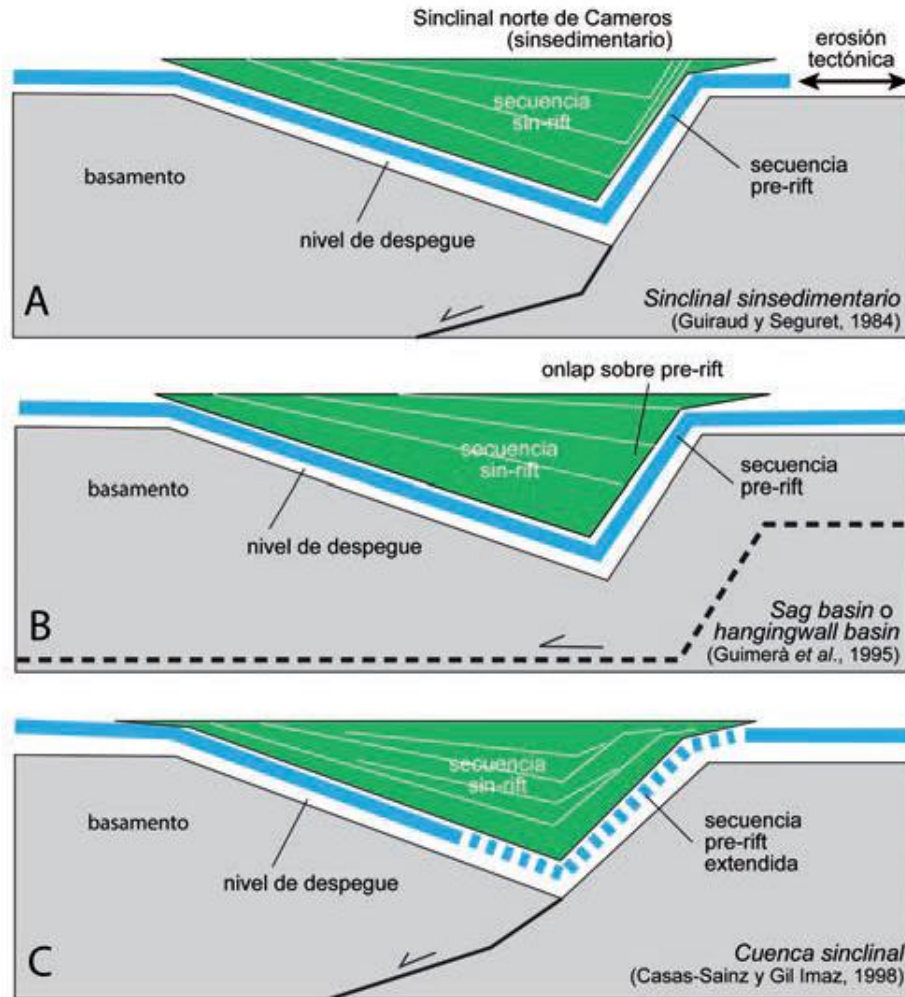


Figura 3.4. Modelos de generación de la Cuenca de Cameros. A) Sinclinal sinsedimentario. B) cuenca de bloque de techo. C) Cuenca Sinclinal. (Tomado de Liesa et al., 2018).

- Los depósitos de la cuenca son mayoritariamente continentales, en forma de secuencias siliciclásticas, evaporíticas y carbonatadas de carácter fluvial y lacustre (Fig. 3.5). Sin embargo, existen evidencias en algunos de sus niveles de influencia marina (Guiraud 1983; Alonso y Mas 1993), incluso llegando a la instalación puntual en algunas áreas de ambientes de tipo humedal costero (Suárez-González et al., 2013, 2015).

- Los materiales de la Cuenca de Cameros muestran evidencias de haber sufrido metamorfismo de bajo o muy bajo grado. Los estudios sobre el metamorfismo apuntan a dos eventos hidrotermales diferentes, ambos posteriores al depósito de los materiales de la cuenca, uno de bajo grado o epizona en el Cretácico Superior (Albiense-Coniaciense) y

otro de edad Eocena de muy bajo grado o anquizona (Mas et al., 2002). Estos dos eventos hidrotermales no se produjeron por igual en la total extensión de los materiales de la cuenca, reconociéndose ambos en el sector central de la misma, mientras que en su sector oriental sólo hay evidencias del evento hidrotermal eoceno (Mas et al., 2002).

*Etapa Post-Rift 2 (Cretácico Superior):* Al igual que ocurre en la etapa post-rift 1, se instaura una subsidencia térmica en toda la zona de la Cuenca Ibérica, de intensidad mucho menor a la ocurrida durante los ciclos de rift. Esto lleva al desarrollo de extensas cuencas carbonáticas marinas que exceden los límites de las subcuencas desarrolladas durante el anterior ciclo de Rift, llegando a conectarse con la Cuenca Vasco-Cantábrica.

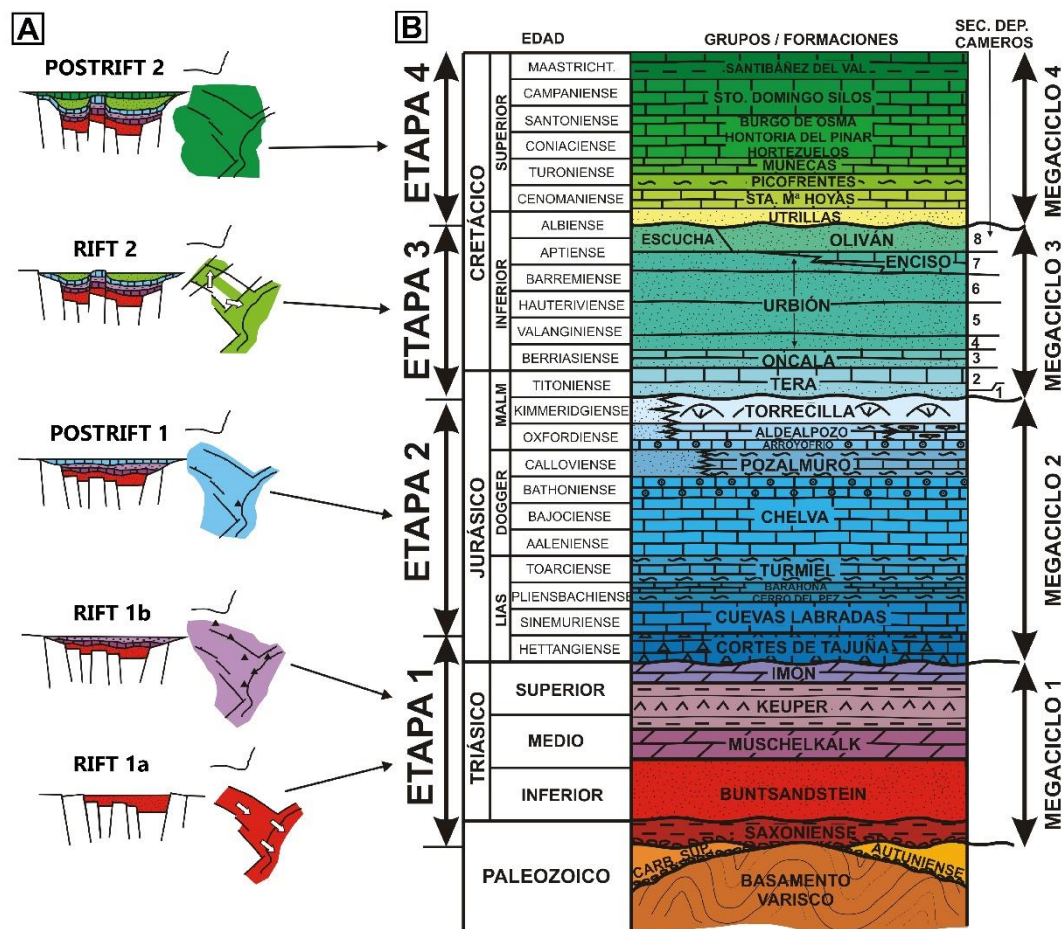


Figura 3.5. Síntesis de la evolución tectónica y sedimentológica de la Cuenca de Cameros desde el Paleozoico hasta el final del Cretácico. (Tomada de Suárez-González, 2015). A. Ciclos de rift y postrift de la Cuenca Ibérica durante el mesozoico. B. Esquema litoestratigráfico de la Cuenca de Cameros desde el final del Paleozoico hasta el Mesozoico terminal.

En relación con la Orogenia Alpina-Pirenaica y la convergencia de las placas africana y europea se produce la inversión de los esfuerzos tectónicos a los que está sometido el cratón ibérico, lo cual provoca la reactivación de las fallas de componente NE-SO y NO-SE. Esta reactivación invirtió la componente de estas fallas, que durante el ciclo de rift 2 producido en el final del Jurásico y Cretácico Inferior habían sido de carácter extensivo, en este momento adquieren un carácter compresivo, elevando los materiales y generando estructuras como las cordilleras Ibérica y Costero-Catalana y en el caso que ocupa esta tesis doctoral, la Sierra de Cameros. En la actualidad, la Sierra de Cameros posee una geometría de “pop up” asimétrica de unos 80 km de anchura (Guimerá et al., 1995) limitada tanto al norte como al sur por dos estructuras sinclinales. El sinclinal de mayores dimensiones, situado al norte y conocido como el sinclinal Norte de Cameros posee un nivel de despegue que involucra a los materiales del basamento, con una inclinación aproximada de unos  $10^\circ$  hacia el sur, que en algunas zonas llega a poner en contacto los materiales mesozoicos de la Cuenca de Cameros con los materiales cenozoicos de la cuenca del Ebro, cabalgando sobre ellos (Liesa et al., 2018). Este cabalgamiento posee una dirección aproximada E-O en su zona occidental y central, adquiriendo una dirección ONO-ESE en la parte oriental de la cuenca y continuando hacia el sudeste (Fig. 3.6), donde queda cubierto por los materiales de la cuenca del Ebro, aunque su presencia puede seguirse en profundidad por el flanco noreste de la cordillera Ibérica y hasta la unión con la cordillera Costero-Catalana (Guimerà et al., 2004). Este cabalgamiento es sincrónico a los materiales del Paleogeno-Mioceno medio de la cuenca del Ebro, como muestra la deformación sinsedimentaria de estos (Mas et al., 1993; Guimerà et al., 1995). La geometría básica de este cabalgamiento bajo la lámina de la Unidad de Cameros es la típica de rampa-rellano-rampa, en la cual la fractura asciende desde el basamento paleozoico hasta la base de los materiales triásicos del Keuper en los cuales, por sus características reológicas, se arrellana a lo largo de 20 km y vuelve a ascender a través de los materiales jurásicos y cretácicos en el extremo de la lámina cabalgante (Mas et al., 2003). El acortamiento calculado para la zona norte de la lámina cabalgante se encuentra en torno a los 30 km, con algunas variaciones según los autores (Casas-Sainz, 1993; Guimerà et al., 1995; Muñoz-Giménez y Casas-Sáinz, 1997; Omodeo-Salé et al., 2014). El margen sur de la cuenca se encuentra limitado por el cabalgamiento sur de Cameros (Guimerá et al., 1995) (Fig. 3.6) que se estructura en un sistema de fallas, cabalgamientos y pliegues de propagación que se extiende en sentido E-O a lo largo de 150 km (Guimerà et al., 1995; Mas et al., 2003). Estos pliegues y fallas parecen ser sincrónicos a los materiales cenozoicos de la cuenca de Almazán, la cual actuaría localmente como cuenca de antepaís (Casas-Sainz et al., 2000; Mas et al., 2003) especialmente en las zonas centrales de la Cuenca de Cameros, mientras que, en la parte más occidental, este sistema de pliegues y fracturaciones cabalgó sobre los materiales cenozoicos de la cuenca del Duero (Platt, 1990). La fracturación de esta zona sur

parece tener su origen en estructuras extensivas generadas durante el ciclo de rift 2 de final del Jurásico y Cretácico Inferior en la Cuenca de Cameros (Clemente y Alonso, 1990; Guimerà et al., 1995), las cuales fueron parcialmente invertidas durante la compresión cenozoica. El acortamiento calculado en la zona de cabalgamiento sur de Cameros se calcula entre los 5-6 km (Guimerá et al., 1995).

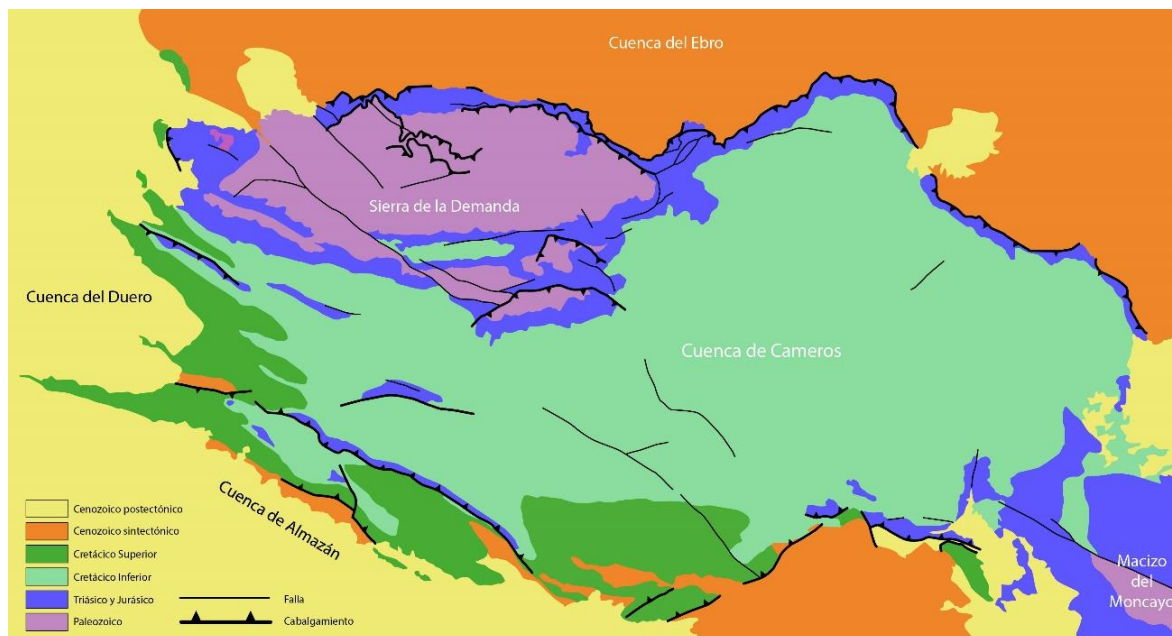


Figura 3.6. Cronología de los materiales en el entorno de la Cuenca de Cameros. Basado en mapa geológico del IGME, cartografía 1:1.000.000.

### 3.2.2. El relleno sedimentario mesozoico de la Cuenca de Cameros

Las primeras caracterizaciones generales de los materiales de relleno de la Cuenca de Cameros con edad Jurásico final-Cretácico Inferior fueron las realizadas por una serie de estudios múltiples: Beuther, 1965 (Cameros occidental), Tischer, 1966 (Cameros oriental) y Kneuper-Haak (1966). Estos autores definieron en los materiales mesozoicos de la cuenca 5 unidades litoestratigráficas con el rango de Grupo: Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Oliván. Recogidas en Clemente, 2010, los rasgos generales de estos grupos litoestratigráficos son:

#### Grupo Tera

Se encuentra disconforme sobre los materiales del Jurásico marino sobre los que se asienta el relleno del ciclo de rift 2 (Jurásico final-Cretácico Inferior). Muestra un cambio drástico de la litología, con las calizas marinas jurásicas por debajo de la disconformidad y sobre ella niveles conglomeráticos que dan paso a 500-600 m de relleno siliciclástico de tipo aluvial-fluvial. Este sistema fluvial muestra un curso aproximado SO-NE (Gómez-Fernández y Meléndez, 1994) y

muestra en sus zonas distales sedimentos interpretados como parte de un abanico distal (Clemente, 2010).

#### *Grupo Oncala*

Se encuentra disconforme sobre los materiales del Grupo Tera, pasando de los sedimentos fluviales-aluviales de este a materiales carbonatados de tipo lacustre (Tischer, 1966; Clemente, 2010). Espesores importantes de sedimentos especialmente en la zona NE de la cuenca con hasta 3000 m de acumulación de materiales, depositados en un ambiente lacustre-costero con presencia de calizas, lutitas y evaporitas. En la zona SO aparecen 4 intervalos de calizas separadas por intercalaciones de arcillas, limolitas y areniscas de origen fluvial (Clemente, 2010). En general, el Grupo Oncala muestra una sedimentación en ambientes lacustres carbonatado- evaporíticos, con apertura e influencia marina hacia el NE.

#### *Grupo Urbión*

Se encuentra disconforme sobre el Grupo Oncala, sobre cuyos niveles lacustres se instala un sistema fluvial de grandes dimensiones en cuya parte distal presenta el desarrollo de abanicos aluviales (Tischer, 1966; Clemente, 2010). Los sedimentos mayoritariamente siliciclásticos del Grupo Urbión, con areniscas y limolitas mayoritariamente y presencia puntual de conglomerados, presenta una potencia variable entre los 850-1200 m de espesor.

#### *Grupo Enciso*

Los materiales del Grupo Enciso, con hasta 2000 m de potencia, se apoyan de forma disconforme sobre el Grupo Oncala y el Grupo Urbión dependiendo de las áreas de la cuenca. Muestran hacia su base materiales de ambiente fluvial y hacia su parte alta instalación de ambientes lacustres-costeros con carbonatos, evaporitas, margas y areniscas de grano fino que se depositaron en un gran sistema lacustre mixto siliciclástico-carbonático (Doublet et al., 2003).

#### *Grupo Oliván*

Se apoya de forma disconforme sobre los materiales lacustres del Grupo Enciso, y sólo se encuentra en el sector NE de la cuenca. Muestra también potencias importantes de sedimentos, con hasta 2000 m de espesor. Está compuesto por materiales siliciclásticos de tipo fluvial, con conglomerados, areniscas y limolitas y con puntuales influencias marinas en forma de carbonatos de tipo somero (Mas et al., 2004).

Esta división sigue siendo utilizada en los estudios geológicos posteriores por su sencillez, aunque estos grupos litoestratigráficos han adquirido un carácter informal por la complejidad de las sucesiones estratigráficas que se dan en la cuenca, habiendo sufrido diversas

modificaciones en cuanto a sus edades y configuración estratigráfica (Mas et al., 1993; Clemente, 2010; Omodeo-Salé et al., 2014). El relleno sedimentario de edad Jurásico final-Cretácico Inferior se compone de materiales continentales mayoritariamente fluviales y lacustres con ocasionales incursiones marinas (Mas et al., 1993, 2002) que en ocasiones llegan a implantar ambientes sedimentarios marinos en algunas zonas de la cuenca, como es el caso de la Fm. Leza (Suárez-González et al., 2013, 2015).

Con el desarrollo de la estratigrafía secuencial (Payton, 1977), se pudo aplicar un nuevo enfoque al análisis sedimentológico de la Cuenca de Cameros. Esta disciplina intenta relacionar los materiales en un marco cronoestratigráfico definiendo unidades sedimentarias o secuencias deposicionales con una genética y desarrollo comunes, separadas por disconformidades o conformidades relativas (Van Wagoner et al., 1988). Los trabajos realizados bajo este marco conceptual han analizado los materiales de la Cuenca de Cameros y han permitido relacionarlos con los de otras cuencas del Sistema de Rift Mesozoico Ibérico, confirmando la relación genética y evolutiva que poseen este conjunto de cuencas (Mas et al., 1993, 2002, 2004, 2011; Martín-Closas y Alonso, 1998; Salas et al., 2001; Arribas et al., 2002, 2003). Aunque con modificaciones frente a los primeros trabajos, en los que por ejemplo Mas et al., 1993 subdivide la cuenca en 6 secuencias deposicionales, estos estudios han permitido dividir la cuenca en 8 secuencias, que en rasgos generales suelen organizarse en ciclos iniciados por depósitos clásticos de origen aluvial que evolucionan hacia carbonatos de origen lacustre (Mas et al., 1993, 2002). El límite inferior de la megasecuencia Jurásico final- Cretácico Inferior de Cameros se encuentra limitada en su base por una discontinuidad pretitónica e interpretada como la emersión de la plataforma marina desarrollada durante la etapa post-rift 1 (Jurásico Inferior y Medio) (Mas et al., 1993). Esta discontinuidad se produce entre la sedimentación marina desarrollada a lo largo del Jurásico llegando hasta el Jurásico Superior y el comienzo de la fracturación de la Cuenca de Cameros en el Titónico (Mas et al., 1993). Esta discontinuidad conlleva una laguna estratigráfica que es de mayor importancia en zonas como el sector noroccidental de Cameros. El límite superior de la megasecuencia se encuentra en una discontinuidad de edad Albiense, que coincide con el final del ciclo de rift 2 y el inicio de la etapa post-rift 2, momento en el que las cuencas desarrolladas en el Sistema de Rift Mesozoico Ibérico quedan unificadas bajo una estratigrafía común en el contexto del estrecho Ibérico durante el Cretácico Superior (Alonso et al., 1989).

Las ocho secuencias deposicionales (SD) (Fig. 3.7) desarrolladas durante el ciclo de rift 2 en las que ha sido dividida la Cuenca de Cameros son:

*Secuencia Depositional 1 (SD1): Titoniense*

En este momento es cuando se produce el inicio del ciclo de rift 2 en el Sistema de Rift Mesozoico Ibérico o Cuenca Ibérica, en el cual se produce la independización de las diferentes cuencas que lo forman, entre ellas la Cuenca de Cameros. Desde este momento y hasta el Albiense actuará como una entidad sedimentaria individual, relacionada genéticamente con el resto de cuencas del sistema pero que le otorgará, como se ha comentado anteriormente, características únicas de carácter ambiental y sedimentario, a las cuales se encuentra ligado el excepcional contenido paleoicnológico de sus materiales. La fracturación de la cuenca en sus inicios es probablemente la causa de la emersión de las plataformas jurásicas carbonatadas previas, que dará lugar a la disconformidad anteriormente mencionada y que supone la base de la megasecuencia. La continuación de esta fracturación y el inicio de la subsidencia en la cuenca se produjo de forma irregular, como muestran las diferencias de potencia y distribución de los materiales de esta Secuencia Depositional 1. Como ocurrirá a lo largo del desarrollo de la Cuenca de Cameros, el sector oriental y occidental muestran diferencias significativas en los materiales que en ellos se depositan.

En el sector oriental aparece la Fm. Ágreda (Mas et al., 1993), que muestra materiales variados tanto siliciclásticos como carbonatados, en ambientes que varían desde fluviales y aluviales a lacustres en función de las zonas, el grado de subsidencia y cercanía a las zonas de falla. El desarrollo de zonas lacustres ha sido relacionado por algunos autores como Mas et al., 1993 con un aumento eustático global al final del Titónico como muestran las curvas de Haq et al., 1987 y Haq, 2014.

En el sector occidental aparecen las formaciones Señora de Brezales (Platt, 1990) y Boleras (Clemente y Pérez-Arlucea, 1993). Estas formaciones se encuentran ligadas formando parte de un ciclo aluvial-palustre, con la Fm. Señora de Brezales en la base, en forma de sedimentos siliciclásticos depositados en un contexto de abanico aluvial que rellenaría los relieves iniciales generados en la fracturación (Martín-Closas y Alonso, 1998). Lateralmente y hacia techo se reconoce la transición hacia la Fm. Boleras con calizas y margas depositadas en un ambiente lacustre-palustre que se instalaría de forma distal a los abanicos aluviales de la Fm. Señora de Brezales (Martín-Closas y Alonso, 1998).

*Secuencia Depositional 2 (SD2): Titoniense-Berriasiense*

La fracturación tectónica y la apertura de la cuenca continúa en este momento, asentándose los medios sedimentarios y mostrando ya una tendencia que se mantendrá durante el desarrollo de la cuenca, con valores de subsidencia más elevados en el sector oriental con espesores máximos



de entre 1400-1800 m, mientras que el sector occidental muestra potencias inferiores con apenas 600 m de espesor vertical de sedimentos (Martín-Closas y Alonso, 1998). Los materiales depositados en esta secuencia se corresponden nuevamente con la instalación de un sistema aluvial-lacustre, que muestra paralelismos en ambos sectores de la cuenca.

En el sector occidental aparecen las formaciones Jaramillo de la Fuente y Campolara, mientras que en el sector oriental aparecen la Fm. Magaña y Fm. Matute. Tanto la Fm. Jaramillo de la Fuente como la Fm. Magaña muestran materiales siliciclásticos depositados en un contexto aluvial-fluvial y que lateralmente y hacia techo transicionan a ambientes lacustres someros-palustres carbonatados con las formaciones Campolara y Matute, respectivamente. En el sector oriental, en las áreas con mayor desarrollo lacustre y más deprimidas, se han hallado evidencias de incursiones marinas (Schudack, 1987; González-Acebrón, 2010). Esta SD<sub>2</sub> se corresponde con los niveles superiores del Gr. Tera, el cual se encuentra formado por los materiales correspondientes a la SD<sub>1</sub>+SD<sub>2</sub>.

#### *Secuencia Depositional 3 (SD<sub>3</sub>): Berriasiense*

En esta época se producen algunos de los momentos con mayor tasa de subsidencia en la evolución de la cuenca, reconociéndose algunas de las secuencias más potentes con hasta 2500 m de espesor las zonas depocentrales del sector oriental. La diferenciación entre el sector oriental y occidental es importante ya en este momento, instaurándose en ambos sectores y hacia la base sistemas aluviales-fluviales, que lateralmente y hacia techo pasan a ambientes palustres litorales-lacustres de tipo lagoon somero en el sector occidental (Sacristán-Horcajada et al., 2012) y a ambientes salinos costeros en el sector oriental (Quijada, 2014).

En el sector oriental Quijada et al., 2013 divide la SD<sub>3</sub> en 3 formaciones: Fm. Huérteles, Fm. Aguilar del Río Alhama y Fm. Valdeprado. Estas formaciones fueron propuestas en inicio por Guiraud y Seguret, 1985, aunque Quijada et al., 2013 establece relaciones laterales de cambio de facies de la Fm. Huérteles tanto con la Fm. Aguilar como con la Fm. Valdeprado. Así, la Fm. Huérteles se encuentra en las zonas del extremo oeste y central del sector oriental, en forma de depósitos siliciclásticos fluviales y fluviomareales, los cuales hacia el este y a base de la secuencia transicionan a la Fm. Aguilar del Río Alhama con depósitos carbonático-evaporíticos, depositados en un ambiente de salinas costeras; y hacia el este y techo de secuencia el cambio lateral de facies de la Fm. Huérteles da lugar a la Fm. Valdeprado, compuesta también por sedimentos carbonático-evaporíticos pero depositados bajo condiciones de salinidad algo menores que las de la Fm. Aguilar del Río Alhama. Estas tres formaciones del sector oriental se corresponden con el Grupo Oncala de Tischer, 1966.

En el sector occidental aparecen las formaciones Salcedal y San Marcos, ambas definidas por Clemente y Pérez-Arlucea, 1993. En la base de la secuencia aparece la Fm. Salcedal, compuesta por niveles siliciclásticos de composición lutítica y areniscosa con esporádicas intercalaciones carbonáticas, depositados en un sistema fluvial meandriforme. Lateralmente y hacia techo se produce un cambio lateral de facies apareciendo la Fm. San Marcos, con niveles predominantemente carbonáticos depositados en un medio lacustre somero-palustre de tipo lagoon somero (Sacristán-Horcajada et al., 2012).

*Secuencia Depositional 4 (SD4): Berriasiense final-Valanginiense*

Se trata de una de las secuencias de menor potencia de la Cuenca de Cameros con apenas 200 m de espesor, apareciendo además solamente en su sector oriental. Se encuentra dividida en el Grupo Urbión A (Salinas y Mas, 1990) y la Unidad Heterolítica Inferior (Salinas y Mas, 1990). El Grupo Urbión A se corresponde con la parte inferior del Grupo Urbión de Tischer, 1966 y aparece en el oeste del sector oriental en forma de areniscas y lutitas depositadas en un sistema fluvial meandriforme con gran desarrollo de la llanura de inundación (Fernández-Barrenechea, 1993). Hacia el sureste del Grupo Urbión A desciende el contenido en areniscas siendo mucho más predominantes las lutitas. Hacia el este el Grupo Urbión A pasa a la Unidad Heterolítica Inferior compuesta mayoritariamente por calizas, areniscas y limolitas depositadas en un sistema fluviolacustre (Salinas y Mas, 1990; Mas et al., 1993).

*Secuencia Depositional 5 (SD5): Valanginiense-Hauteriviense*

Aparece tanto en ambos sectores de la cuenca y no presenta potencias de sedimentos tan elevadas como otras secuencias, con entre 50-300 m de espesor en el sector occidental y alrededor de 500 en el sector oriental. En el sector occidental aparece en forma de la Fm. Peñacoba (Clemente y Pérez-Arlucea, 1993) mientras que en el sector oriental se divide en el Grupo Urbión B (Más et al., 1993) y la Fm. Cabretón (Salinas y Mas, 1990) transicionando de la una a la otra mediante un cambio lateral de facies.

La Fm. Peñacoba aparece en el sector occidental con un espesor de entre 50-300 m (Mas et al., 1993) en forma de niveles con intercalaciones de calizas, areniscas lenticulares, margas y lutitas. Se interpretan como depositados en un ambiente de tipo lacustre somero (Mas et al., 1993).

En el sector oriental aparece en su parte este el Grupo Urbión B en forma de niveles siliciclásticos de lutitas con intercalaciones de areniscas de unos 500 m de potencia, compuesto también en algunas zonas esporádicos niveles carbonatados bioturbados. Estos materiales se depositaron en un sistema meandriforme con predominio de llanura de inundación, que hacia

el este y zonas más distales llegaría a dar lugar a pequeñas zonas lacustres someras (Fernández-Barrenechea, 1993). Hacia el oeste pasa lateralmente a la Fm. Cabretón, compuesta por una sucesión de 20-25 m de carbonatos que presentan mayor influencia detrítica hacia sus márgenes y depositados en un sistema lacustre instalado en las zonas más distales de un sistema aluvial (Salinas y Mas, 1990).

*Secuencia Depositional 6 (SD6): Hauteriviense superior-Barremiense*

Durante esta secuencia se produce la reactivación tectónica de la cuenca con mayores valores de subsidencia, y a diferencia de otros momentos los mayores espesores de sedimentos se depositan en el sector occidental. Se produce la instalación de nuevos sistemas aluviales-fluviales y lacustres, cuya sedimentación, sobre todo en el sector occidental, parece estar controlada por diversas fallas extensivas (Clemente y Alonso, 1990; Clemente y Pérez-Arlucea, 1993).

En el sector oriental esta secuencia presenta unos 900 m de espesor y se divide en los materiales de origen fluvial del Grupo Urbión C (Mas et al., 1993) con una alternancia de areniscas y lutitas con predominio de cuerpos canaliformes, que lateralmente hacia el este dan paso a las limolitas, calizas y areniscas de la Fm. Heterolítica de Transición (Salinas y Mas, 1990) interpretada como un medio fluvio-lacustre y que en sus aproximadamente 100 m de espesor muestra un predominio ligeramente mayor de carbonatos en su base, interpretándose como la colmatación de un sistema lacustre dando lugar a un mayor predominio fluvial de la sedimentación (Salinas y Mas, 1990).

En el sector occidental, con espesores de más de 1500 m, la presencia de fallas extensivas condicionará el depósito de los materiales, que se distribuyen en dos cubetas ligeramente diferentes: en una de ellas aparecen la Fm. Pinilla de los Moros (Clemente y Pérez-Arlucea, 1993) y la Fm. Hortigüela (Platt, 1989), mientras que en la otra se reconocen los materiales de la Fm. Golmayo (Clemente y Alonso, 1990). Hacia techo de la secuencia, parece producirse la unificación de ambas cubetas, ya que en ambos casos a techo dan paso a la Fm. Cuerda del Pozo (Clemente y Alonso, 1990). La Fm. Pinilla de los Moros aparece como areniscas canaliformes y lutitas de unos 450 m de espesor y depositadas en sistemas fluviales meandriiformes que lateralmente dan paso a los carbonatos y sedimentos detríticos de la Fm Hortigüela (Platt, 1989), de unos 60-100 m de espesor e interpretados como un sistema lacustre con importantes aportes de material detrítico. Por su parte, la Fm. Golmayo presenta 700 m de areniscas, arcillas, calizas y margas con anecdóticos niveles conglomeráticos a techo. Se interpreta como un complejo sistema fluvial meandriiforme con desarrollo de ambientes lacustres-palustres. Abarcando

buena parte del sector occidental y hacia techo de secuencia aparece la Fm. Cuerda del Pozo, compuesta por 800-1200 m de conglomerados, areniscas y lutitas depositados en un sistema aluvial complejo con múltiples canales, cuya sedimentación estaría controlada por la presencia de fallas extensionales.

*Secuencia Depositional 7 (SD7): Barremiense superior-Aptiense inferior*

En este momento se produce un aumento de las tasas de subsidencia a lo largo de toda la Cuenca de Cameros, como demuestra la continuidad de sedimentos depositados a lo largo de toda su extensión, desde el sector occidental al oriental. En el sector oriental es donde se pueden encontrar mayores potencias de sedimentos, con hasta 3000 m de espesor.

En el sector oriental se puede encontrar hacia base de la secuencia y hacia el oeste los materiales del Grupo Urbión D (Mas et al., 1993), compuesto por areniscas, limolitas y lutitas, relacionadas con un sistema aluvial-fluvial entrelazado en sus partes proximales que evoluciona a meandriforme (Fernández-Barrenechea, 1993). En la base de la secuencia y hacia el este, los materiales del Grupo Urbión D dan paso a la Fm. Jubera (Alonso y Mas, 1993) que presenta depósitos de conglomerados, areniscas, limolitas y arcillas interpretadas como parte la parte distal de un sistema de abanicos aluviales. Poseen una potencia muy variable desde 25 a más de 300 m de potencia (Hernández-Samaniego, 1990). Hacia el este y a techo de secuencia el Grupo Urbión D pasa lateralmente a depósitos mixtos siliciclásticos y carbonatados propios del Grupo Enciso, de interpretación fluviolacustre (Tischer, 1966; Mas et al., 1993; Doublet, 2004). Esto implica una evolución ambiental desde las zonas situadas más al oeste del sector oriental, con presencia de sistemas fluviales-aluviales, hacia las zonas del este de la cuenca, en las que se instala un sistema fluviolacustre. En el norte del sector oriental la potencia de la serie desciende, encontrando las formaciones Jubera y Leza (Mas y Alonso, 1991; Alonso y Mas, 1993) depositadas en una serie de cubetas de origen tectónico, y que llegan a apoyarse sobre el substrato jurásico marino (Alonso y Mas, 1993; Suárez-González et al., 2013, 2015). Los materiales de la Fm. Leza son propios de un sistema de abanicos aluviales con depósito de conglomerados, areniscas y lutitas, los cuales lateralmente dan paso a las calizas de la Fm. Leza, que poseen importante influencia marina, instalándose en esta parte de la cuenca un ambiente de tipo humedal marino (Suárez-González et al., 2013, 2015). Esta Fm. Leza se encuentra también en relación lateral con los niveles fluviolacustres del Grupo Enciso.

En el sector occidental aparece la Fm. Abejar (Clemente y Alonso, 1990), que llega a los 1300 m de potencia y está compuesta por materiales siliciclásticos de granulometrías variables, apareciendo conglomerados, areniscas, limos y arcillas e interpretados como zonas medias y

distales de un sistema de abanicos aluviales. La sedimentación en esta zona parece haber estado controlada por la fracturación y tectonismo del extremo suroccidental de la cuenca, habiéndose reconocido en esta formación hasta 3 secuencias granodecrecientes. Estas secuencias presentan a base un predominio conglomerático que hacia techo se vuelve más arenoso, consecuencia de las diferentes reactivaciones de fallas en la zona suroccidental que llevarían al depósito de los conglomerados, y en periodos más relajados tectónicamente permitirían la estabilización de estos abanicos y el depósito de material siliciclástico de menor energía (Clemente y Alonso, 1990).

*Secuencia Deposicional 8 (SD8): Aptiense superior-Albiense inferior*

Se trata del último pulso extensivo importante del ciclo de rift 2 (Jurásico final-Cretácico Inferior), y que se encuentra registrado exclusivamente en el sector oriental de la cuenca. Los materiales que la forman se corresponden con el Grupo Oliván (Tischer, 1966) y constan de una secuencia predominante de areniscas que en algunas zonas se intercalan con lutitas y, en menor medida, margas arenosas. Posee una potencia variable de entre 800-2800 m y se interpreta como un sistema fluvial meandriforme con amplias llanuras de inundación (Tischer, 1966; Mas et al., 2009, 2011).

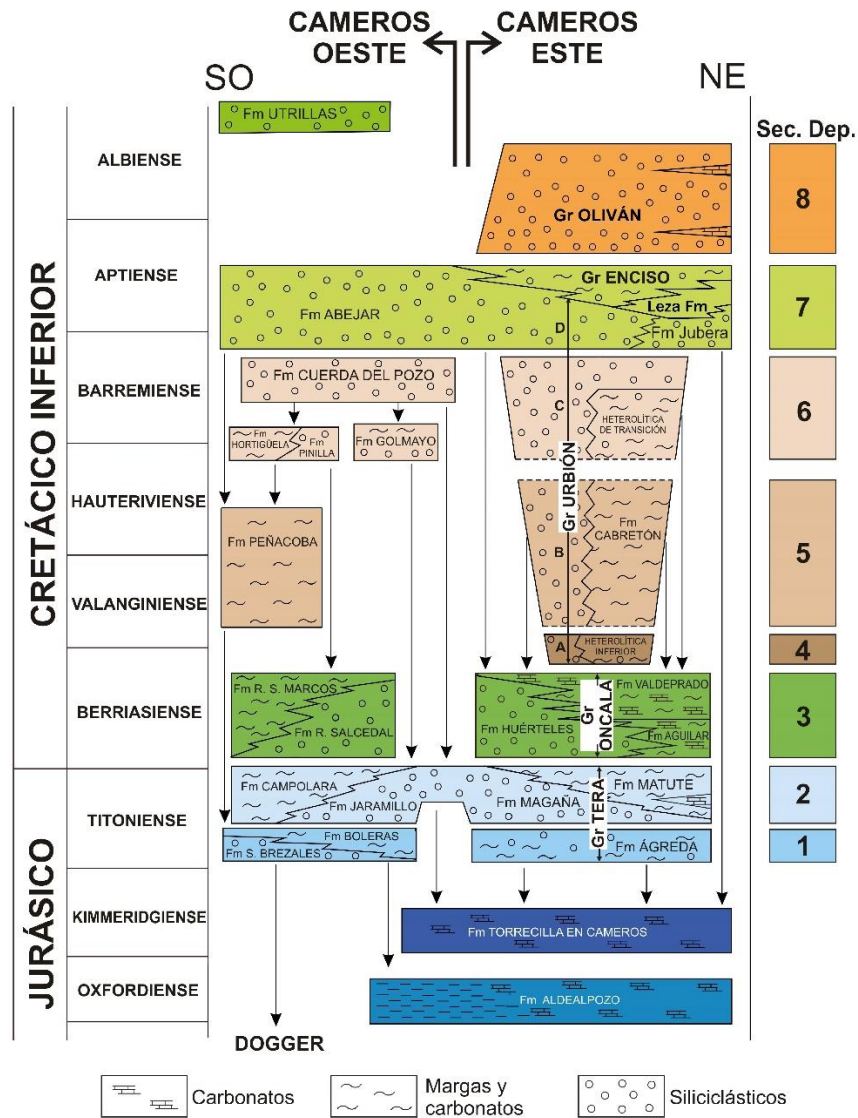


Figura 3.7. Síntesis cronoestratigráfica de las Secuencias Deposicionales del relleno de la Cuenca de Cameros (Tomada de Mas et al., 2011).



# CAPÍTULO 4.

## ANTECEDENTES



#### 4.1. *Antecedentes sobre las icnitas de dinosaurio de la Cuenca de Cameros*

A continuación se expondrán los principales investigadores y grupos de investigación que han trabajado en los yacimientos icnológicos de la Cuenca de Cameros, así como una recopilación del número aproximado de yacimientos presentes en cada provincia.

##### 4.1.1. *La Rioja (Tabla 4.1)*

En esta zona las primeras referencias a icnitas de dinosaurios se realizan a final de los años 60 del siglo XX, cuando se publica en el diario El Correo Español-El pueblo vasco un artículo sobre las huellas de dinosaurio que Moisés Iglesias Ponce de León (geólogo) y Luis Vicente Elias (etnólogo) encontraron mientras realizaban trabajos en el área de Cameros. También en esos años, el maestro de la escuela de la localidad de Enciso empieza a colaborar con dos investigadores especializados en la paleontología de vertebrados, María Lourdes Casanovas Cladellas y José Vicente Santafé Llopis, pertenecientes al Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell. A comienzos de los años 70 publican sus estudios sobre cinco yacimientos de icnitas de la zona de Enciso y de Arnedo (Casanovas-Cladellas y Santafé-Llopis, 1971, 1974), realizando así las primeras publicaciones científicas sobre huellas de dinosaurio en La Rioja. Todo esto contribuyó a poner en conocimiento de las gentes de la zona la presencia de yacimientos de icnitas de dinosaurio en el sur de La Rioja, y llevó a que grupos de aficionados realizaran búsquedas de nuevos yacimientos (Pérez-Lorente, 2015).

Pero no sólo en la zona de Enciso se concienció la población sobre este tipo de patrimonio, sino que el también maestro de escuela de Igea, Ángel Gracia, comenzó algunos años después a concienciar a sus alumnos sobre la importancia de los fósiles y cómo interpretarlos. Esto llevó a algunos de estos alumnos a sentir curiosidad por la paleontología, y en los años siguientes se descubrieron diversos yacimientos en los alrededores de Igea (Pérez-Lorente, 2015). A pesar de que esta concienciación paleontológica seguramente se extendió por otras localidades de la zona, Enciso e Igea supusieron dos núcleos importantes para la investigación de las icnitas y de los dinosaurios en el Cameros riojano, como demuestran sus sendos centros de interpretación inaugurados en 1997 (Centro Paleontológico de Enciso) y 2005 (Centro de Interpretación Paleontológica de La Rioja, Igea) (Díaz-Martínez et al., 2010).

A partir de los primeros descubrimientos y publicaciones en los años 70 del siglo XX aumenta significativamente el número de yacimientos descubiertos en La Rioja, realizados por diversos investigadores y grupos de investigación. En el área de Igea, el grupo del Departamento de Geología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi comienza a colaborar a finales de los años 70 con los asesores del Centro de Interpretación Paleontológica de La Rioja situado en esta misma localidad, llevando a cabo diversas publicaciones sobre icnitas de dinosaurio (e.g. Viera y Aguirrezabala, 1982; Viera et al., 1984; Aguirrezabala et al., 1985; Viera y Torres, 1992, 1995a) y publicando también restos directos de dinosaurios (Torres y Viera, 1994, 1997; Viera y Torres, 1995b).

A finales de los años 80 y en los 90, investigadores de la Universidad Autónoma de Madrid estudian algunos yacimientos de icnitas riojanos (e.g. Sanz y Moratalla, 1985, 1992; Moratalla et al., 1988). En el contexto de estas investigaciones, José Joaquín Moratalla realiza su tesis doctoral (Moratalla, 1993), que será la primera tesis realizada en España centrada dinosaurios, concretamente en el estudio de los restos indirectos de estos animales, y en la que se analizan algunos yacimientos de icnitas riojanos. Con posterioridad José Joaquín Moratalla continuará trabajando en yacimientos de La Rioja, especialmente en los alrededores de la localidad de Cornago (e.g. Moratalla et al., 1996; Moratalla y Hernán, 2008).

Durante estos años 80 continúan con sus investigaciones en los yacimientos de icnitas riojanos el grupo de Casanovas-Cladellas y Santafé-Llopis, que como se ha mencionado anteriormente fueron los primeros en publicar sus investigaciones sobre icnitas de dinosaurio en La Rioja (Casanovas-Cladellas y Santafé-Llopis, 1971, 1974). Con ellos comienza a colaborar el geólogo Félix Pérez Lorente, que liderará el Grupo de Investigación Paleontológica para el Estudio de Huellas Fósiles de Vertebrados de la Universidad de La Rioja y que desde los años 80 hasta la actualidad publicará multitud de artículos científicos sobre las icnitas de dinosaurio de La Rioja (e.g. Pérez-Lorente, 1985; Pérez-Lorente, 1990, 1993, 1999; Pérez-Lorente y Jiménez-Vela, 2006). En el transcurso de esos años dirigirá también dos tesis doctorales centradas en los yacimientos e icnitas de dinosaurio, tanto desde un punto de vista icnotaxónimico (Díaz-Martínez et al., 2013) como patrimonial (García-Ortiz de Landaluce, 2016). En 2015 publica su libro *Dinosaur Footprints & Trackways of La Rioja* (Pérez-Lorente, 2015) en el cual se recopila gran parte de la información publicada hasta dicha fecha en los yacimientos icníticos riojanos. Desde los años 90 del siglo XX hasta la segunda década del siglo XXI se descubrieron multitud de nuevos yacimientos y se han publicado más de 100 artículos científicos sobre icnitas de dinosaurio en La Rioja (referencias en Pérez-Lorente, 2005 y Díaz-Martínez, 2011). Estos trabajos fueron publicados por tres grupos de investigación principales: Universidad de La Rioja/ Museo Miquel Crusafont de Sabadell; Sociedad de Ciencias Aranzadi; y Universidad Autónoma de Madrid/ Iberdrola (Díaz-Martínez, 2013).

Desde el año 2016 hasta la actualidad la Cátedra de Paleontología de la Universidad de La Rioja, dirigida por Angélica Torices, ha realizado diversas investigaciones y proyectos en La Rioja, como la digitalización de diversos yacimientos de icnitas y la publicación de varios artículos y comunicaciones en congresos (e.g. Torices et al., 2019; Ferrer-Ventura et al., 2019; San Juan-Palacios; et al., 2021; Isasmendi et al., 2020; Navarro-Lorbés et al., 2021, 2023). En este contexto se engloba la presente tesis doctoral, al igual que las que se encuentran realizando Raúl San Juan Palacios, centrada en el estudio de *Prejanopterus curvirostris*, Mireia Ferrer Ventura, centrada en los estudios de conservación y restauración de los yacimientos de icnitas de La Rioja, y Erik Isasmendi, centrada en el estudio de los dinosaurios terópodos del Cretácico Inferior de La Rioja.

El número de yacimientos de icnitas existentes en La Rioja es difícil de cuantificar exactamente por los diferentes criterios que se han usado para su numeración, a veces agrupando yacimientos que se encontraban en una misma zona geográfica y otras separando yacimientos a pesar de encontrarse en un mismo estrato de roca (Pérez-Lorente, 2015). La Rioja cuenta aproximadamente con 190 yacimientos de icnitas en su territorio, albergando más de 10000 icnitas individuales de dinosaurios terópodos, ornitópodos y saurópodos.

### La Rioja

<i>Nombre yacimiento</i>	<i>Nº de afloramientos</i>	<i>Nombre yacimiento</i>	<i>Nº de afloramientos</i>
<i>Barranco de Acrijos</i>	1	<i>La Torre</i>	15
<i>Barranco de la Canal</i>	1	<i>La Virgen del Campo</i>	4
<i>Barranco de la Dehesa</i>	1	<i>La Virgen del Villar</i>	1
<i>Barranco Sierra del Palo</i>	1	<i>La Virgen del Prado</i>	1
<i>Barranco de la Solana</i>	1	<i>La Vuelta de los M.</i>	1
<i>Barranco de Valdaedo</i>	1	<i>Las Hoyas</i>	1
<i>Barranco de Valdegutiérrez</i>	2	<i>Las Losas</i>	1
<i>Barranco de Valdebrajés</i>	1	<i>Las Mortajeras</i>	1
<i>Barranco de Valdebrajés ab.</i>	1	<i>Las Navas</i>	1
<i>Barranco de Valdeño</i>	1	<i>Las Navillas</i>	1
<i>Cabezuelos</i>	1	<i>Las Riscas</i>	1
<i>Cabezón de Cameros</i>	5	<i>Laguna</i>	1
<i>Camino a Treguajantes</i>	1	<i>Lastra 3A</i>	1
<i>Camino de Igea a Vald.</i>	1	<i>Lastra 3B</i>	1
<i>Camino de la nevera</i>	2	<i>Lastra 10A</i>	1
<i>Castillo de Cornago</i>	1	<i>Los Cayos</i>	6
<i>CCM</i>	3	<i>Los Chopos</i>	1
<i>Chorrón del Saltadero</i>	1	<i>Los Colmenares</i>	1
<i>Corral de Valdefuentes</i>	1	<i>Los Piojos</i>	1
<i>Corral del Totico</i>	1	<i>Malvaciervo</i>	1
<i>Cuesta del Peso</i>	1	<i>Mina Victoria</i>	1
<i>Del Río</i>	1	<i>Munilla</i>	1
<i>El Contadero</i>	1	<i>Navalsaz</i>	1
<i>El Encinar</i>	1	<i>Peña Untura</i>	1
<i>El Robledo</i>	1	<i>Peñaortillo</i>	2
<i>El Sobaquillo</i>	1	<i>Peñas Amarillas</i>	1
<i>El Torrontón</i>	1	<i>Perosancio</i>	1
<i>El Villar-Poyales</i>	1	<i>Río Maguillo</i>	1
<i>Era del Peladillo</i>	7	<i>San Martín de Jubera</i>	3
<i>Fonsarracín</i>	1	<i>San Prudencio</i>	1
<i>Frontón de Cornago</i>	1	<i>San Vicente de Robres</i>	1
<i>Fuente de Juan Podrida</i>	1	<i>San Vicente</i>	17
<i>Fuenteamarga</i>	1	<i>Santa Ana</i>	1
<i>Guilera</i>	2	<i>Santa Juliana</i>	1
<i>Hornillos</i>	5	<i>Santa Lucía</i>	1
<i>Icnitas 3</i>	1	<i>Santisol</i>	1
<i>La Aguzadera</i>	1	<i>Sol de la Pita</i>	1
<i>La Barguilla</i>	1	<i>Solana del Chorrón</i>	1

<i>La Canal</i>	13	<i>Soto 1</i>	1
<i>La Cañada</i>	3	<i>Soto 2</i>	1
<i>La Cela</i>	4	<i>Soto 3</i>	1
<i>La Cuesta de Andorra</i>	1	<i>Tajugueras</i>	1
<i>La Escurquilla</i>	1	<i>Totico</i>	2
<i>La Ilaga</i>	1	<i>Trevijano</i>	2
<i>La Hoya</i>	1	<i>Umbría del Portillo</i>	1
<i>La Magdalena</i>	1	<i>Valdecevillo</i>	1
<i>La Mata</i>	1	<i>Valdecevillo Este</i>	1
<i>La Moga</i>	3	<i>Valdemayor</i>	1
<i>La Pellejera</i>	1	<i>Valdemurillo</i>	1
<i>La Presa de Enciso</i>	1	<i>Valdenocerillo</i>	1
<i>La Regadera</i>	1	<i>Valdeperillo</i>	4
<i>La Rueda</i>	1	<i>Valdeté</i>	1
<i>La Senoba</i>	1	<i>Valtrujal</i>	1
			<b>Total</b>
			190

Tabla 4.1. Listado de yacimientos de icnitas de La Rioja. Datos tomados de Pérez-Lorente, 2015 y el listado de bienes patrimoniales del Gobierno de La Rioja.

#### 4.1.2. Soria (Tabla 4.2)

Los materiales de la Cuenca de Cameros en su parte soriana también son muy ricos en cuanto a restos de dinosaurios se refiere, tanto directos como indirectos. Los primeros descubrimientos de restos directos se realizaron a principios del siglo XX, hallándose en 1917 restos de dinosaurios en los alrededores de Golmayo, encontrados por Clemente Sáenz García y que estudiaría Royo Gómez posteriormente (Royo-Gómez, 1926). Este yacimiento dará lugar durante las siguientes décadas a nuevos descubrimientos de restos de dinosaurios, tanto saurópodos como ornitópodos y terópodos, acompañados de otros restos de vertebrados como cocodrilos y tortugas (Buscalioni, 1986; Sanz et al., 1993; Fuentes-Vidarte et al., 1998, 2003a). También se localiza material óseo de dinosaurios en otros lugares de la provincia de Soria, como el hallazgo realizado en Cubilla de fragmentos de un dinosaurio saurópodo, publicados por Lapparent et al., 1957; o el fémur de saurópodo hallado en Tera (Sanz et al., 1992). Ya en el siglo XXI, Fuentes Vidarte y colaboradores realizan excavaciones en el yacimiento de Zorralbo entre los años 2000-2003 en materiales de la Fm. Golmayo del Grupo Tera. En estas excavaciones extraen un gran número de restos pertenecientes a dinosaurios iguanodóntidos, saurópodos, tireóforos y terópodos, junto con restos de cocodrilos y tortugas (Fuentes-Vidarte et al., 2002, 2003b, 2005a). En 2016 se describe y se crea la especie *Magnamanus soriaensis* (Fuentes-Vidarte et al., 2016) y en 2017 se define la especie *Soriatitan golmayensis* (Royo-Torres et al., 2017) con material extraído del yacimiento de Zorralbo.

Al igual que La Rioja, la provincia de Soria destaca por la cantidad y calidad de su registro icnológico. Las primeras investigaciones sobre icnitas de dinosaurio en Soria comienzan en los años 80, con los estudios del Departamento de Geología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi

(Aguirrezabala et al., 1980, 1983). Desde finales de los años 80 se descubrirán y estudiarán multitud de icnitas en Soria, investigaciones que son recopilados por Hernández-Medrano et al., 2005 y que suman alrededor de 180 yacimientos.

En las primeras décadas del presente siglo también trabajarán en yacimiento de icnitas de Soria investigadores del grupo *Aragosaurus* de la Universidad de Zaragoza, que llevarán a cabo estudios icnológicos en diversos yacimientos de la provincia (e.g. Barco et al., 2006; Castanera et al., 2013a,b).

### Soria

<i>Nombre yacimiento</i>	<i>Nº de afloramientos</i>	<i>Nombre yacimiento</i>	<i>Nº de afloramientos</i>
<i>Arévalo</i>	1	<i>La Muela</i>	1
<i>Arroyo de la Canal</i>	1	<i>La Muga</i>	1
<i>Arroyo Sancho Blasco</i>	2	<i>La Peña</i>	1
<i>Barranco de las Espinas</i>	1	<i>La Revilleja</i>	1
<i>Barranco de las Viñas</i>	1	<i>La Rocelada</i>	1
<i>Barranco de Valduérteles</i>	4	<i>La Sierra</i>	1
<i>Barranco Malo</i>	1	<i>La Ventizuela</i>	1
<i>Bretún</i>	3	<i>Las Adoberas</i>	1
<i>Camino de las MM</i>	2	<i>Las Aldehuelas</i>	3
<i>Camino de los Arrieros</i>	1	<i>Las Celadillas</i>	1
<i>Camino de San Pedro</i>	1	<i>Las Costanillas</i>	1
<i>Camino de Villartoso</i>	1	<i>Las Cuestas</i>	2
<i>Camino del Molino</i>	1	<i>Las Gamenosas</i>	1
<i>Cerro Alto</i>	3	<i>Las Llanas</i>	2
<i>Dehesa de Gallinero</i>	2	<i>Las Palomeras</i>	1
<i>El Corral de la Peña</i>	1	<i>Ledrado</i>	2
<i>El Corvejón</i>	1	<i>Los Balconcillos</i>	1
<i>El Frontal</i>	1	<i>Los Barranquillos</i>	1
<i>El Iriazo</i>	1	<i>Los Campos III</i>	1
<i>El Majadal</i>	1	<i>Los Quintanares</i>	1
<i>El Montecito</i>	1	<i>Los Tormos</i>	1
<i>El Royo</i>	1	<i>Magaña</i>	2
<i>El Santo</i>	2	<i>Malvavao</i>	2
<i>El Vallejuelo</i>	3	<i>Miraflores</i>	4
<i>Ermitea Virgen de Ayuso</i>	1	<i>Navabellida</i>	3
<i>Fuente Cazo</i>	1	<i>Penalage</i>	2
<i>Fuente de la Dehesa</i>	1	<i>Peña Caballero</i>	1
<i>Fuente de la Haya</i>	1	<i>Peña de los Moros</i>	1
<i>Fuente Lacorte</i>	1	<i>Prado I</i>	1
<i>Fuentefría</i>	1	<i>Prao Caído</i>	1
<i>Fuentes de Magaña</i>	1	<i>Puente Rabanera</i>	3
<i>Fuentesalvo</i>	4	<i>Rebollares</i>	3
<i>Gonzala</i>	1	<i>Revilla I</i>	1
<i>Hoya Malava</i>	1	<i>Rinaragre</i>	1
<i>Juncal</i>	4	<i>Río Linares I</i>	1

<i>La Calavera</i>	1	<i>Río Masas</i>	1
<i>La Callejuela</i>	1	<i>Río Ventosa I</i>	1
<i>La Cornisa</i>	1	<i>S. Pedro el Viejo</i>	1
<i>La Costanada</i>	1	<i>Salgar de Sillas</i>	1
<i>La Cuesta</i>	1	<i>San Cabrás</i>	1
<i>La Dehesa</i>	1	<i>San Roque</i>	1
<i>La Hoyuela</i>	1	<i>Santa Cristina</i>	2
<i>La Laguna</i>	3	<i>Santa Cruz</i>	1
<i>La Losa</i>	2	<i>Serrantes</i>	5
<i>La Matecasa</i>	1	<i>Solana del Cerro Alto</i>	1
<i>Solanilla</i>	1	<i>Valhondo</i>	1
<i>Torretorrancho</i>	1	<i>Valles de Valdelalosa</i>	1
<i>Tralenguas</i>	1	<i>Valloria</i>	10
<i>Umbria del Sastre</i>	1	<i>Verguizas</i>	1
<i>Valdeande</i>	1	<i>Villartoso</i>	2
<i>Valdecantos</i>	2	<i>Villaseca 32</i>	1
<i>Valdegén</i>	8	<i>Villaseca Bajera</i>	1
<i>Valdehijuelos</i>	1	<i>Vizmanos</i>	3
<i>Valdenegrillos</i>	4	<i>Zarranzano</i>	1
<i>Valduérteles</i>	2		
			<b>Total</b>
			177

Tabla 4.2. Listado de los yacimientos icnológicos de la provincia de Soria. Datos tomados de Hernández-Medrano et al., 2005.

#### 4.1.3. Burgos (Tabla 4.3)

En la provincia de Burgos también se encuentran restos de dinosaurios en materiales de la Cuenca de Cameros, en especial con los trabajos del Colectivo Arqueológico Paleontológico de Salas de los Infantes, y la figura de Fidel Torcida Fernández Valdor, que ha liderado la mayoría de investigaciones paleontológicas centradas en dinosaurios de la provincia burgalesa. Adquieren en esta provincia especial relevancia los dinosaurios saurópodos, cuyos restos óseos han permitido definir dos especies: *Demandasaurus darwini* (Torcida-Fernández Valdor et al., 2011) y *Europatitan eastwoodi* (Torcida-Fernández-Valdor et al., 2017). Los yacimientos icnológicos son menos numerosos que en Soria y La Rioja, pero entre los más de 20 yacimientos de icnitas de dinosaurio burgaleses destaca el complejo de Las Sereas, compuesto por 14 yacimientos y con más de 1000 huellas, principalmente de dinosaurios saurópodos (Torcida-Fernández Valdor et al., 2012; 2015).

#### Burgos

<b>Nombre yacimiento</b>	<b>Nº de afloramientos</b>
<i>Camino de Montalvillo</i>	1
<i>Costalomo</i>	1
<i>El Frontal</i>	2
<i>Fuente la Teja</i>	1
<i>Las Sereas + La Pedraja</i>	14

<i>Necrópolis de Revenga</i>	1
<i>Peña Uñor</i>	2
<i>Puente San Miguel</i>	1
<i>Senda del Correo</i>	1
	<hr/>
	<b>Total</b>
	<hr/>
	24

Tabla 4.3. Listado de yacimientos icnológicos de la provincia de Burgos. Datos tomados de Torcida-Fernández Valdor et al., 2012; 2015.

# CAPÍTULO 5.

## GREGARISMO EN DINOSAURIOS NO AVIANOS



### 5.1. *El gregarismo en dinosaurios no avianos*

Uno de los comportamientos que han sido más analizados y discutidos en la paleontología de vertebrados, y más concretamente en los estudios sobre dinosaurios, ha sido el gregarismo o la agrupación social de individuos (e.g. Hitchcock, 1836; Bird, 1941, 1944; Ostrom, 1972; Currie, 1983; Lockley, 1991; Matsukawa et al., 1997; Barco et al., 2006; Castanera et al., 2011; García-Ortíz y Pérez-Lorente, 2014). Las evidencias de gregarismo en dinosaurios proceden de diversas fuentes de información (Currie y Eberth, 2010): 1) Morfología ósea, 2) acumulaciones monoespecíficas de múltiples individuos, 3) registro icnológico, 4) inferencias filogenéticas y 5) comparación con ecosistemas modernos. La formación de grupos de individuos de la misma especie es uno de los comportamientos más llamativos y sorprendentes del mundo animal, y aunque hoy en día son observables, las evidencias de estas agrupaciones en el registro fósil pueden ser difíciles de detectar. Además, estas agrupaciones en la actualidad pueden ser producto de variadas razones y de carácter temporal o estable en el tiempo (Ioannou, 2021).

Este tipo de relaciones entre individuos pueden variar desde agrupaciones temporales por cuestiones reproductivas o de consecución de recursos, hasta la formación de manadas, bandadas o rebaños en los cuales pueden surgir relaciones sociales complejas como la jerarquía o el altruismo. Hay que destacar que la formación de este tipo de agrupaciones puede acarrear algunas desventajas para el individuo, como una reducción del éxito reproductivo o una mayor competencia por los recursos por tener que competir con otros miembros del grupo (Ioannou, 2021). A pesar de esto, parece evidente que la pertenencia a un grupo aumenta significativamente la defensa contra depredadores, al tiempo que en especies predatoras favorece la consecución de mayores presas y con mayor efectividad, con la consiguiente escalada evolutiva que esto puede conllevar. De esto se puede deducir que la presión predatoria que sufra una especie puede condicionar la selección de comportamientos grupales, o modificar el tamaño de los grupos formados (Ioannou, 2021). A este respecto, existen evidencias en paleontología de dinosaurios que proponen este tipo de modificaciones a lo largo de etapas ontogenéticas, como el caso de *Pinacosaurus*, el cual formaría manadas en sus estadios juveniles mientras que en estados adultos los individuos poseerían comportamientos solitarios (Currie et al., 2011). Algunos estudios en animales actuales han demostrado que algunas especies de aves forman bandadas de tamaño mucho más reducido en áreas con menor presión predatoria que en otras donde hay mayor número de depredadores y más efectivos (Beauchamp, 2004). Los efectos positivos que la formación de manadas o agrupaciones puede acarrear frente a la depredación, son detallados por Beauchamp, 2014 e Ioannou, 2021:

- *Detección colectiva*: En un grupo de individuos, la vigilancia antipredadora será la suma de la capacidad de detección de los individuos que lo conforman, siempre y cuando el grupo pueda reaccionar al unísono frente a una amenaza. La reacción grupal puede variar en complejidad, desde la huida de todo el grupo cuando uno de sus integrantes detecta una amenaza y huye, hasta comportamientos más complejos que pueden

implicar comunicación sonora o visual, estructuraciones defensivas, etc. Por tanto, la influencia de la detección colectiva se ve influenciada por dos aspectos diferentes: la capacidad del grupo para la detección de amenazas y la capacidad de transmitir esta información por parte del detector o detectores (Beauchamp, 2014). Como se ha comentado, la transmisión de la información no necesariamente debe ser compleja, y el efecto de la detección colectiva será positivo siempre y cuando reduzca el tiempo de detección y reacción de los individuos del grupo frente al que tendrían en caso de encontrarse aislados.

- *Efecto de atenuación y de encuentro*: La efectividad de un grupo frente a la depredación depende estrechamente de la relación entre estos dos efectos. El efecto de atenuación implica que una vez un depredador o depredadores han lanzado un ataque, los individuos pertenecientes a un grupo se benefician de una reducción del riesgo de ser atacados por la presencia de otras presas potenciales cercanas (Bertram, 1978); siempre y cuando los depredadores no sean capaces de capturar a todos los individuos del grupo (Beauchamp, 2014). Pero sólo por la acción de esta atenuación no se puede valorar la efectividad de un grupo frente a la depredación, ya que, de ser así, a mayor número de individuos en un grupo menor sería el riesgo de depredación. En estrecha relación con el efecto de atenuación surge el efecto de encuentro, por el que un grupo mayor, atraerá un mayor número de ataques de los depredadores, por ser más fácilmente detectable. Para un depredador o depredadores, será más fácil localizar a un grupo de individuos que a individuos aislados, pero los individuos aislados no contarán con las ventajas del efecto de atenuación o de la detección colectiva. La combinación de los efectos de atenuación y encuentro se denomina mitigación de ataque o *attack abatement*.
- *Confusión*: La confusión que genera en un predador el perseguir una presa dentro de un grupo que huye, se produce tras los anteriores efectos mencionados (Beauchamp, 2014). Consiste en la reducción de la efectividad de un ataque cuando el depredador ya ha elegido una presa dentro del grupo, y es una línea de defensa que trata de explotar las limitaciones cognitivas del predador (Krakauer, 1995). Dentro del efecto de confusión existen diferentes aspectos que pueden contribuir a facilitar o dificultar la labor del depredador, como es el grado de homogeneidad del grupo y la presencia de individuos “anómalos” ya sea en factores anatómicos, de capacidades físicas o de comportamiento. La selección de estos individuos fenotípicamente diferentes por parte de los depredadores contribuirá a la selección de un fenotipo homogéneo dentro del grupo (Beauchamp, 2014).
- *Defensa de grupo*: Los anteriores factores mencionados hacen referencia a una resistencia pasiva de los grupos de presas, en las que existe una mínima resistencia a la acción de los predadores. Los anteriores efectos son producto de lo que podría denominarse como

resistencia pasiva a la depredación, mediante detección de amenazas, huida o disminución del riesgo por saturación de la capacidad de los depredadores. Sin embargo, algunas especies pueden mostrar resistencias más activas a la depredación, desde el acoso llevado a cabo por algunas especies mediante exhibiciones sonoras o visuales desde la distancia (Curio, 1978) a la adopción de formaciones defensivas durante un ataque (Creel y Creel, 2002).

Hasta el momento se ha tratado el aspecto gregario de las especies consideradas como presas, y de las capacidades defensivas que este comportamiento puede proporcionarles. Sin embargo, los efectos del gregarismo no sólo poseen una componente de defensa, sino que poseen efectos considerables de cara a la obtención de recursos. Los principales factores que influyen en este sentido son también recopilados por Beauchamp, 2014, y, aunque se pueden definir como los efectos beneficiosos que posee el gregarismo para los depredadores, algunos de ellos pueden ser extrapolados a especies no necesariamente depredadoras:

- *Búsqueda de alimento*: La búsqueda de alimento, ya sea en forma de carroñeo o de búsqueda de presas es mucho más eficiente cuando es realizada en grupo que cuando la realizan individuos aislados. Este aspecto ha sido interpretado desde hace tiempo en carroñeros actuales, como por ejemplo en el caso de *Gyps fulvus*, cuya búsqueda de carroña se produce de forma más eficiente gracias a realizarla con los individuos del grupo sin perderse de vista los unos a los otros (Tristram, 1859). Gracias a esto, cuando un individuo localiza un cadáver, el resto de integrantes del grupo se agrupan en torno al descubrimiento. En el caso de depredadores, la búsqueda de presas es también más efectiva en grupo, debido a la sinergia generada por los diversos individuos. Además, permite que individuos con capacidades de detección inferiores sean capaces de localizar alimento gracias a los integrantes del grupo más capaces.
- *Mayor capacidad de depredación*: La depredación en grupo aumenta considerablemente el poder ofensivo si se compara con el de un solo individuo. Esto permite a los grupos de depredadores no sólo ser más eficientes en la consecución de presas, sino ser capaces de depredar especies de mayor tamaño. La capacidad de depredar mayores presas en grupo, es un hecho que ha sido detectado en multitud de grupos animales. Los casos más evidentes tienen que ver con mamíferos cazadores, que en grupo son capaces de subyugar presas mucho más grandes que ellos; como por ejemplo grupos de leonas (*Panthera leo*) (Scheel y Packer, 1991) o los licaones (*Lycan pictus*) (Creel y Creel, 1995; Fanshawe y FitzGibbon, 1993). Sin embargo, multitud de grupos, muy distantes evolutivamente de los mamíferos, son capaces de depredar sobre mayores presas cuando actúan en grupo, encontrándose ejemplos de esto incluso en invertebrados (Berryman

et al., 1985; Cash et al., 1993; Fordyce y Agrawal, 2001; Yip et al., 2008). Pero la acción predatoria en grupo no sólo permite cazar presas de mayor tamaño, sino que en grupos bien organizados las tasas de éxito pueden ser superiores a las que serían las de los individuos por separado. Existen otras estrategias llevadas a cabo por los depredadores, como la saturación de la capacidad de huida de las presas, por la acción combinada de los miembros del grupo (Struhsaker, 1981; Götmark et al., 1986; Källander, 2008) o el “pastoreo” de manadas (Ellis et al., 1993; Vaughn et al., 2010), que trata de limitar el espacio en el que se encuentra un conjunto de presas de forma que su caza suponga un menor gasto energético para los depredadores. En resumen, la acción predatoria en grupo puede permitir a los individuos obtener una mayor cantidad de recursos y de una forma más eficiente, tanto con comportamientos socialmente complejos como por la simple acumulación de predadores en una cacería conjunta que haga a las presas más difícil su huida.

- *Defensa-Usurpación de alimento:* Aunque se tiende a categorizar a muchos grupos de animales como depredadores o carroñeros, lo cierto es que la mayoría de especies depredadores son capaces de obtener alimento tanto por depredación directa sobre las presas como por arrebatar las capturas de otras especies. A este respecto, la agrupación de individuos en manadas permite no sólo aumentar la capacidad de defender los recursos obtenidos, sino de arrebatar a otras especies los suyos. Existen ejemplos de esto en multitud de grupos como mamíferos, algunas especies de arañas sociales o aves (Beauchamp, 2014 y referencias incluidas). Pero la competencia puede incluso ser intraespecífica, y diferentes grupos de una misma especie competir por la conservación del alimento (Marzluff y Heinrich, 1992; Janson y Goldsmith, 1995).
- *Gestión de recursos:* La búsqueda de alimento en grupo ha sido propuesta como una forma más eficiente de gestionar los recursos de una zona que la que podrían llevar a cabo individuos aislados (Miller, 1922; Beauchamp, 2014). Si bien es cierto que se le da más importancia en especies cuya fuente de alimento se basa en la recolección de alimento, como algunas especies de aves o primates, Beauchamp, 2014 defiende que también puede ser un factor importante en especies depredadoras. La capacidad del grupo de evitar buscar alimento en zonas excesivamente explotadas, reducirá el desperdicio de energía que sí que se produciría si el mismo número de individuos, pero con actividad independiente, buscara alimento en una misma zona.
- *Defensa frente a otros predadores:* Al igual que en el apartado de presas, en el que la formación de agrupaciones de individuos era beneficiosa para la defensa frente a depredadores, el gregarismo en especies depredadoras posee también ventajas de cara a la defensa frente a otras especies.

Queda claro que, para algunas especies tanto de depredadores como de presas, los comportamientos gregarios o de agrupación pueden resultar beneficiosos en diferentes aspectos, especialmente en cuanto a la defensa frente a depredadores y a la obtención de alimento. Pero la formación de grupos no sólo acarrea efectos positivos en cuanto a la obtención de alimento, sino que también implica algunos aspectos que pueden afectar negativamente a los individuos que conforman un grupo:

- *Competición intragrupal*: Cuando un grupo de individuos es capaz de cazar una presa, el alimento consumido por cada uno de ellos reduce el consumo potencial del resto del grupo (Beauchamp, 2014). A este concepto se le ha denominado competencia de explotación (Sutherland, 1996) y, en este caso, hace referencia a la competencia intraespecífica entre los miembros de un mismo grupo. Este efecto negativo se encuentra en estrecha relación con los beneficios aportados por el grupo en cuestión de capacidad de depredación, y el equilibrio entre ambos puede condicionar de forma importante el tamaño del grupo. Y es que el tamaño del grupo no sólo afecta a la capacidad de adquisición de alimento una vez se ha cazado una presa, sino que, en zonas limitadas en el espacio, un mayor grupo de depredadores puede llevar al agotamiento de los recursos de una forma más rápida, sin que estos puedan renovarse.
- *Superposición de áreas de búsqueda*: Aunque se ha mencionado anteriormente que la gestión de recursos llevada a cabo por un grupo puede ser más eficiente, el hecho de que los individuos realicen esta búsqueda conjuntamente puede llevar a que se explote en demasía determinadas zonas. Los patrones de búsqueda no tienen por qué ser los más eficientes, especialmente en casos en los que los depredadores poseen una preferencia por determinadas zonas o rutas de búsqueda (Cresswell, 1997; Vahl et al., 2005), o cuando diferentes grupos buscan alimento en una zona determinada.
- *Aumento de la detección*: De la misma forma que cuando un grupo de presas es más fácilmente detectable cuando aumenta el número de individuos, un grupo de depredadores será más fácilmente detectable por sus presas potenciales a la hora de realizar un ataque, lo que les permitirá huir o reaccionar al ataque antes (Beauchamp, 2014). En depredadores actuales, donde la sorpresa y el acecho sin ser detectados son importantes para el éxito, como tigres (*Panthera tigris*) o halcones (género *Falco*), no se observan tan frecuentemente hábitos gregarios, ya que la detección temprana es tremendamente perjudicial para su capacidad de predación (Gittleman, 1989).
- *Aumento del riesgo de predación-agresión*: Algunas de las especies de predadores que existen en los ecosistemas actuales poseerán pocos o ningún depredador potencial, especialmente en los adultos, por lo que los perjuicios del agrupamiento serán principalmente en cuanto a la competición por los recursos (Beauchamp, 2014). Pero en

otras especies de menor tamaño y menor peligrosidad, el riesgo a ser depredados por otras especies puede ser un factor importante. En este sentido, no hay una tendencia general clara, ya que existen ejemplos tanto de depredadores que tienen preferencia por el ataque a grupos de menor tamaño (Cresswell y Quinn, 2004) como a grupos de mayor tamaño (Beauchamp, 2008; Sprague et al., 2008). Si un grupo de mayor o menor tamaño es preferible por un depredador, dependerá tanto de la capacidad de éxito del depredador en un grupo y otro, como del riesgo que acarrea un ataque a un grupo de animales que poseen ciertas capacidades defensivas.

Cuando se realiza un análisis de las características, ventajas y desventajas de los comportamientos gregarios, parece evidente que es una característica extendida entre muchos grupos de seres vivos, desde artrópodos hasta mamíferos y aves. Las complejidades que existen en estos últimos son fruto de millones de años de selección, y son posibles gracias al desarrollo de sistemas nerviosos complejos que permiten estructuras sociales complejas dentro de estos grupos. Pero el gregarismo en sí, como una agrupación de individuos de la misma especie con cierta organización social, posee un gran abanico de complejidades y se encuentra presente en multitud de grupos animales. Esto implica que, entre uno de los grupos de vertebrados más exitosos en la historia de la Tierra, como son los dinosaurios, es muy probable que existieran especies de hábitos gregarios. Además, hay que destacar que, las aves, único grupo de dinosaurios que ha sobrevivido hasta la actualidad, presentan algunos de los comportamientos gregarios más complejos estudiados (e.g. de Waal, 2016 y referencias incluidas) y es un hábito generalizado entre muchas de las especies que lo conforman.

## 5.2. *Las evidencias icnológicas y el comportamiento gregario en dinosaurios no avianos*

El gregarismo ha sido propuesto para diversos grupos de dinosaurios no avianos (e.g. ceratópsidos, ornitópodos, terópodos o saurópodos) tanto por evidencias esqueléticas como icnológicas (Myers y Fiorillo, 2009). Sin embargo, las icnitas proporcionan muchas veces información que es difícilmente extraíble de los restos óseos, ya que son el producto de la interacción de un individuo o individuos con su entorno. Aspectos como la velocidad, la variedad y composición de los animales que transitaron por la superficie o la dirección de marcha (e.g. Bird, 1944; Bakker, 1968; Ostrom, 1972; Lockley, 1995; Barco et al., 2006; Castanera et al., 2011) son especialmente relevantes a la hora de reconocer evidencias de un posible gregarismo. Las evidencias en el registro icnológico que pueden sugerir la existencia de comportamientos gregarios de sus productores son variadas, pero las principalmente aceptadas son: presencia de rastros paralelos del mismo icnotaxón, velocidades similares de los rastros, la no interferencia de unos rastros con otros y conservaciones y profundidades de icnita similares, que indicarían unas características homogéneas del sustrato (Thulborn y Wade, 1984; Lockley, 1991; García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). Sin embargo, algunas de estas características no son

necesariamente indicativas de comportamientos gregarios ya que, por ejemplo, la presencia de rastros que interfieren unos con otros ha sido interpretado en ocasiones como evidencia de un grupo que se desplazaba en diferentes oleadas, por lo que los rastros de los individuos en el frente del grupo serán afectados por los de los individuos que caminan tras ellos (Barco et al., 2006). La necesidad de que exista paralelismo en todos los rastros puede no ser tal, como demuestran algunas observaciones realizadas en ambientes actuales, en las cuales un rebaño de animales puede formar rastros tanto paralelos como perpendiculares en relación a una masa de agua (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). Todo esto lleva a la necesidad de realizar un análisis en profundidad de todas las características presentes en un yacimiento, y valorar todas las posibles interpretaciones.

Los estudios icnológicos presentan algunas limitaciones inherentes debido a su propio origen. La asignación de icnotaxones a taxones biológicos concretos es muchas veces complicada, en especial en aquellas icnitas que, por diversos factores, no muestran impresiones fieles de determinados caracteres anatómicos (Farlow, 2001; Day et al., 2004; Myers y Fiorillo, 2009). Pero una de las principales limitaciones del registro icnológico, en cuanto al reconocimiento del gregarismo, es la dificultad de determinar el lapso de tiempo existente entre la producción de los diferentes rastros. Si bien la variación de las características del sedimento puede reconocerse por la diferente conservación o profundidad de las icnitas (Lockley, 1991; Day et al., 2004), en ocasiones es posible que un lapso de tiempo de horas no represente una variación significativa en las características del sedimento, y puede no ser reconocible en el estudio icnológico. Por ello, es importante realizar estudios completos que tengan en cuenta todas las variables posibles: presencia de rastros paralelos, intersección de rastros, velocidad, diferencias en la conservación de las icnitas, posibles barreras geográficas que condicionen la dirección de desplazamiento, diferencias morfológicas y de tamaño de las diferentes icnitas, etc.

Teniendo en cuenta todos estos aspectos, y atendiendo a la variedad y disposición de las icnitas que pueden encontrarse en una superficie icnológica, Pérez-Lorente, 2001 y García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014, plantean 4 posibles asociaciones de icnitas:

1) *Acumulación/"Dinoturación"*: Se trata de rastros e icnitas pertenecientes al mismo icnotaxón pero con direcciones aleatorias. Los autores interpretan estas acumulaciones como producto de varios escenarios. Los escenarios que implican gregarismo podrían implicar un gregarismo permanente, en forma de una manada o grupo que deambula por una zona concreta, o temporal, como la convergencia de individuos con hábitos de vida solitarios, reunidos por razones reproductivas o de alimentación. También plantean la posibilidad de que las condiciones ambientales se mantuvieran el tiempo suficiente como para que quedaran impresas las huellas de diferentes individuos solitarios o pequeños grupos.

2) *Misma dirección con orientaciones bimodales*: La presencia rastros del mismo icnotaxón que siguen una misma dirección, pero presentan orientaciones bimodales, ha sido muchas veces

interpretada como presencia de una barrera geográfica (p. ej. una línea de costa o una zona escarpada) que condicionaría el paso de los animales por una zona y dirección determinadas. Si bien este hecho no descarta la posibilidad de que existan comportamientos gregarios relacionados, requiere de un estudio en detalle de los rastros e icnitas.

3) *Misma orientación de rastros*: La presencia de rastros paralelos de un mismo icnotaxón y en una misma orientación, es propuesta por los autores como condicionada por la presencia de barreras geográficas y/o el paso de un grupo de dinosaurios que se desplazaban juntos.

4) *Rastros paralelos de diferentes icnotaxones*: En este caso, el análisis por separado y en conjunto de los diferentes icnotaxones condicionaría las posibles interpretaciones, desde varios grupos de herbívoros transitando por la misma zona, hasta posibles evidencias de depredación en caso de aparecer rastros de herbívoros o carnívoros.

Todos estos factores e interpretaciones comentados deben tenerse en cuenta siempre en un contexto amplio, ya que otras fuentes de información pueden aportar matizaciones a los datos icnológicos que hagan surgir otras posibilidades o descarten el comportamiento gregario de los productores.

#### 5.2.1. *Primeras interpretaciones de gregarismo a partir del registro icnológico*

Con el paso del tiempo, múltiples estudios icnológicos han permitido reconocer estos comportamientos gregarios en dinosaurios no avianos, pero estas interpretaciones fueron anecdóticas durante mucho tiempo, especialmente durante el siglo XIX y buena parte del XX.

A pesar de que diversas evidencias icnológicas permitieron la interpretación de algunos rastros como producidos por grupos o manadas de dinosaurios (e.g. Hitchcock, 1836; Albritton, 1942; Bird, 1941, 1944), una de las publicaciones más importantes realizadas sobre estas cuestiones es la llevada a cabo por Ostrom, 1972. Esta publicación se encuentra centrada en el gregarismo en dinosaurios, y sienta algunas de las bases de la identificación de este tipo de comportamiento en paleontología. A pesar de que algunos descubrimientos, como las acumulaciones monoespecíficas halladas en Bernissart (*Iguanodon*) y Ghost Ranch (*Coelophysis*), habían permitido proponer el comportamiento gregario de algunas especies, Ostrom sostiene que las evidencias icnológicas son esenciales a la hora de reconocer el gregarismo. Argumenta que estas acumulaciones monoespecíficas pueden ser el resultado de la simple presencia de individuos de la misma especie en un lugar determinado, lo cual puede no ser evidencia de un comportamiento social, rasgo que sí debe tener el gregarismo. Ostrom, 1972 define gregarismo como: “tendencia a formar o a desplazarse en grupos de individuos de la misma especie, formando una manada o rebaño”. Con respecto a las acumulaciones monoespecíficas de individuos, si bien no descarta que sea una evidencia de comportamiento gregario, plantea el



conocido ejemplo de ranas en un estanque, en el cual la presencia de multitud de individuos de la misma especie está condicionada por un hábitat muy limitado en el espacio y no necesariamente por un comportamiento social. Por tanto, plantea que el verdadero comportamiento gregario debe ser aquel en el que los individuos son conscientes de la presencia y comportamiento de otros, y su actividad individual se encuentra condicionada por el comportamiento del grupo (Ostrom, 1972).

La visita de Ostrom a diversos yacimientos le hace percatarse de que, en algunos de ellos, la orientación de los rastros e icnitas parece presentar una dirección o direcciones preferenciales, mientras que en otros las orientaciones son aleatorias, y no muestran claramente una dirección preferente. Analiza varios yacimientos que contienen icnitas de dinosaurios que muestran direcciones preferenciales, en especial el yacimiento de Mt. Tom de Massachusetts, en el cual analiza 134 icnitas agrupadas en 28 rastros y algunas icnitas aisladas, pertenecientes a tres icnotaxones diferentes: *Eubrontes* (Hitchcock, 1845), *Anchisauripus* (Lull, 1904) y *Grallator* (Hitchcock, 1858). En su análisis sobre estos datos encuentra que, de los 28 rastros, 20 de ellos muestran una dirección de marcha similar, aproximadamente oeste, concentrada en un arco de variación de unos 30°. Además, de estos 20 rastros, 19 de ellos pertenecen al icnogénero *Eubrontes*, mientras que sólo tres rastros pertenecientes a este icnogénero presentan orientaciones fuera del arco de 30° hacia el oeste. De los 22 rastros de *Eubrontes*, 19 (86%) presentan una orientación aproximadamente oeste, mientras que el 80% de los rastros de otros icnotaxones muestran orientaciones diferentes. Esto le lleva a concluir que la orientación similar de los rastros de *Eubrontes* debe estar condicionada por alguna circunstancia. La comparación de las orientaciones presentes en este yacimiento de Mt. Tom con otras extraídas de publicaciones anteriores, que también muestran orientaciones preferentes permite a Ostrom, 1972 determinar que existen evidencias paleoicnológicas que podrían indicar gregarismo (Fig. 5.1).

Es de destacar que, si bien es cierto que Ostrom, 1972 propone como posible causa de las orientaciones preferentes la presencia de barreras físicas, descarta en muchos de los casos su existencia sin aportar excesivas evidencias. En algunos de los casos analizados por Ostrom, como el del yacimiento de Rocky Hill (Connecticut) (Ostrom, 1967, 1968), se muestran una gran cantidad de rastros de diversos icnotaxones, aunque la mayoría pertenecientes de nuevo a *Eubrontes*.

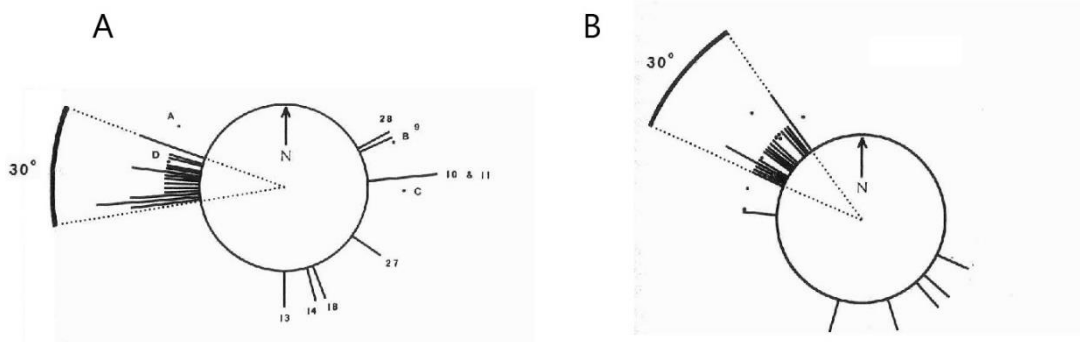


Figura 5.1. Orientaciones relativas de los rastros presentes en: A) Yacimiento Mt. Tom (Massachusetts, EEUU) y B) Yacimiento Lake Eanes (Texas, EEUU) (Albritton, 1942). Las líneas indican las orientaciones obtenidas para los rastros, mientras que los puntos indican orientaciones obtenidas para icnitas aisladas. La longitud de las líneas indica el número de rastros con la misma orientación. Modificado de Ostrom, 1972.

El análisis que realiza sobre las orientaciones de estos rastros muestra una mayor variedad, aunque surgen dos orientaciones preferenciales y, además, opuestas (Fig. 5.2). Propone que, en este caso, la superficie sobre la que impresionaron sus huellas los animales, estuvo expuesta durante un mayor lapso de tiempo, permitiendo la impresión de un mayor número de huellas, que enmascararían las direcciones preferenciales.

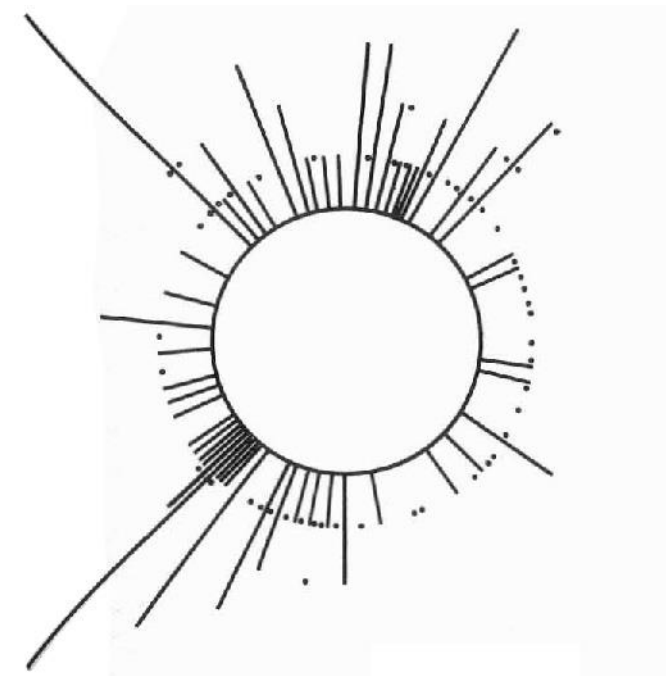


Figura 5.2. Orientaciones relativas de los rastros presentes en el yacimiento de Rocky Hill (Connecticut, EEUU). Las líneas indican las orientaciones obtenidas para los rastros, mientras que los puntos indican orientaciones obtenidas para icnitas aisladas. La longitud de las líneas indica el número de rastros con la misma orientación. Modificado de Ostrom, 1972.

Para este caso, Ostrom, 1972 no plantea que exista una evidencia clara de gregarismo, como sí propone para otros casos como los yacimientos de Mt. Tom y Lake Eanes (Fig. 5.1). Las dos causas probables de la presencia de orientaciones preferentes claras de los rastros en yacimientos

icnológicos son: el comportamiento gregario y la presencia de barreras físicas-geográficas que condicionen la dirección en la que se desplazaban los animales (Ostrom, 1972). Si bien estas dos causas no son necesariamente excluyentes (una manada podría desplazarse condicionada por la presencia de una barrera física), es necesario un análisis en profundidad de la estratigrafía de la zona y de la presencia de estructuras que permitan determinar la orientación de estas barreras (p. ej. la orientación de *ripples* o marcas de oleaje). Esto podrá indicar si los productores de las icnitas poseían un desplazamiento congruente con la presencia de barreras (p. ej., paralelo a la línea de costa) o si la agrupación de rastros en una misma dirección puede sólo ser explicada en términos de comportamiento gregario. Para Ostrom, la presencia de orientaciones de rastros diferentes a las preferenciales, descarta a priori la presencia de barreras geográficas, ya que estas deberían condicionar el desplazamiento de todos los individuos que transitaron por una misma superficie. Sin embargo, otros autores han propuesto que las relaciones con barreras como una línea de costa no condicionarían de igual manera a todos los individuos, especialmente cuando hay evidencias de que se trata de taxones diferentes (Getty et al., 2011).

El yacimiento de Mt. Tom, utilizado por Ostrom para sentar algunas de las bases de las evidencias de gregarismo en yacimientos icnológicos, fue reestudiado años más tarde por Getty et al., 2011 con el objetivo de testar algunas de las conclusiones obtenidas en el estudio original. Identifican un mayor número de rastros e icnitas, pertenecientes a diversos icnotaxones, relacionados con grandes terópodos (*Eubrontes*), pequeños terópodos (*Grallator* y *Anchisauripus*) y ornitópodos (*Anomoepus*). De las 134 icnitas estudiadas por Ostrom, 1972, Getty et al., 2011 identifican 787 icnitas, todas ellas pertenecientes a icnotaxones relacionados con dinosaurios, excepto un rastro de cocodrilomorfo (*Batrachopus*) (Fig. 5.3).

Además de la identificación de rastros e icnitas, Getty et al., 2011 llevaron a cabo un estudio estratigráfico que les permitió confirmar la presencia de marcas de oleaje o *ripples* tanto en la capa principal (denominada capa de Ostrom), como en niveles por debajo y por encima estratigráficamente. La medición de las direcciones de estas marcas de oleaje permitió a los autores identificar la presencia de una línea de costa con dirección NE-SO, que se mantuvo en el tiempo durante el depósito de los niveles analizados. El análisis de las direcciones preferenciales de los rastros terópodos (tanto los de gran tamaño como los de pequeño tamaño) indica una bimodalidad en su distribución que, además, es de orientaciones opuestas. En el caso del icnotaxón *Eubrontes*, las direcciones preferentes de los rastros son aproximadamente E-O; mientras que en los icnotaxones relacionados con terópodos de pequeño tamaño, las direcciones preferentes poseen una componente aproximada NO-SE. Esta distribución bimodal y opuesta está presente en los icnotaxones relacionados con terópodos, tanto grandes como pequeños, pero no en el icnotaxón relacionado con ornitópodos, en el que es mucho más aleatoria. Este tipo de distribuciones, bimodales y opuestas, ha sido propuesta por algunos autores como evidencia de tránsito condicionado por una barrera física (Lockley, 1986), en este caso, una línea de costa. Algo destacable de este estudio es la diferencia entre las direcciones

preferentes de terópodos grandes y pequeños, que muestran diferente comportamiento en relación a la línea de costa. La oblicuidad de los rastros de terópodos pequeños con respecto a la línea de costa, llevó a los autores a proponer la hipótesis de Milner y Kirkland, 2007 y Olsen, 2010 en la cual algunos ecosistemas del Jurásico Superior, aparentemente dominados por terópodos, podrían estar basados en una dieta piscívora. Además, Getty et al., 2011 descartan la presencia de una gran manada de terópodos de gran tamaño, proponiendo en su lugar que se trata de individuos solitarios, o como mucho pequeños grupos. Esta argumentación se encuentra en la línea planteada por Weems, 1987, 1992, 2003, por la cual el productor de *Eubrontes* era seguramente más grande que sus presas. El único taxón de gran tamaño identificado, que podría ser una presa para el productor de *Eubrontes*, es el productor del icnotaxón *Otozoum*. Sin embargo, estos dos icnotaxones no se han encontrado asociados, por lo que, presumiblemente, habitaban ecosistemas diferentes. Por tanto, si este terópodo de gran tamaño era más grande que sus presas potenciales, la existencia de una gran manada que tuviera que compartir los recursos aportados por estas presas de pequeño tamaño, sería difícilmente sostenible ecológicamente (Getty et al., 2011).

Con este estudio realizado por Getty et al., 2011, se demuestra que el estudio completo de los yacimientos puede aportar información muy importante que condicione las conclusiones de un trabajo. Además, combinar los resultados obtenidos con información y propuestas ecológicas realizadas por otros autores y estudios, permite realizar hipótesis mucho más interesantes.

Aunque algunas de las conclusiones de Ostrom, 1972 puedan ser motivo de debate, su artículo fue de gran importancia para el reconocimiento de caracteres icnológicos que pueden ser evidencias de gregarismo. El comportamiento gregario ha sido reconocido en multitud de yacimientos paleoicnológicos cuya información, combinada con otros datos aportados por restos esqueléticos, acumulaciones monoespecíficas, inferencias filogenéticas y comparación con sistemas actuales (Currie y Eberth, 2010) ha permitido proponer comportamientos de gregarismo en muchos grupos de dinosaurios no avianos (Myers y Fiorillo, 2009).

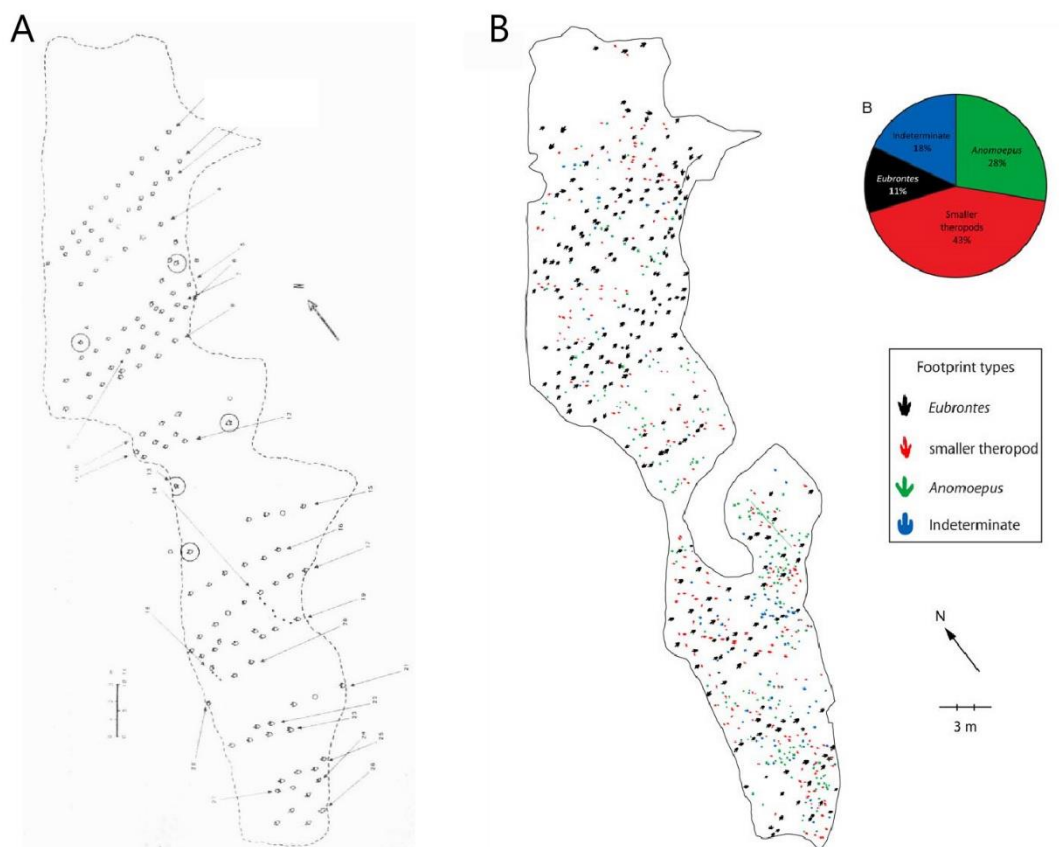


Figura 5.3. Comparación de la cantidad de rastros identificados por: A) Ostrom, 1972 y B) Getty et al., 2011.

### 5.2.2. Evidencias de gregarismo en icnitas de la Península Ibérica

Las evidencias de gregarismo basadas en el registro icnológico se centran, en el caso de la Península Ibérica, en tres grupos principales de dinosaurios no avianos: ornitópodos, saurópodos y terópodos. A continuación, se citarán algunos ejemplos de trabajos icnológicos en la península Ibérica, en los que se han inferido comportamientos gregarios en estos grupos, y se intentará comparar con otras evidencias de gregarismo procedentes de otras fuentes de información, que permitan dar una visión general a este respecto.

#### 5.2.2.1. Evidencias de gregarismo en dinosaurios ornitópodos

Las icnitas de dinosaurios ornitópodos son bastante comunes en la Península Ibérica, siendo muestra del enorme éxito que este grupo de dinosaurios no avianos tuvo en todos los continentes. Algunos de sus rastros e icnitas han permitido inferir comportamientos gregarios, en diferentes edades y en diferentes cronologías.

Barco et al., 2006 analizan el yacimiento soriano de Fuentesalvo (Fig. 5.4) (Moratalla, 1993), de edad Cretácico Inferior, en el que fue definido el icnotaxón *Therangospodus oncalensis* (Moratalla, 1993), posteriormente enmendado por Lockley et al., 2000 y finalmente reclasificado por Castanera et al., 2013a como *Iguanodontipus? oncalensis*. El estudio original llevado a cabo por Barco et al., 2006 identifica 13 rastros, de los cuales 12 de ellos presentan orientaciones muy similares. Dentro de estos 12 rastros de orientación similar, 11 de ellos presentan direcciones agrupadas en un arco de escasamente 15° (Barco et al., 2006). Además de las direcciones de marcha, el cálculo de la altura acetabular de los productores de estos rastros fue estimada entre los 0,8 y los 1,1 m en 45 de 48 icnitas estudiadas (Barco et al., 2006), indicando una elevada homogeneidad en las características de los productores.

El cálculo de velocidades realizado también arrojó resultados similares en casi todos los rastros, ya que en 10 de ellos las velocidades estimadas fueron de entre 0,92-1,09 m/s (según la ecuación de Alexander, 1976). Por tanto, la dirección de marcha de la mayor parte de los rastros, el tamaño de sus productores y las velocidades calculadas, junto con una preservación similar de las icnitas, sugieren un comportamiento gregario de los dinosaurios productores. Sin embargo, Barco et al., 2006 destacan que existen algunos rastros que intersecan entre sí. Una de las evidencias icnológicas de gregarismo planteada por algunos autores es el distanciamiento regular de los rastros y la no interferencia entre ellos, que indicaría que los animales se desplazaban los unos al lado de los otros sin estorbarse en la marcha (Lockley, 1989). Pero los autores del trabajo argumentan que un grupo tan numeroso de individuos es difícil que caminara con todos los individuos en una misma fila, y por la interferencia de tres rastros diferentes, proponen que se desplazaban en al menos tres filas diferentes (Barco et al., 2006).

Esto es coherente con ejemplos actuales observados en algunos animales gregarios, que a pesar de desplazarse en grupo no necesariamente caminan todos en una misma fila u oleada. La afinidad de estas icnitas fue inicialmente terópoda (Moratalla, 1993; Lockley et al., 2000; Barco et al., 2006), pero el reestudio del yacimiento, llevado a cabo por Castanera et al., 2013a, permitió la reinterpretación de estas icnitas como ornitópoda, redefiniéndolas como *Iguanodontipus? oncalensis* en lugar de *Therangospodus oncalensis*. Además, en este estudio se analizan algunos rastros más que fueron descubiertos en el yacimiento tras la publicación de Barco et al., 2006 (Fig. 5.5).

Tras los trabajos de Barco et al., 2006 y Castanera et al., 2013a, el número de rastros paralelos identificados es de 14, lo cual conformaría un grupo relativamente numeroso de individuos desplazándose en varias oleadas. Si bien, en un principio, se trataba de una evidencia de gregarismo en dinosaurios terópodos, la reinterpretación de las icnitas realizada por Castanera et al., 2013a, apunta más bien a una evidencia de gregarismo en dinosaurios ornitópodos.

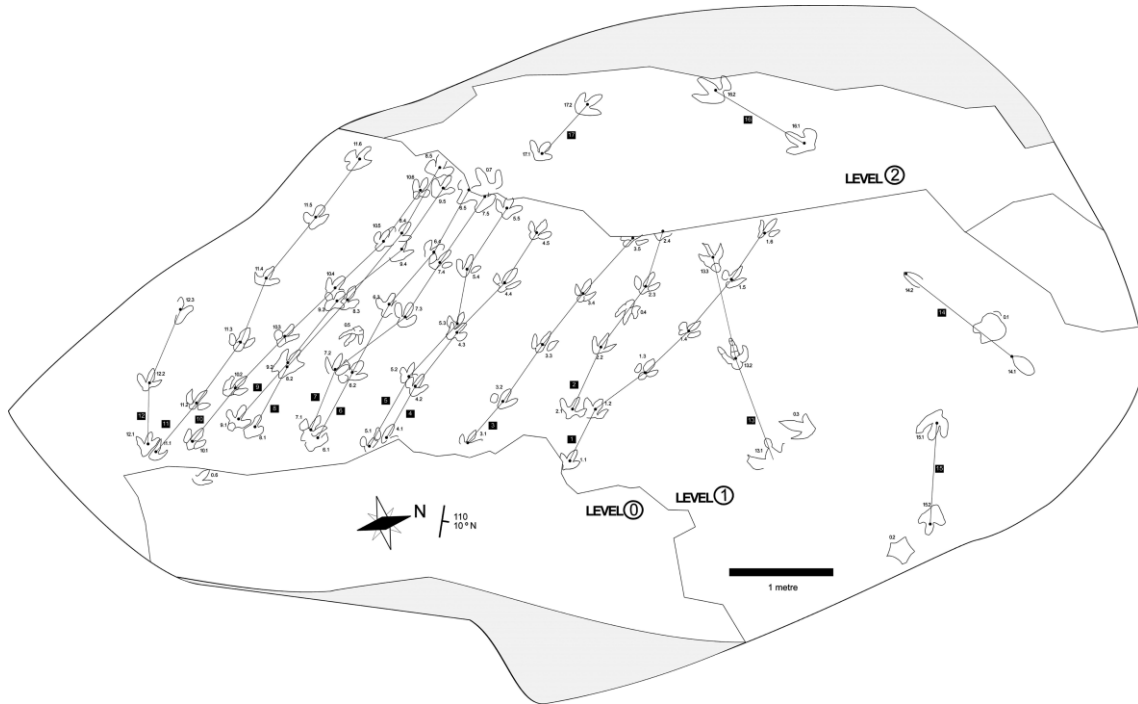


Figura 5.4. Esquema del yacimiento de Fuentesalvo en el que se muestran los rastros e icnitas presentes en el yacimiento. Tomado de Barco et al., 2006.

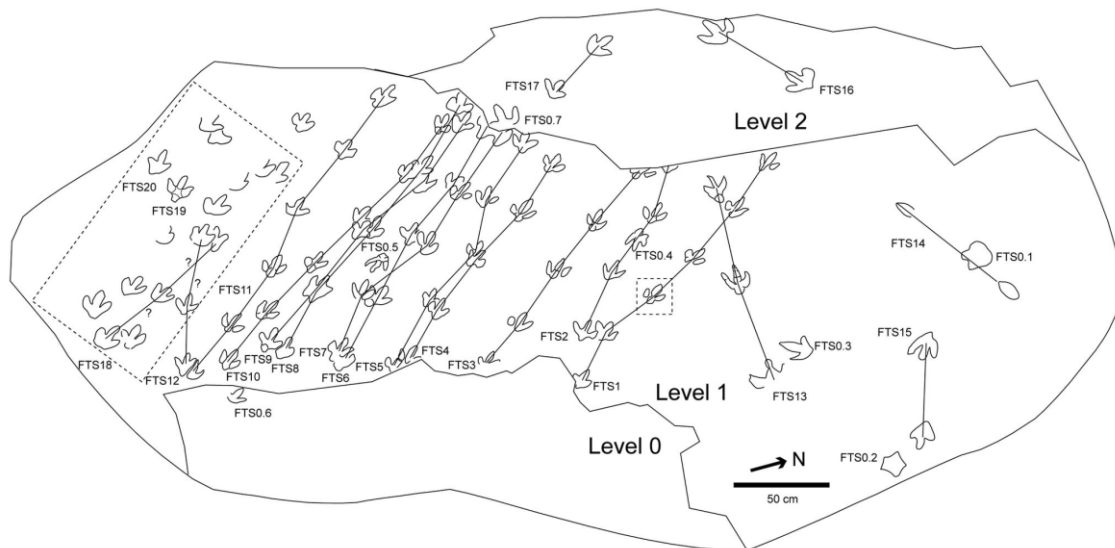


Figura 5.5. Esquema del yacimiento de Fuentesalvo, mostrando los principales rastros e icnitas del yacimiento. La zona delimitada en línea discontinua (izda.) indica los rastros no publicados por Barco et al., 2006. Tomado de Castanera et al., 2013a.

En La Rioja, algunos yacimientos del Cretácico Inferior que muestran evidencias de gregarismo en dinosaurios ornitópodos fueron recopilados por García-Ortíz y Pérez-Lorente, 2014. Estas evidencias fueron divididas por los autores en: rastros paralelos (yacimientos de Barranco de

Valdecevilla y La Barguilla) y acumulaciones de icnitas de icnotaxones ornitópodos (yacimientos de Era del Peladillo 1, Umbría del Portillo, La Canal, El Contadero y Navalsaz). Los ejemplos de rastros paralelos muestran, en el caso del Barranco de Valdecevilla tres rastros ornitópodos paralelos, con una distancia entre rastros constante; la presencia de dos rastros con icnitas de mayor tamaño que el rastro que se encuentra entre ellos. Una posible interpretación de estos rastros es la protección de un juvenil por dos adultos (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014 y referencias incluidas) que, si bien es difícil de demostrar, no debe descartarse a la ligera, ya que, si algunos de estos dinosaurios eran gregarios no es descartable que existiera cierto cuidado parental. A este respecto, algunos hallazgos de zonas de puesta, en las que aparecen relacionados huevos fósiles con individuos juveniles y adultos, evidencian que, al menos en algunas especies, estos cuidados parentales eran frecuentes (Horner y Makela, 1979; Woodward et al., 2015).

Existen multitud de yacimientos, tanto en la península Ibérica como en otras partes del mundo, que muestran evidencias de gregarismo en dinosaurios ornitópodos (Piñuela et al., 2016 y referencias incluidas). Sin embargo, las evidencias de este tipo de comportamiento en ornitópodos del Jurásico son mucho menos frecuentes. En el norte de la Península Ibérica se encuentra el yacimiento de Tereñes, de edad Kimmeridgiense, y en el cual Piñuela et al., 2016 han reconocido uno de los pocos indicios de gregarismo ornitópodo en materiales Jurásicos. El yacimiento presenta 43 icnitas pertenecientes tanto a ornitópodos como a terópodos, y entre las cuales pueden distinguirse 4 rastros formados por icnitas ornitópodas. Estos rastros presentan direcciones aproximadamente paralelas, entre 185-197°. Se encuentran formados por icnitas ornitópodas, que, si bien los autores no clasifican en ningún icnotaxón concreto, presentan características relativamente robustas: son tridáctilas, más anchas que largas, con impresiones digitales amplias y relativamente cortas, y ángulos interdigitales amplios (Piñuela et al., 2016). Las velocidades obtenidas por los autores se encuentran en un rango de entre 0,64 y 0,94 m/s, lo cual es coherente con otras observaciones realizadas sobre rastros posiblemente gregarios, que no suelen mostrar velocidades muy elevadas (e.g. Matsukawa et al., 1997; Barco et al., 2006; Castanera et al., 2013). Incluso se describe en el yacimiento de Teñeres una posible interacción entre dos de los individuos productores, ya que dos de los rastros convergen en un punto determinado, donde las icnitas muestran solapamiento, y a partir de este punto los rastros divergen ligeramente. Esto es interpretado por Piñuela et al., 2016, como una interacción entre dos individuos que caminaban el uno al lado del otro.

Los estudios estratigráficos realizados en la zona, habían identificado diversas estructuras que indicaban la presencia de una línea de costa de dirección NO-SE (Valenzuela, 1988), por lo que la dirección que siguen los rastros, que es aproximadamente sur, no parece verse especialmente condicionada por esta barrera geográfica, siendo la explicación más probable a estos rastros paralelos el gregarismo.



Los pocos ejemplos existentes de gregarismo en ornitópodos durante el Jurásico vienen de yacimientos del Jurásico Inferior de Utah (Lockley et al., 1998a) y del Jurásico Superior de Utah y Portugal (Lockley et al., 1998b). Sin embargo, como comentan Piñuela et al., 2016, estos rastros anteriormente publicados pertenecen a icnotaxones como *Anomoepus* y *Dinehichnos*, que se encuentran relacionados con taxones ornitópodos relativamente gráciles, de pequeño-mediano tamaño. El caso del yacimiento de Tereñes, supone una de las primeras evidencias de gregarismo jurásico en dinosaurios ornitópodos de mediano-gran tamaño y de complejidad robusta. Por las características de las icnitas y la edad del yacimiento, Piñuela et al., 2016 proponen como posible productor algún miembro basal del clado Ankylopollexia, emparentado con géneros como *Draconyx* o *Cumnoria*.

Gracias a los estudios icnológicos, existen gran cantidad de ejemplos cretácicos de gregarismo en ornitópodos, tanto a nivel mundial (e.g. Currie, 1983, 1995; Lockley y Hunt, 1995; Matsukawa et al., 1997; Lockley et al., 2006; Fiorillo et al., 2014; Paik et al., 2020; Yoon et al., 2021) como en la Península Ibérica (Aguirrezabala et al., 1985; Casanovas-Cladellas et al., 1993; Pérez-Lorente et al., 1997; Castanera et al., 2013a, b; García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). A pesar de existir escasos ejemplos en el registro jurásico (Lockley et al., 1998a, b; Piñuela et al., 2016), parece que los comportamientos gregarios se encuentran presentes en ornitópodos iguanodontidos basales desde el Jurásico Inferior (Lockley et al., 1998a). Además, hay que tener en cuenta los ejemplos existentes en el Jurásico Superior, que aparecen en icnotaxones como *Dinehichnus* (Lockley et al., 1998b), asociado con dinosaurios dryosáuridos gráciles y de pequeño-mediano tamaño; y en icnitas que, a pesar de no encontrarse clasificadas de forma concreta, muestran caracteres mucho más robustos, seguramente relacionadas con el clado Ankylopollexia, en especies de tamaño entre mediano y grande (Piñuela et al., 2016).

#### 5.2.2.2. Evidencias de gregarismo en dinosaurios saurópodos

En el caso de los dinosaurios saurópodos, existen también evidencias de gregarismo, que proceden principalmente del registro icnológico (e.g. Bird, 1944; Ostrom, 1985; Pittman y Gillette, 1989; Barnes y Lockley, 1994; Lockley et al., 1994; Day et al., 2004; Castanera et al., 2011), cuyas conclusiones se ven reforzadas por diversos hallazgos esqueléticos (Coria, 1994; Winkler et al., 2000; Bandyopadhyay et al., 2002; Pol et al., 2021).

Algunas de las primeras interpretaciones de gregarismo en este grupo de dinosaurios fueron realizadas por Bird, 1941, 1944, en base a una serie de rastros de saurópodos encontrados en los materiales del Cretácico Inferior de la Fm. Glen Rose (Texas, EEUU). En la descripción de los rastros realizada por R.T. Bird, son interpretados como producto de una suerte de “desfile”, asumiendo que el conjunto de rastros paralelos que aparecen fue producido por una manada de estos animales. Estudios posteriores de estos rastros han confirmado algunas de las teorías propuestas por Bird, 1939, 1941, 1944, como por ejemplo que las icnitas son producto del paso de

un grupo de saurópodos (Farlow, 1987; Farlow et al., 2012). Desde estas primeras interpretaciones, y del trabajo anteriormente citado de Ostrom, 1972, comenzaron a identificarse nuevas evidencias de gregarismo en este grupo de dinosaurios. En estos años posteriores nuevos rastros de saurópodos con evidencias de gregarismo fueron publicadas (Myers y Fiorillo, 2009 y referencias incluidas). En la recopilación de evidencias de gregarismo publicada por Myers y Fiorillo, 2009, muestran también algunas evidencias de gregarismo aportadas por acumulaciones esqueléticas, que no sólo soportan algunas de las conclusiones obtenidas de los estudios icnológicos, sino que proponen algunas nuevas características a la composición de las manadas de algunos grupos de saurópodos. Según estos autores, el análisis de algunos de los yacimientos con restos esqueléticos de varios individuos sugiere que, al menos en algunos grupos de saurópodos, existía una segregación por edad de los individuos (Myers y Fiorillo, 2009). Esta propuesta se basa en el estudio de yacimientos en los que se interpreta una mortandad generalizada entre los miembros de un grupo o manada, en los que se puede descartar la presencia de un gran sesgo en cuanto a la selección de individuos fosilizados. En el análisis llevado a cabo por estos autores, se observa que en algunos yacimientos con múltiples saurópodos, todos ellos son o bien individuos juveniles/inmaduros o individuos adultos, pero no aparecen ambos en la asociación. Esto lleva a los autores a proponer, siguiendo algunas hipótesis anteriores (le Loeuff, 2005; Fiorillo, 1998), que algunos dinosaurios saurópodos poseían cuidados parentales limitados como mucho a la etapa de incubación de las puestas, tras lo cual, los individuos juveniles nacidos de dicha puesta, se agruparían en manadas de juveniles, separadas de las de los adultos (Myers y Fiorillo, 2009). Esta propuesta no se generaliza a todo el grupo de los dinosaurios saurópodos, ya que hay casos tanto icnológicos (Farlow, 1987; Leonardi, 1989) como de acumulaciones esqueléticas (Coria, 1994; Sander et al., 2006; Pol et al., 2021), que parecen sugerir la existencia de manadas sin segregación por edades, con individuos tanto juveniles como adultos. Sin embargo, algunos descubrimientos recientes como el publicado por Pol et al., 2021 pueden ayudar a matizar algunos de estos aspectos. En el sur de la Patagonia argentina, se hallaron hasta 80 individuos y 100 huevos fósiles del saurópodomorfo *Mussaurus patagonicus*, en materiales del Jurásico Inferior (Pol et al. 2021). Este descubrimiento ha permitido una cierta combinación de las dos propuestas anteriormente mencionadas, ya que este descubrimiento ha permitido deducir que las manadas de *Mussaurus patagonicus* mantenían una cierta cohesión social a lo largo de su ciclo de vida, como demuestra el hecho de encontrar individuos de todos los estados ontogénicos en el mismo yacimiento (desde embriones a individuos adultos). Sin embargo, dentro de esta manada existían ciertas segregaciones por edad, como demuestra la presencia de individuos juveniles fosilizados juntos en un área muy concreta, sin evidencias de transporte *post mortem* (Pol et al., 2021). Esta segregación por edades es algo relativamente frecuente en especies actuales de grandes herbívoros, sobre todo en aquellas en las que las diferencias de tamaño entre juveniles y adultos son importantes, ya que facilitan la cohesión de los individuos del grupo (Ruckstuhl, 1999; Ruckstuhl y Neuhaus, 2001). Esto se debe a las diferencias existentes en los patrones de actividad y de obtención de alimento de los diferentes grupos ontogénicos, que son más fácilmente sincronizados si existe una

segregación por edades. Pero como comentan Myers y Fiorillo, 2009, la gran variedad de comportamientos observados en especies actuales, así como la temporalidad de algunas de estas agrupaciones o segregaciones, sugieren que la variabilidad de estos comportamientos podía ser muy alta entre diferentes grupos de dinosaurios, incluso variando a lo largo de las estaciones en una misma manada.

En la Península Ibérica, si bien las evidencias de gregarismo en saurópodos no son excesivamente abundantes, sí que existen algunos ejemplos que permiten sugerir un comportamiento gregario o, incluso, una segregación por edades. En el yacimiento de Las Cerradicas (Galve, España)(Fig. 5.6) de edad Cretácico Inferior, Castanera et al., 2011 identificaron 6 rastros de saurópodos de pequeño tamaño. Algunas de las características de estos rastros permitieron a los autores proponer un comportamiento gregario de los productores. Presentan direcciones de desplazamiento similar, existe escasa separación entre ellos y el análisis de velocidad muestra valores muy similares para todos los rastros (entre 1,6 y 2,7 m/s). Además, el tamaño de las icnitas es similar y de pequeño tamaño (icnitas del pie entre 24 y 29 cm de longitud), especialmente si se compara con otros ejemplos de icnitas saurópodas de la misma época, que pueden llegar a los 60 cm de longitud (Santiesteban et al., 2009). Este hecho puede respaldar la propuesta de Myers y Fiorillo, 2009, de la segregación por edades en determinadas especies de saurópodos. Aunque Castanera et al., 2011 no descartan la posibilidad de que se trate de individuos adultos de una especie de saurópodo de pequeño tamaño. Estos saurópodos de pequeño tamaño podrían haber sido el fruto de un proceso evolutivo en insularidad, en el cual algunas especies verían reducido su tamaño para paliar la limitación de recursos. La presencia tanto de restos óseos como de icnitas de saurópodos de gran tamaño en la misma formación que el yacimiento de Las Cerradicas (Castanera et al., 2011 y referencias incluidas), lleva a Castanera et al. 2011 a optar por la opción de un grupo de saurópodos juveniles como la más probable.

En La Rioja, aunque no son excesivamente numerosos, existen algunos yacimientos con evidencias de gregarismo en saurópodos, recopilados por García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014. Se pueden dividir en dos grupos de evidencias: rastros paralelos del mismo icnotaxón (yacimiento de San Martín 1) y acumulaciones de icnitas del mismo icnotaxón en un espacio relativamente reducido (yacimientos de Era del Peladillo 2-6, El Robledal, Trevijano 2 y Soto 2. Como se puede observar, las evidencias de gregarismo en saurópodos encontradas en La Rioja son mayormente proporcionadas por acumulaciones de icnitas del mismo tipo. Excepto el caso de San Martín 1, donde además los rastros se encuentran incompletos, el resto son icnitas saurópodas que no definen rastros claros ni orientaciones preferentes. Sin embargo, como destacan García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014, los ejemplos existentes muestran icnitas homogéneas y de tamaños similares (Fig. 5.7), lo cual puede contribuir al aspecto de la segregación por edad propuesto por Myers y Fiorillo, 2009, y que parece confirmarse con algunos de los descubrimientos mencionados.

Los rastros saurópodos relacionados con comportamientos gregarios han sido asociados con neosaurópodos diplodócidos (icnotaxones similares a *Parabrontopodus* y *Breviparopus*) y con titanosauriformes (icnotaxones similares a *Brontopodus*) y con otros grupos todavía no asociados a ningún icnotaxón específico. Estos aspectos son coherentes con lo que muestran los ejemplos de la Península Ibérica (Castanera et al., 2014 y referencias incluidas).

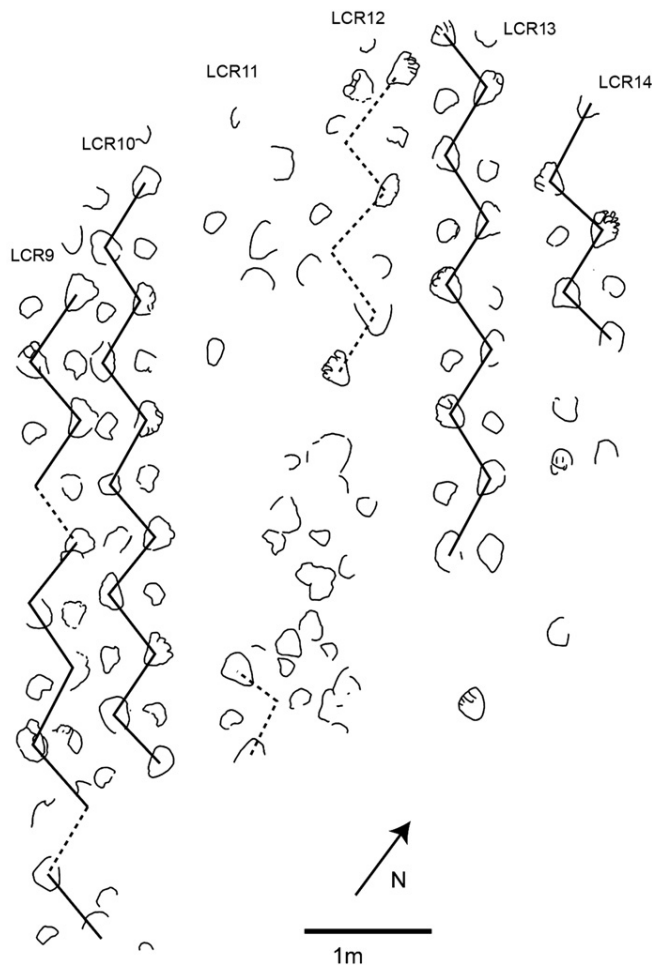


Figura 5.6. Esquema de los rastros saurópodos paralelos presentes en el yacimiento de Las Cerradicas (Galve, España). Tomado de Castanera et al., 2011.

Además, como destacan Castanera et al., 2014, los ejemplos de saurópodos gregarios de la Península Ibérica se encuentran principalmente constituidos por rastros de icnitas de pequeño y mediano tamaño, aunque existen también algunos ejemplos en rastros de icnitas de gran tamaño, asociadas con individuos adultos. Si se confirma la predominancia de evidencias gregarias para individuos de pequeño y mediano tamaño, mostrando los de gran tamaño tendencias más solitarias (e.g. Torcida Fernández-Valdor et al., 2021), podría indicar una tendencia de los individuos juveniles/inmaduros a formar grupos que les permitieran defenderse de algunos depredadores, mientras que los ejemplares adultos, con escasos o ningún depredador en potencia, podrían mostrar hábitos menos grupales. Esto no implica que los ejemplares adultos no formaran parte de manadas o grupos, sino que su tamaño les permitiría

separarse del resto de individuos en su búsqueda de recursos sin asumir un riesgo excesivamente alto.



Figura 5.7. Yacimiento de Soto 2. Fotografía del yacimiento (sup.) y esquema extraído de García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014.

### 5.2.2.3. Evidencias de gregarismo en dinosaurios terópodos

Como se ha visto hasta ahora, los comportamientos gregarios han sido frecuentemente invocados para explicar determinados hallazgos tanto icnológicos como de material óseo de ornitópodos y saurópodos. Los beneficios que estos grupos de dinosaurios herbívoros podrían obtener de este tipo de comportamientos son variados, desde la protección contra los depredadores durante desplazamientos, obtención de recursos o migraciones (Currie y Eberth,

2010); hasta la protección de las puestas de la manada en las épocas reproductivas (Reisz et al., 2012, 2013; Pol et al., 2021). Sin embargo, determinadas especies de terópodos también podrían haberse beneficiado de este tipo de hábitos gregarios, especialmente en especies de pequeño y mediano tamaño, que podrían haber usado este tipo de colaboraciones entre individuos para aumentar su eficiencia depredadora y la defensa contra otros depredadores de mayor tamaño. Aunque también existen propuestas de gregarismo en especies de terópodos de gran tamaño (e.g. Ostrom, 1972; Currie y Eberth, 2010; Eberth y Currie, 2010), muchas veces, las interpretaciones realizadas cuando se encuentran asociados varios individuos de gran tamaño suelen apuntar hacia las comparaciones con ecosistemas actuales, en las que grandes predadores suponen en torno a un 5-10% de los individuos de un ecosistema (Currie y Eberth, 2010). Por ello, se suele argumentar que el hecho de encontrarlos juntos no es casual, y muchas veces es inferido algún tipo de comportamiento gregario (Currie 2000; Roach y Brinkman, 2007; Currie y Eberth, 2010). Sin embargo, en este tipo de inferencias se debe tener siempre presente el tipo de presas y ecosistemas en los que habitaban estas especies, para poder determinar si la asociación de grandes depredadores podía favorecer a los individuos (en caso de existir en el mismo ecosistema presas de gran tamaño) o si la competencia por el alimento dentro del grupo podría suponer un factor limitante para su estabilidad.

El registro icnológico presenta algunos ejemplos de posible gregarismo en dinosaurios terópodos, y hay que recordar que algunas de las primeras interpretaciones de gregarismo en dinosaurios fueron realizadas en base a icnitas de dinosaurios terópodos (Hitchcock, 1836). Además de que, como se ha comentado anteriormente, uno de los trabajos más influyentes para el reconocimiento de gregarismo en el registro icnológico fue realizado por Ostrom, 1972 en base a icnitas del icnotaxón *Eubrontes* (ver Getty et al., 2011 para matizaciones de esta interpretación). Con el tiempo, diversos trabajos han propuesto comportamientos gregarios en terópodos para explicar algunos yacimientos de icnitas en diversos lugares del mundo, y en materiales de diferentes edades, desde finales del Triásico hasta el final del Cretácico (e.g. Currie, 1983; Mossman y Sarjeant, 1983; Leonardi, 1989; Day et al., 2004; Clark et al., 2005; Moreno et al., 2012; García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014; Razzolini et al., 2016; Heredia et al., 2020). En general, estas evidencias se basan en la presencia de rastros paralelos del mismo icnotaxón, y que en muchas ocasiones presentan las características necesarias propuestas por Thulborn y Wade, 1989 para realizar inferencias de gregarismo.

En la Península Ibérica existen algunos ejemplos de gregarismo en yacimientos de icnitas, tanto en el Jurásico (Razzolini et al., 2016) como en el Cretácico (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). Razzolini et al., 2016 aportan un estudio en profundidad del yacimiento de Vale de Meios en la cuenca Lusitánica, en materiales del Jurásico Medio (Batoniense). El ambiente en el que se formó este yacimiento es interpretado como una llanura intermareal, cercana a un lago intermareal o *lagoon* (Razzolini et al., 2016). En este yacimiento se han encontrado más de 700 icnitas (aunque se estima la presencia de más de 3000), agrupadas en más de 80 rastros (Razzolini

et al., 2016). Las icnitas son de afinidad terópoda, y es uno de los yacimientos jurásicos del mundo con mayor cantidad de este tipo de icnitas. Los dinosaurios productores eran terópodos de mediano y gran tamaño (longitudes de icnita entre 22-80 cm), probablemente pertenecientes a la familia Megalosauridae, ya que esta familia de dinosaurios parece ser dominante en el registro europeo, y no existen ejemplos de otros dinosaurios terópodos jurásicos en Europa que pudieran producir icnitas de este tamaño (Razzolini et al., 2016). Los rastros básicamente muestran dos orientaciones, siguiendo aproximadamente una misma dirección ESE-ONO, con un 10% de los rastros presentando orientación ESE y el resto con orientación aproximada ONO. Como se ha visto en algunos ejemplos anteriores (e.g. Getty et al., 2011), esta bimodalidad en las orientaciones puede ser provocada por la presencia de una línea de costa o una barrera geográfica; algo que también se ha observado en rastros actuales, en los que la presencia de una masa de agua condiciona la presencia de rastros aproximadamente paralelos a su línea de costa en una y otra dirección (Cohen et al., 1993). Sin embargo, en el caso del yacimiento de Vale de Meios, la orientación del 90% de los rastros (ONO) es perpendicular a la línea de costa, que posee una dirección aproximada ENE-OSO (Razzolini et al., 2016). Esto permite a los autores proponer que la bidireccionalidad de los rastros no es provocada por el tránsito de los productores alrededor de una masa de agua, sino que parece responder a un tipo de relación más activo con este tipo de ambientes. Esta propuesta ya había sido realizada por algunos autores para explicar la oblicuidad de algunos rastros terópodos con respecto a la línea de costa, y que podría indicar una dieta piscívora de los productores (e.g. Getty et al., 2011) o una dieta basada en los restos de vertebrados acuáticos expuestos en épocas de bajada del nivel de agua (Razzolini et al., 2016). La presencia de este gran número de rastros puede indicar la estrecha relación de estos animales con las masas de agua, especialmente en momentos en los cuales el nivel de agua descendía. El descenso del nivel de agua podría haber provocado unas condiciones mucho más restringidas de la laguna intermareal, provocando el aumento de la mortandad de diferentes especies, que podrían haber servido de alimento para estos dinosaurios. Aunque los datos extraídos de las icnitas no permiten asegurarlo, Razzolini et al., 2016 proponen que estos rastros fueron generados por individuos solitarios o en pequeños grupos, mientras acudían a esta zona a alimentarse.

En La Rioja, en los materiales del sector oriental de la Cuenca de Cameros, García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014, mencionan la existencia de 11 yacimientos con icnitas terópodas que pueden ser evidencias de gregarismo. De estos 11 casos, ocho de ellos presentan rastros paralelos, en una (yacimientos de Era del Peladillo 1 y 7, Peñaportillo I, La Ilaga y Valdebrajes) o dos direcciones (yacimientos de Era del Peladillo 3, Los Cayos A y La Senoba); y tres de ellos son acumulaciones de icnitas sin orientaciones definidas (yacimientos de Las Mortajeras, Icnitas 3 y Las Losas), si bien en estos yacimientos pueden reconocerse también algunos rastros paralelos, pero la identificación de direcciones de desplazamientos preferentes no es posible.

En el caso del yacimiento de La Senoba (Fig. 5.8), aparece una dirección de desplazamiento preferente con sentido N-S y orientaciones bimodales N y S, sin una predominancia clara por ninguna de las orientaciones (Pérez-Lorente, 2015). Algunos de los rastros muestran orientaciones ligeramente divergentes, que provocan que algunas de las trayectorias se entrecrucen e intersequen, pero las características de unos y otros rastros indican al menos dos momentos diferentes de impresión de las huellas. Por ejemplo, de los rastros con orientación norte, dos de ellos no muestran icnitas con evidencias de colapso de barro (LS<sub>4</sub> y LS<sub>11</sub>) (Fig. 5.9A); estos rastros muestran orientaciones algo diferentes y se entrecruzan con rastros que sí muestran evidencias de colapso de barro (Fig. 5.9B).

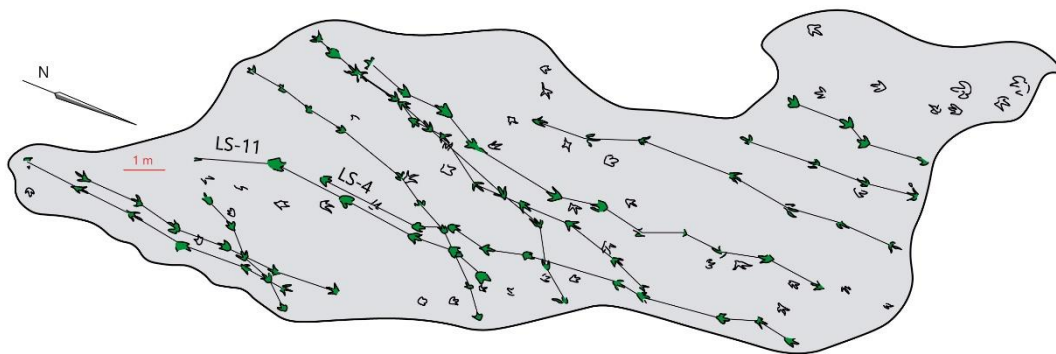


Figura 5.8. Esquema del yacimiento de La Senoba y algunos de los rastros e icnitas identificados.

Además, las velocidades calculadas para estos rastros muestran grandes variaciones entre unos y otros, entre 1,11-3,06 m/s en aquellos con orientación norte y entre 0,83-2,5 m/s para aquellos con orientación sur (Pérez-Lorente, 2015). Estas variaciones tanto en la conservación de las icnitas como en las velocidades calculadas sugieren que, si bien es probable que algunos de estos dinosaurios se desplazaran juntos, lo más probable es que se tratara de varios individuos solitarios que transitaban por la misma zona en momentos diferentes, probablemente condicionados por la geografía de la zona, que forzó su paso por este punto.





Figura 5.9. Diferencias de conservación de las icnitas terópodos de La Senoba. A) Sin evidencias de colapso de barro y B) Con colapso de barro y estrangulación de las impresiones digitales.

El yacimiento de La Era del Peladillo I muestra evidencias de gregarismo tanto en ornitópodos como en terópodos. En su parte este (Fig. 5.10) aparecen cinco rastros de icnitas terópodos de tamaño medio-grande (26-36 cm de longitud de icnita) divididos en dos grupos: tres de los rastros (iPL8-iPL10) con orientación aproximada SO, y dos rastros (iPL6 y iPL7) con orientación S. Los rastros iPL8-iPL10 muestran direcciones paralelas durante aproximadamente 25 m, mostrando características similares en cuanto a morfología, tamaño y orientación. iPL6 y iPL7 muestran características muy similares a las de los otros tres rastros, pero muestran orientaciones ligeramente diferentes, incluso atravesando los rastros en algún punto. Esto podría indicar dos grupos diferentes de terópodos, aunque de características similares, en dos momentos diferentes (Pérez-Lorente, 2015).

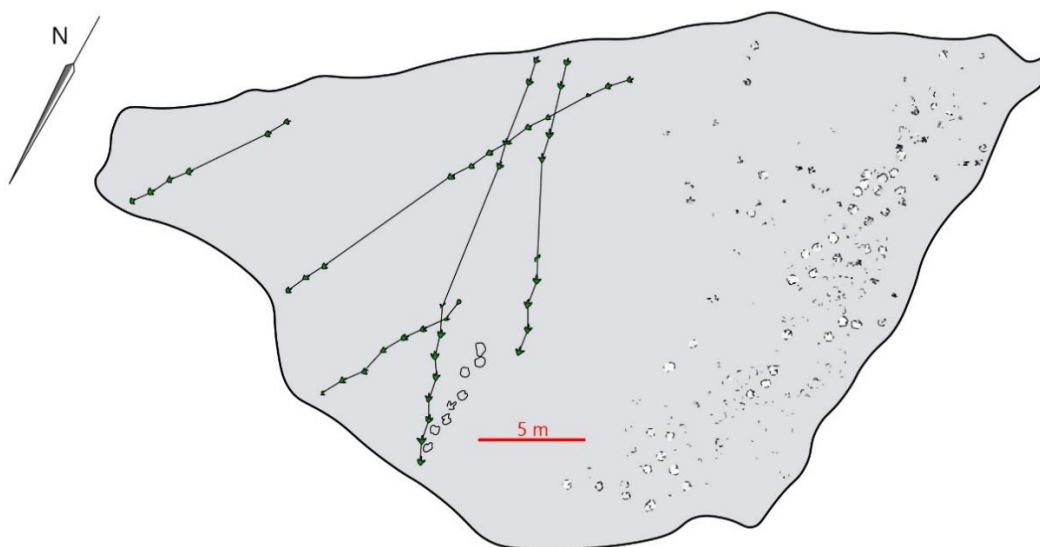


Figura 5.10. Esquema del yacimiento de La Era del Peladillo en el que se observan los rastros de terópodos paralelos en su parte este y la acumulación de icnitas ornitópodos, interpretada como una manada, en la parte oeste.

Uno de los casos más curiosos en cuanto a gregarismo terópodo de La Rioja viene del yacimiento de Peñaportillo I (Fig. 5.11), en el cual se han identificado 7 rastros diferentes (PP144-PP150), 6 de ellos relacionados con dinosaurios terópodos (PP144-PP159) y otro de afinidad desconocida (PP150). Los rastros terópodos presentan dos direcciones diferentes: uno de ellos (PP146) tiene una dirección SE, mientras que los otros cinco (PP144, PP145, PP147-PP149) tienen una dirección OSO. Los rastros PP144, PP145 y PP146 podrían agruparse dentro de lo que en este yacimiento llamaríamos morfotipo terópodos de tamaño medio, y poseen características similares, siendo icnitas tridáctilas, mesaxónicas, con impresiones digitales afiladas,

impresiones de almohadillas digitales y talones prominentes y redondeados. Existen algunas diferencias morfológicas entre PP146 y los otros dos rastros, pero en general poseen características muy similares. En cuanto a tamaños, PP145 presenta las icnitas de mayor tamaño (entre 38-46 cm) mientras que PP144 muestra las menores dimensiones (entre 27-32 cm). Por otro lado, tenemos el morfotipo terópodo de pequeño tamaño, que consta de los rastros PP147-PP148. Se trata de icnitas tridáctilas de entre 13 y 15 cm de longitud, en algunas de las cuales pueden diferenciarse impresiones de las almohadillas plantares y de las terminaciones ungueales. Se encuentran asociadas con dinosaurios terópodos, pero en este rango de tamaños, en ocasiones es difícil diferenciar entre icnitas ornitópodas y terópodas (Castanera et al., 2013a). La orientación prácticamente idéntica de los rastros PP144, PP145, PP147, PP148 y PP149, así como la escasa separación entre ellos y el hecho de que no existen intersecciones entre los diferentes rastros, ha llevado a proponer la idea de un grupo familiar de terópodos (Pérez-Lorente et al., 2001), lo cual implicaría un cierto cuidado parental en este grupo de dinosaurios. Si bien esta idea es muy difícil de confirmar, es una propuesta que no puede descartarse, sobre todo teniendo en cuenta que existen evidencias de cuidado parental en dinosaurios terópodos (Norell et al., 1995; Grellet-Tinner et al., 2006).

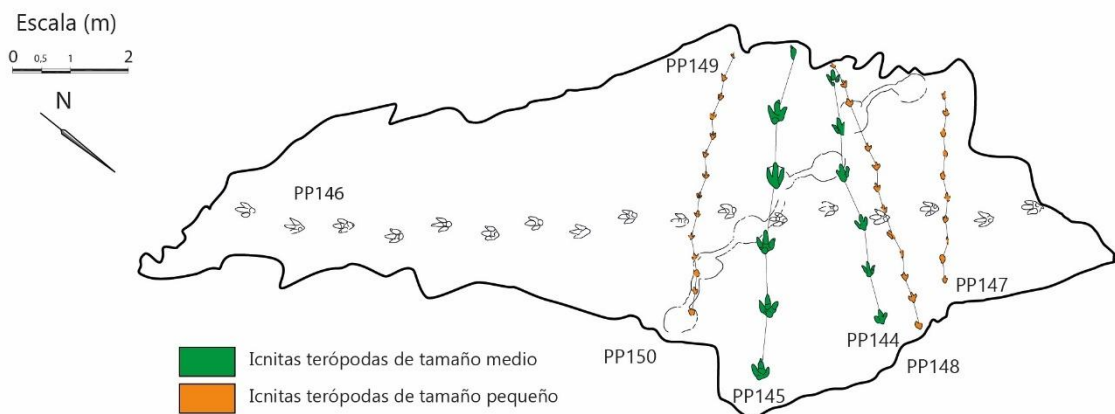


Figura 5.II. Esquema del yacimiento de Peñaportillo I.

### 5.3. Conclusiones parciales del capítulo

El gregarismo o la agrupación de individuos de la misma especie es un comportamiento complejo que se da en multitud de grupos y especies de organismos, producto de variadas razones y que puede ser de carácter temporal o estable en el tiempo. La pertenencia a un grupo puede acarrear notables ventajas evolutivas y competitivas en términos de defensa contra depredadores, consecución de recursos o competencia intraespecífica. Pero también puede acarrear algunas desventajas para los individuos: reducción del éxito reproductivo, competencia intragrupal por los recursos o una mayor facilidad de detección por parte de los depredadores.

En paleontología de vertebrados, y más concretamente en paleontología de dinosaurios, este comportamiento ha sido ampliamente discutido desde el siglo XIX, y sigue siendo motivo de debate en algunas investigaciones actuales. Los primeros descubrimientos de acumulaciones monoespecíficas de individuos y de conjuntos de rastros similares, en algunos casos paralelos, hicieron surgir las primeras propuestas sobre gregarismo en dinosaurios no avianos. En términos icnológicos, si bien se habían realizado algunas propuestas previas, la aparición del artículo de Ostrom, 1972 sentó algunas de las bases formales para la identificación de comportamientos gregarios en base a las icnitas. Junto con este artículo, otros, como la propuesta de cálculo de velocidades de Alexander, 1976 proporcionó a paleontólogos e icnólogos herramientas para estudiar este tipo de comportamientos en base a las icnitas. Las características propuestas actualmente para poder inferir comportamientos gregarios en base a icnitas serían: presencia de rastros paralelos o, en ocasiones, acumulaciones de rastros del mismo icnotaxón sin una orientación preferente; velocidades similares de rastros paralelos; conservación y profundidad similar de los rastros, que permita determinar que pudieron ser producidas en un lapso de tiempo corto; ausencia de superposición de rastros; y distancias entre rastros compatibles con animales desplazándose juntos, es decir, sin que sus cuerpos pudieran interferir los unos con los otros. Todas estas características deben englobarse en un estudio completo, que permita determinar si su presencia puede estar condicionada a otros factores externos al gregarismo; incluso, algunos estudios han demostrado que la ausencia de algunas de estas características puede ser justificable en determinados casos, como por ejemplo cuando se trata de grupos especialmente numerosos.

El conjunto de información proporcionado por diversos estudios, en base a diferentes fuentes de información, ha permitido observar que los comportamientos gregarios pudieron estar bastante generalizados entre el superorden Dinosauria, habiéndose propuesto para casi todos los grupos principales que lo conforman. En la Península Ibérica, los yacimientos de icnitas han aportado abundante información a este respecto, arrojando algo de luz sobre el gregarismo en grupos como ornitópodos, saurópodos y terópodos.

Las icnitas de dinosaurios ornitópodos de la Península Ibérica han permitido proponer comportamientos gregarios en este grupo desde el Jurásico Superior, lo cual, combinado con otras investigaciones realizadas en otras partes del mundo, pueden mostrar evidencias de este comportamiento incluso desde el Jurásico Inferior. Además, estas evidencias gregarias jurásicas aparecen en diferentes tipos de icnitas ornitópodas, tanto gráciles como robustas, lo cual ha permitido extender este comportamiento a diferentes clados basales dentro de Iguanodontia, como Dryosauridae y Ankylopollexia. Las inferencias gregarias en ornitópodos cretácicos son muchos más abundantes, probablemente debido al sesgo provocado por la cantidad de yacimientos de icnitas cretácicos que existen en la Península. Las icnitas de este grupo de dinosaurios no avianos han permitido proponer la existencia de grupos gregarios relativamente numerosos (hasta 14 individuos definidos por rastros paralelos en el yacimiento de Fuentesalvo

o manadas incluso más numerosas como pueden sugerir algunas acumulaciones como la de La Era del Peladillo 1). Incluso, algunos rastros han permitido sugerir la idea de cierto cuidado parental, lo cual es una idea que, aunque es difícil de demostrar, no es descartable teniendo en cuenta algunos comportamientos gregarios actuales.

Las evidencias sobre gregarismo en dinosaurios saurópodos han sido reconocidas en el registro icnológico desde el siglo XIX, y tradicionalmente han sido las icnitas la principal fuente de información a este respecto. La presencia de rastros paralelos saurópodos ha sido documentada en multitud de ocasiones, si bien es cierto que algunas cuestiones importantes han surgido de la combinación de información procedente del registro icnológico y de sus restos esqueléticos y acumulaciones. Muchos de los casos en los que se han documentado rastros paralelos o acumulaciones de icnitas de estos animales, están compuestos por icnitas de pequeño o mediano tamaño, lo cual, junto con algunos hallazgos de acumulaciones de individuos juveniles, han permitido proponer que existía cierta segregación por edades en las manadas de algunas especies de saurópodos. Si bien en algunos casos este pequeño-mediano tamaño podía estar producido por efectos de enanismo insular, en otros, el hallazgo de indicios de grandes saurópodos en áreas cercanas y edades similares, parece apuntar hacia cierta segregación por edades, en las que los individuos juveniles se encontrarían separados de los adultos. Estas afirmaciones pueden encontrarse matizadas por hallazgos realizados en la Patagonia, donde se han encontrado acumulaciones de sauropodomorfos, que parecen indicar que en algunas especies existía una cohesión social entre todos los grupos ontogenéticos, formando manadas compuestas por adultos y juveniles, pero con cierta segregación por edades dentro de la misma. Esto es coherente con lo observado en algunas especies actuales en las que existen importantes diferencias de tamaño (dimorfismo sexual y ontogenético), y en las cuales individuos juveniles y adultos se segregan para optimizar la consecución de recursos.

En el caso de los dinosaurios terópodos, los comportamientos gregarios podrían haber sido también beneficiosos en algunos aspectos, especialmente en las especies de tamaño pequeño y medio, aunque también en especies de gran tamaño si las condiciones ecológicas lo permitían, en especial en ecosistemas donde existían presas de gran tamaño que pudieran aportar suficientes recursos a un grupo de grandes depredadores. El registro icnológico lleva aportando evidencias de gregarismo desde el siglo XIX, abarcando un rango temporal amplio, desde el Triásico hasta finales del Cretácico. En la Península Ibérica, se han reportado evidencias de gregarismo desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico, siendo especialmente frecuentes los ejemplos en el Cretácico Inferior. En La Rioja, existen diversos yacimientos icnológicos que muestran evidencias de gregarismo, tanto en forma de rastros paralelos como de acumulaciones de rastros del mismo icnotaxón. Algunos ejemplos sugieren incluso la idea de cierto cuidado parental, aunque, como suele ocurrir en estos casos son propuestas difíciles de demostrar, si bien tampoco pueden ser descartadas.

Por todo lo mencionado, y si las propuestas realizadas por multitud de trabajos y autores son correctas, el gregarismo parece un comportamiento bastante generalizado dentro del superorden Dinosauria, al menos, en cuanto a su distribución en los diferentes clados que lo componen. Esto puede llevar a la conclusión de que, o bien el gregarismo apareció ya en los primeros integrantes del superorden, y fue mantenido en algunas especies y abandonado en otras; o bien que puede ser desarrollado por múltiples tipos de organismos, sin una relación evolutiva común, como demuestran los comportamientos sociales en multitud de animales actuales. De ahí la problemática de cómo definir gregarismo, y el grado de complejidad necesario para ser considerado tal.



# CAPÍTULO 6.

## CAPACIDAD DE LOCOMOCIÓN Y CARRERA EN DINOSAURIOS NO AVIANOS

## 6.1. *Introducción*

Los dinosaurios bípedos no avianos han sido uno de los grupos paleontológicos que más interés han suscitado tanto para los investigadores como para el público general, siendo objeto de numerosos estudios y formando parte de la cultura general en la sociedad desde el siglo XIX. Algunos grupos dentro de los dinosaurios no avianos, en especial los terópodos, poseen una especial repercusión y suscitan un gran interés con cada nuevo descubrimiento. El hecho de ser un grupo de animales depredadores, con un plan corporal que no tiene equivalentes en la actualidad, los convierte en un grupo excepcionalmente interesante, pero, a su vez, algunos aspectos de su paleobiología y, en especial, de su comportamiento y modo de vida son difíciles de investigar por la falta de homólogos actuales. Una de las cuestiones que durante años ha sido objeto de debate y de múltiples investigaciones es la capacidad de locomoción de los dinosaurios terópodos no avianos (e.g. Bishop et al., 2017; Bishop, 2018). Su modo de desplazamiento y las velocidades que podían alcanzar han sido y siguen siendo cuestiones controvertidas en el mundo de la paleontología. La investigación sobre estos conceptos se ha abordado a partir de diferentes metodologías, muchas de ellas basadas en la información osteológica extraída de sus huesos fósiles. Estas investigaciones han servido para generar modelos biomecánicos basados en características anatómicas observables (morfología ósea, inserciones musculares, tamaño, etc.) y en estimaciones sobre su biología y morfología (masa corporal, potencia muscular, momento de fuerza de sus extremidades, etc.). Con la ayuda de este tipo de modelos, algunos autores han sido capaces de realizar estimaciones sobre la velocidad máxima de locomoción que podrían alcanzar algunos terópodos (Farlow et al., 1995; Mazzeta y Blanco, 2001; Hutchinson et al., 2005; Sellers y Manning, 2007; Dececchi et al., 2020). Como se ha comentado, los resultados obtenidos en este tipo de trabajos resultan ser difíciles de testear por la falta de animales actuales que presenten un plan corporal similar al que poseían los dinosaurios terópodos. Algunos de sus descendientes actuales, las aves, son también animales bípedos con desplazamiento terrestre y sin capacidad de vuelo (avestruces, emús, etc.), pero su plan corporal difiere de los dinosaurios terópodos no avianos en aspectos importantes. Esto radica en su condición de animales de desplazamiento terrestre procedentes evolutivamente de grupos voladores, cuya evolución hizo desaparecer o modificar algunas características importantes en su plan corporal:

- La pérdida de la prolongación caudal de su columna vertebral, con la consiguiente modificación del centro de masas y del ángulo que forman cuerpo y extremidades posteriores.



- Consiguiente reducción del músculo caudo-femoralis (de gran relevancia en la locomoción de los dinosaurios terópodos no avianos).
- Reducción de la masa corporal y de la influencia de la zona craneal en esta.
- Modificaciones en las proporciones del quirididio.

Por estas modificaciones, la falta de capacidad de testeo de algunas de las investigaciones citadas resulta problemática, ya que muchas veces es difícil confirmar o refutar algunas de las hipótesis propuestas. A este respecto, la icnología surge como una herramienta interesante para la investigación de la capacidad de locomoción de los terópodos extintos (e.g. Farlow et al., 2000), por su condición de evidencia fósil resultante de la interacción de estos animales con el entorno. Sus icnitas y rastros fueron generados principalmente durante su locomoción y, aunque no muy comúnmente, durante una locomoción rápida de tipo carrera. Un punto de inflexión importante en icnología para el estudio de las velocidades de desplazamiento de estos animales fue el trabajo de Alexander, 1976, en el cual utilizando la similitud dinámica calculó la velocidad de desplazamiento de dinosaurios no avianos a partir de datos icnológicos. La fórmula propuesta por Alexander, 1976, se basaba principalmente en dos datos icnológicos:

*La longitud de huella (l)*: Cuya importancia radica en que a partir de ella se puede extraer la altura acetabular, obteniendo así la longitud de la extremidad. Basándose en datos osteológicos ideó una relación entre estos dos parámetros que estimó en  $l=0,25h$ , siendo  $l$  la longitud de huella y  $h$  la altura acetabular. Estos valores han sido matizados posteriormente por algunos autores, aportando diferentes relaciones en función de los diferentes grandes grupos taxonómicos (e.g. Thulborn, 1990).

*La longitud de zancada (h)*: Este parámetro se presupone proporcional a la velocidad a la que se desplazaba el animal, por lo que a igual longitud de icnita (y por tanto igual altura acetabular), una mayor longitud de zancada en un rastro indica una mayor velocidad de su productor.

A partir de este trabajo el cálculo de velocidades empezó a realizarse generalizadamente en muchos estudios icnológicos, surgiendo otras propuestas para el estudio de velocidades (e.g. Demathieu et al., 1984; Thulborn, 1990; Ruiz y Torices, 2013). Actualmente, el estudio de velocidades en rastros icnológicos es una parte habitual en las investigaciones de este campo, habiéndose analizado la dinámica de locomoción de cientos de rastros de dinosaurios no avianos (e.g. Thulborn, 1990; Pérez-Lorente, 1996; Weems, 2006; Farlow, 2018).

Cuando se analizan los resultados de las investigaciones icnológicas, en concreto los relativos a la dinámica de locomoción, el comportamiento más habitual que se infiere es el de caminar (Alexander, 1976; Demathieu et al., 1984; Thulborn, 1981; 1990), mostrando velocidades de desplazamiento relativamente lentas que indican que estos animales solían desplazarse a un paso que fuera energéticamente sostenible. Como ocurre con los animales actuales, la carrera es una actividad muy exigente energéticamente, a la cual se recurre en condiciones muy concretas y durante periodos de tiempo no excesivamente prolongados. Aun así, algunos rastros producidos por dinosaurios no avianos muestran evidencias de haber sido producidos por animales al trote o a la carrera (Weems, 2006; de Lapparent y Montenat, 1967; Farlow, 1981; Thulborn y Wade, 1984; Casanovas-Cladellas et al., 1990; Irby, 1996; Rainforth y Lockley, 1996; Kim y Huh, 2010; Lockley et al., 2021). Para ilustrar la baja proporción de rastros producidos a moderada o alta velocidad, cabe mencionar el estudio realizado por Weems, 2006, en el cual estudió 1802 zancadas del icnogénero *Kayentapus* y de las cuales el 96% mostraban velocidades correspondientes a un comportamiento de paso lento o caminar. Del 4% restante, la gran mayoría mostraban velocidades correspondientes con un desplazamiento de tipo trote y un solo rastro de los analizados mostraba zancadas que podrían corresponder con un desplazamiento de tipo carrera (Weems, 2006). La escasez de rastros de carrera en el registro icnológico ha ido mitigándose con el descubrimiento de nuevos yacimientos, pero aun así sigue siendo un tipo de rastros excepcional y que aporta información muy valiosa en cuanto a comportamiento y locomoción de los dinosaurios no avianos. La excepcionalidad de los rastros de carrera se explica por la conjunción de diferentes factores que hacen que el registro icnológico de este tipo de comportamiento pueda ser, proporcionalmente, incluso menos frecuente que el comportamiento en sí:

- El primer factor que hace que los rastros de carrera sean poco frecuentes es el ya mencionado, y es que un desplazamiento rápido es una actividad energéticamente exigente que se realiza en momentos muy puntuales y no excesivamente extendidos en el tiempo.
- Otro factor que puede influir en la preservación de evidencias de este tipo de comportamientos, es la naturaleza de los ambientes en los que se formó este tipo de registro fósil. Normalmente, para la formación de huellas, y su preservación hasta la actualidad como icnitas, se requiere de un productor que interactúe con un sedimento poco consolidado, con un contenido de agua elevado y de comportamiento relativamente plástico que permita la impresión total o parcial del autopodio. Este tipo de ambientes pueden no ser los más favorables para llevar a cabo una actividad anatómicamente tan exigente como es la carrera, y en caso de llevarse a cabo quizá no

permitiera la aplicación de todo el potencial biodinámico del animal. En otras palabras, incluso en rastros de carrera preservados, es posible que las velocidades obtenidas no fueran las velocidades máximas a las que podía desplazarse el animal productor, y que sí podrían alcanzar en un terreno más favorable como pueda ser una superficie consolidada y firme.

- Teniendo en cuenta que las mayores velocidades se obtienen de las longitudes de zancada más elevadas, hace que la posibilidad de encontrar rastros de carrera suficientemente largos como para calcular las velocidades durante sucesivos pasos del animal requiera de superficies icnológicas de gran extensión en las que hayan podido conservarse varias huellas de un rastro de carrera.
- Como en la mayoría de estudios que requieren de la observación humana, el sesgo inherente es inevitable, en especial en zonas con gran densidad de icnitas. Por ello, el estudio detallado y sistemático de multitud de parámetros permite reconocer con mayor exactitud los rastros presentes, y de esta forma distinguir los que presenten elevadas longitudes de zancada y que pudieran ser evidencia de desplazamientos de tipo carrera o trote.

Entre los ejemplos de icnitas con evidencias de carrera publicados, se encuentra el yacimiento de La Torre 6B (La Rioja, España), publicado en primer lugar por Aguirrezabala et al., 1985, en el cual se identificaron 6 icnitas terópodos consecutivas con distancias de paso de más de dos metros, que arrojaron valores de velocidad de más de 10 m/s (Viera y Torres, 1995a; Viera y Torres, 2013; Pérez-Lorente, 2015). Cercano a este yacimiento se encuentra La Torre 6A, en el cual Aguirrezabala et al., 1985 describe la presencia de dos icnitas no consecutivas, pero presumiblemente pertenecientes al mismo rastro, entre las cuales existiría una tercera icnita destruida por la erosión. En caso de tratarse de icnitas pertenecientes al mismo rastro, los datos de longitud de paso y zancada serían también elevados y podrían arrojar valores de velocidad similares a los del rastro de La Torre 6B. Con el objetivo de reestudiar estos rastros y poder compararlos tanto con otros rastros de carrera como con los estudios biomecánicos publicados en los últimos años, se realizó una campaña de campo para la limpieza de los yacimientos de La Torre 6A y 6B, que permitieron descubrir una nueva icnita para el rastro de la Torre 6B y tres nuevas icnitas para el rastro de La Torre 6A. El descubrimiento de nuevas icnitas en el rastro de La Torre 6A permitió confirmar que se trata de un rastro con valores elevados de distancia de paso y zancada, y posibilitó realizar un cálculo de las velocidades de desplazamiento a lo largo del mismo.

## 6.2. Contexto geológico local

Los yacimientos de La Torre 6A y 6B afloran en las cercanías de la localidad de Igea, situada en la comarca de Cervera (sudeste de La Rioja). Se localizan concretamente en la ladera norte de El Cerro, zona denominada como Umbría de La Torre, al noroeste de Igea.

Geológicamente, se ubican en el sector noreste o sector oriental de la Cuenca de Cameros, en niveles correspondientes al Grupo Enciso (Tischer, 1966) y a la Secuencia Depositional DS7 de acuerdo con Mas et al., 2002. Los yacimientos de La Torre se localizan en la parte más alta del Grupo Enciso, en depósitos mixtos siliciclástico-carbonáticos. Estratigráficamente, la zona de estudio se compone en general de una alternancia de margas y calizas con signos de exposición subaérea, como son las propias icnitas de dinosaurio y las grietas de retracción de barro o *mudcracks* presentes en muchos de los niveles. Estas facies con evidencias de exposición subaérea han sido interpretadas como periodos palustres en los cuales se produce un descenso del nivel de agua durante cortos periodos de tiempo. Este tipo de facies han sido asociadas en el Grupo Enciso con dos contextos ambientales diferentes (Hernán, 2018):

- Depósitos palustres formados en humedales asociados a un sistema lacustre de grandes dimensiones.
- Depósitos de pequeños sistemas lacustres, formados en áreas de avulsión, probablemente asociados a la dinámica de deltas lacustres.

A pesar de que existen multitud de niveles con icnitas en las cercanías, su afloramiento en muchos casos es de pequeña extensión, pudiéndose solo identificar algunas icnitas aisladas. En cambio, el afloramiento de La Torre 6A y 6B es de mayor extensión, lo que permite el estudio de las icnitas y su inclusión en rastros. Ambos yacimientos se encuentran en el mismo nivel estratigráfico, aunque separados aproximadamente 30 m y con el área que los separa cubierta por depósitos cuaternarios y la vegetación típica de la zona, mayoritariamente herbácea y arbustiva de bajo porte. La superficie icnológica muestra parches de acumulación de restos vegetales/algales y ostrácodos, que presumiblemente fueron transportados por el viento (restos vegetales) o por el agua en momentos de bajada del nivel freático (ostrácodos y restos algales) (Hernán, 2018).

Sobre el nivel icnológico aparece una capa de margas de potencia centimétrica que indica un ambiente de baja energía y que pudo haber protegido el estrato inferior con la sedimentación de material siliciclástico de grano fino y carbonatos.

La datación del yacimiento se basa en varios estudios realizados en materiales del Grupo Enciso y la DS7. Diversos estudios indican que la DS7 se deposita en el rango temporal Barremiense-Aptiense inferior, basándose en datos bioestratigráficos y sedimentológicos (p. ej. Mas et al., 1993; Martín-Closas y Alonso-Millán, 1998; Suárez-González et al., 2013; Suárez-González et al., 2015). Sin embargo, otros estudios como el realizado por Hernán, 2018 han propuesto un rango temporal para el Grupo Enciso de 5,57 M.a., asignándole una edad de Barremiense superior-Aptiense superior.

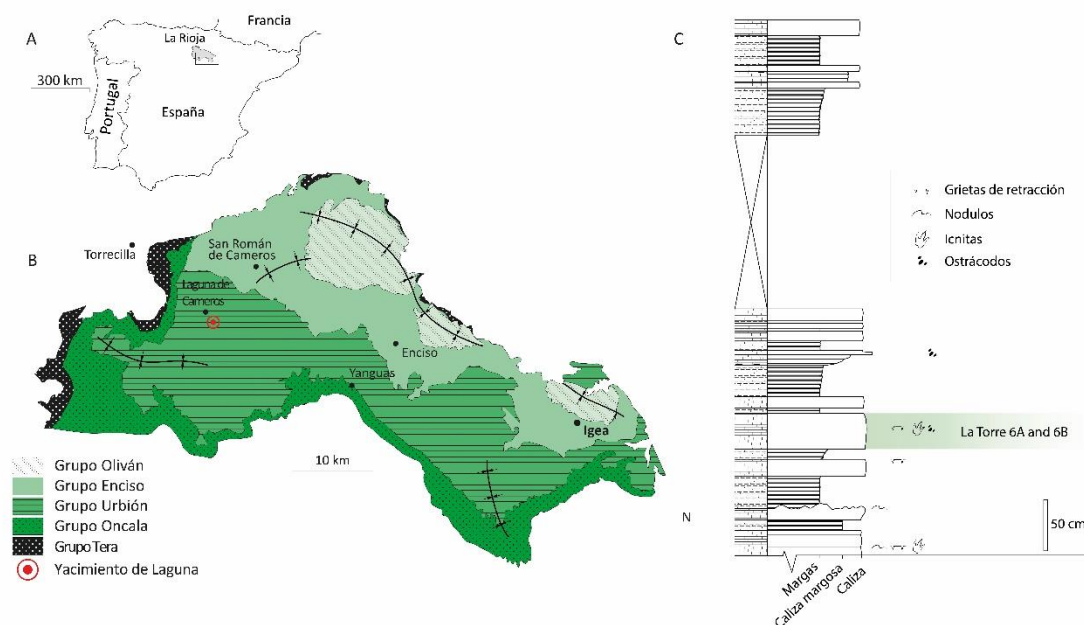


Figura 6.1. Localización geográfica y geológica de los yacimientos de La Torre 6A y 6B. A) Localización de La Rioja en la península Ibérica. B) Mapa geológico de la zona sur de La Rioja, con los principales grupos litoestratigráficos diferenciados. C) Columna estratigráfica local del área de los yacimientos. (Modificado de Isasmendi et al., 2020).

### 6.3. Descripción de los rastros

Los rastros estudiados se encuentran en el complejo de yacimientos de La Torre, el cual consta de 14 yacimientos (La Torre 1A, 1B, 2, 3, 3A, 3B, 3C, 4, 5, 5A, 6A, 6B, 6C y L) que fueron estudiados inicialmente por Aguirrezabala et al., 1985. Estos autores identificaron 14 rastros y 15 icnitas aisladas (92 icnitas en total) en el yacimiento de La Torre 6A y 34 rastros y 47 icnitas aisladas (145 icnitas en total) en La Torre 6B. Entre todos estos rastros, hay dos que destacaban

como posible evidencia de rastros de carrera: La Torre 6A-14 (LT6A-14) y La Torre 6B-01 (LT6B-01). Las icnitas estudiadas se encuentran preservadas en forma de epirrelieves cóncavos en el techo del mismo estrato calizo (Fig. 6. 2). Sobre esta capa caliza aparece un nivel de margas laminadas no deformadas. No se observan laminaciones en el interior de las icnitas, por lo que se descarta que las icnitas sean sobreimpresiones (*overtracks*) o subhuellas (*underprints*) (sensu Marty, 2008; Marty et al., 2016). Por tanto, la superficie estudiada es la superficie sobre la que contactaron los productores.

### 6.3.1. Rastro La Torre 6A-14 (Fig.6.3)

Se conservan 5 de las 6 icnitas que conforman este rastro (LT6A-14-1, LT6A-14-2, LT6A-14-4, LT6A-14-5, LT6A-14-6) ya que la icnita LT6A-14-3 se encontraría en una zona del yacimiento cuyas capas superiores se encuentran deterioradas, con la consiguiente pérdida de material (Fig.6.3). Las icnitas presentan una morfología tridáctila, funcionalmente mesaxónicas y más largas que anchas (longitudes y anchuras de huella medias de 32,8 y 30,2 cm respectivamente). Muestran impresiones digitales bien conservadas (Fig. 6.3B-F). El ángulo de divergencia entre las impresiones los dedos II y IV presenta una media de 67°, con valores en el rango entre los 57°-75°. La impresión de la zona metatarsofalángica es superficial y presenta un desarrollo próximo-distal reducido en la icnita LT6A-14-1, mientras que en las icnitas LT6A-14-2, LT6A-14-4 y LT6A-14-6 aparece con mayor desarrollo próximo-distal. La impresión del dedo II es en todas las icnitas del rastro más profunda que la del dedo IV, mostrando las icnitas LT6A-14-2 y LT6A-14-4 un surco longitudinal, probablemente relacionado con la impresión de la garra ungueal. La impresión del dedo III muestra también una zona distal profunda, pero la impresión de la garra se encuentra en un nivel más superficial que el resto de la impresión del dígito. En la icnita LT6A-14-6, la impresión del dedo III muestra en su parte proximal un estrechamiento, llegando a ser un surco estrecho y superficial limitado por una elevación significativa del sedimento (Fig. 6.3B-F), probablemente en relación a la dinámica del barro en el momento de la pisada y posterior a ella. En algunas de las icnitas, como LT6A-14-2, LT6A-14-4 y LT6A-14-5, se reconoce la impresión de las almohadillas plantares. La impresión del dedo IV es elongada, posee una zona distal aguda y es la más superficial de las impresiones digitales. Los valores medios de ángulo de paso, longitud de zancada y de paso son 169°, 523 y 265 cm respectivamente.

### 6.3.2. Rastro La Torre 6B-1 (Fig. 6.4)

Se conservan 7 icnitas en este rastro (LT6B-01-1 - LT6B-01-7). Poseen morfología tridáctila y son funcionalmente mesaxónicas (Fig. 6.4). Son icnitas más largas que anchas (longitud media

de longitud y anchura de 28,9 y 26,9 cm respectivamente). El ángulo de divergencia de la icnita LT6B-01-1 es de  $58^\circ$  y el de la icnita LT6B-01-2 es de  $81^\circ$ , encontrándose los ángulos de divergencia del resto de icnitas del rastro entre  $64^\circ$  y  $74^\circ$ . La zona proximal de las icnitas presenta una impresión muy superficial, incluso en algunas de ellas no llega a reconocerse el contorno de esta área proximal; en cambio, la zona distal y las impresiones digitales son profundas y bien definidas. La impresión del dedo II se caracteriza por una parte distal que presenta una marca profunda de la garra ungueal con un contorno de redondeado a ovalado, y hacia la zona proximal la impresión es mucho más superficial, no llegando a reconocerse o es muy poco visible en las icnitas LT6B-01-1, LT6B-01-3 y LT6B-01-4 (Fig. 6.4B,D,E). La impresión del dedo III es elongada y más profunda en su zona distal; esta parte distal presenta un contorno acuminado que continúa hacia la parte proximal en forma de un surco longitudinal de un grosor variable dependiendo de la conservación de la icnita. La impresión del dedo IV se encuentra reducida, en forma de una depresión de contorno circular-ovalado en la parte distal, excepto en la icnita LT6B-01-7 que presenta un mayor desarrollo hacia la zona proximal con una impresión elongada en forma de surco, probablemente debido a la dinámica de la carrera, como se explicará más adelante. El ángulo de paso medio del rastro es de  $172,2^\circ$  y varía desde  $164^\circ$  (LT6B-01-6) a  $178^\circ$ . Las distancias medias de zancada y paso son de 557,6 y 279,6 cm, respectivamente.

Aunque este estudio estuvo centrado en los rastros LT6A-14 y LT6B-01, el yacimiento presenta multitud de icnitas agrupadas también en rastros, pero con distancias de zancada y paso que indican velocidades de desplazamiento mucho más reducidas, relacionadas con una locomoción que no sería del tipo carrera. Aun así, cabe destacar la similitud morfológica de estas otras icnitas con los rastros LT6A-14 y LT6B-01 (Aguirrezabala et al., 1985), ya que muestran morfologías tridáctilas, son funcionalmente mesaxónicas y más largas que anchas, con longitudes de icnita similares a las de los rastros de carrera, de alrededor de 30 cm. La conservación es similar, con la zona distal y las impresiones digitales en general mejor preservadas que la zona metatarsfalángica. Las longitudes de paso y zancada son mucho menores que en los dos rastros de carrera analizados en profundidad, con longitudes de zancada entre 67 y 122 cm (Aguirrezabala et al., 1985).



Fig. 6.2. Fotografías de a) icnita LT6A-14-1 y b) icnita LT6B-01-3. Escalas=10 cm.



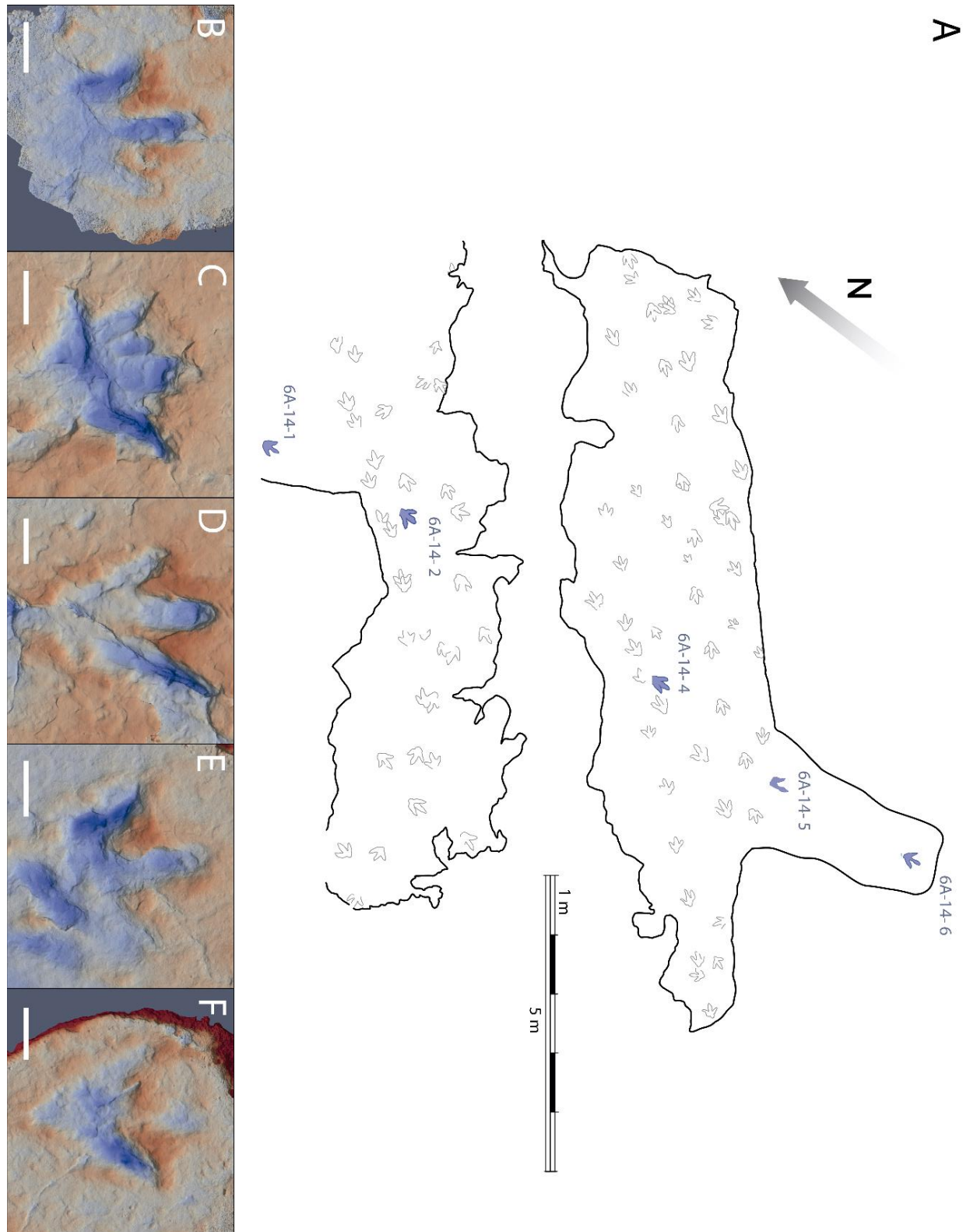


Figura 6.3. A) Cartografía del yacimiento de La Torre 6A, con el rastro LT6A-14 destacado en azul y otros rastros presentes en el yacimiento en contorno gris. B-F) Modelos tridimensionales coloreados según profundidades relativas de las icnitas (escalas=10 cm): B) LT6A-14-1; C) LT6A-14-2; D) LT6A-14-4; E) LT6A-14-5; F) LT6A-14-6.

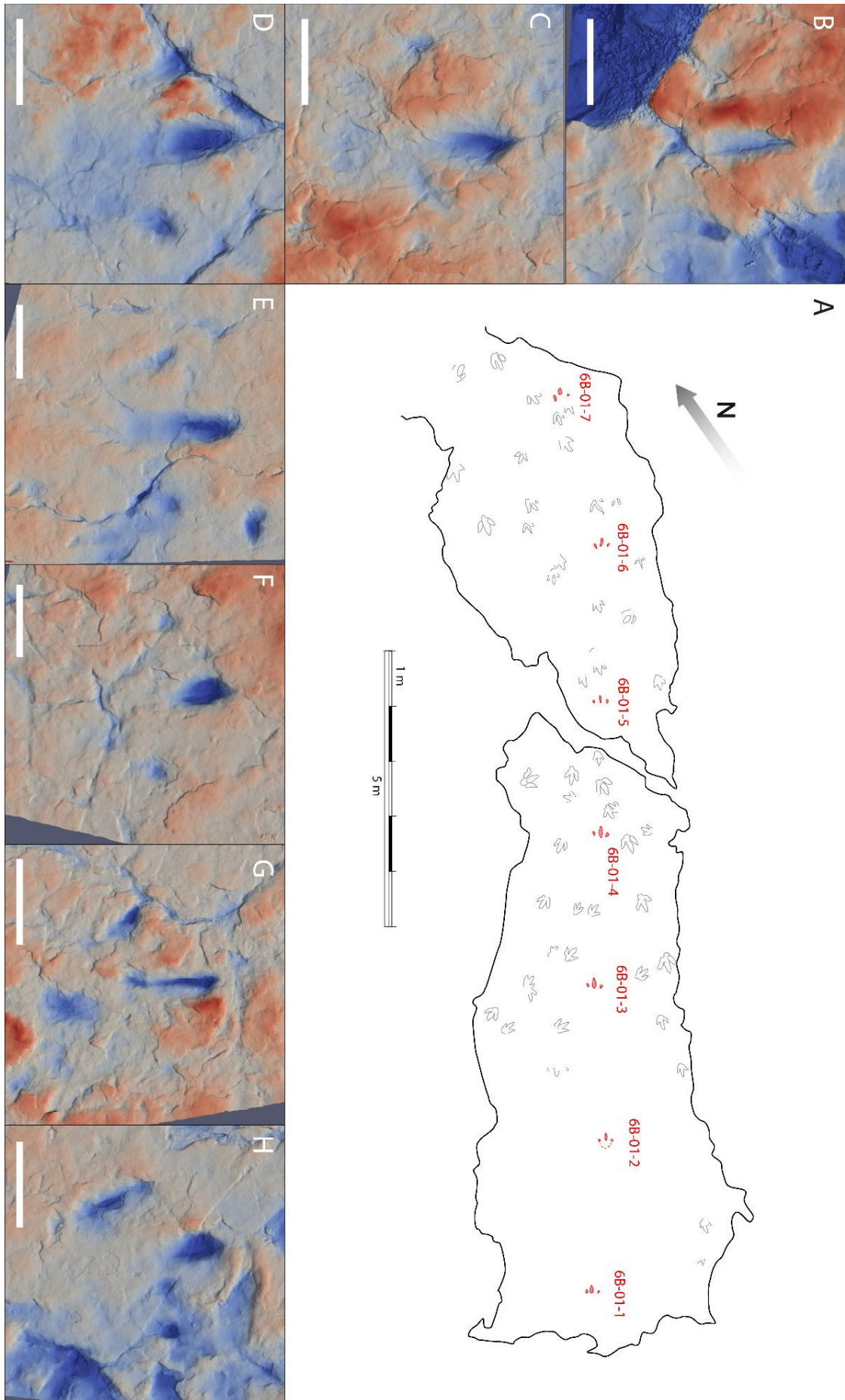


Figura 6.4. A) Cartografía del yacimiento de La Torre 6B, con el rastro LT6B-01 destacado en rojo y otros rastros presentes en el yacimiento en contorno gris. B-H) Modelos tridimensionales coloreados según profundidades relativas de las icnitas (escalas=10 cm): B) LT6B-01-1; C) LT6B-01-2; D) LT6B-01-3; E) LT6B-01-4; F) LT6B-01-5; G) LT6B-01-6; H) LT6B-01-7.

## 6.4. Resultados

### 6.4.1. Análisis de la velocidad

El análisis de la velocidad se realizó a partir de las mediciones realizados en los modelos fotogramétricos generados tanto en La Torre 6A como en La Torre 6B. Las observaciones y mediciones realizadas a nivel de icnita individual se realizaron sobre modelos fotogramétricos tridimensionales de detalle, mientras que las mediciones a nivel de rastro se realizaron sobre modelos tridimensionales generales y ortomosaicos de los rastros. La Tabla 6.1 y la Fig. 6.5 muestran las posiciones relativas obtenidas (en coordenadas  $x$  e  $y$  de cada yacimiento) de las icnitas individuales a lo largo de ambos rastros (LT6A-14 y LT6B-01). Para el cálculo de la velocidad media de cada rastro se realizó una medida de la longitud del rastro y se dividió entre el número de zancadas presentes. En el caso del rastro LT6B-01, la longitud del rastro se obtuvo a partir de las 6 primeras icnitas del mismo, ya que la posición de LT6B-01-07 se encuentra desplazada del eje del rastro hacia la izquierda, indicando un cambio en la dirección de movimiento del productor (Figs. 6.4 y 6.5). La longitud total de los rastros es, para el caso de LT6A-14 de 13,07 m y para LT6B-01 de 13,93 m. Teniendo en cuenta que estas distancias implican 2,5 zancadas en cada uno de los rastros, la longitud de zancada media es de 523 cm para el rastro LT6A-14 y de 557 cm en el rastro LT6B-01.

#### ***Icnitas del rastro LT6A-14***

<i>Número de icnita</i>	<i>Longitud de icnita (cm)</i>	<i>Posiciones de icnita<sup>a,b</sup> x(m); y(m)</i>
LT6A-14-1	35,2	0,000; 0,328
LT6A-14-2	32,3	2,530; 0,004
LT6A-14-3	/	-
LT6A-14-4	35,7	7,764; 0,000
LT6A-14-5	28,5?	10,408; 0,355
LT6A-14-6	30,0	13,067; 0,147

#### ***Icnitas del rastro LT6B-01***

<i>Número de icnita</i>	<i>Longitud de icnita (cm)</i>	<i>Posiciones de icnita<sup>a,b</sup> x(m); y(m)</i>
LT6B-01-1	29,8	0,000; 0,000

LT6B-01-2	24,9?	2,783; 0,242
LT6B-01-3	27,1	5,616; 0,020
LT6B-01-4	32,0?	8,414; 0,148
LT6B-01-5	27,8?	11,062; 0,057
LT6B-01-6	29,9	13,929; 0,086
LT6B-01-7	28,3?	16,659; -0,672

Tabla 6.1. Longitudes de icnita y posiciones (medidas en el extremo distal de la impresión del dedo III) para los rastros LT6A-14 y LT6B-01. a El origen de las distancias en el eje x (paralelo al sentido del rastro) se encuentra en el punto de medida de la primera icnita de cada rastro. b El origen de las distancias en el eje y (perpendicular al sentido del rastro) se encuentra en el punto de medida de la icnita situada más a la izquierda respecto al eje del rastro. En el caso del rastro LT6B-01, la icnita LT6B-01-7 no fue incluida en el ajuste general del rastro debido a que generaba distorsión en este, y por ello posee un valor negativo.

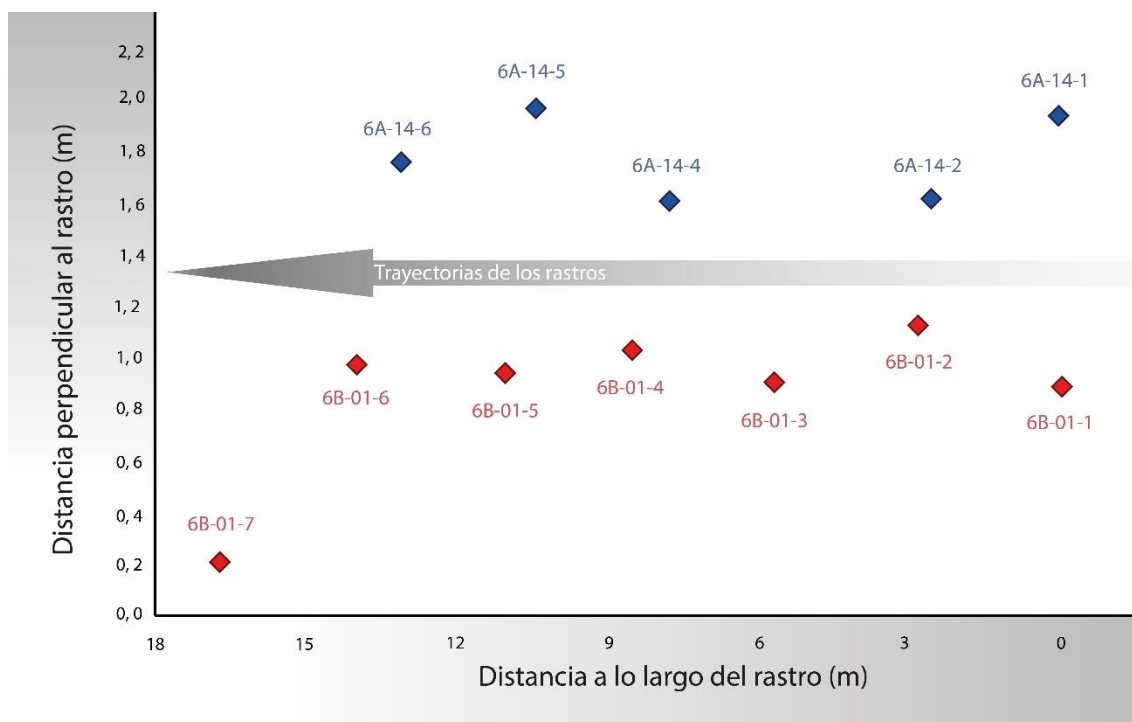


Figura 6.5. Posiciones de los puntos de medida (tomados en el extremo distal de la impresión del dedo III de cada icnita) para los rastros LT6A-14 (azul, superior) y LT6B-01 (rojo, inferior). Para ajustar la trayectoria del rastro LT6A-14, todas las icnitas fueron incluidas, pero en el caso del rastro LT6B-01 sólo las 6 primeras icnitas fueron utilizadas, ya que LT6B-01-7 se encuentra claramente desplazada a la izquierda. El origen de las distancias a lo largo del rastro se encuentra situado en el punto de medida de la primera icnita de cada rastro, mientras que el origen de la distancia perpendicular al rastro se situó en un punto arbitrario, para evitar el solapamiento de ambos rastros en la representación gráfica.

En cuanto al cálculo de la altura acetabular ( $h$ ) a partir de las longitudes de icnita, sólo se utilizaron aquellas icnitas en las que la medición se consideraba fiable (ver Tabla 1). El valor de longitud de icnita de los rastros es de  $32,8 \pm 3,1$  cm ( $n=4$ ) para LT6A-14 y de  $28,9 \pm 1,3$  cm ( $n=3$ ) para

LT6B-01. Estos valores de longitud de icnita se traducen en alturas acetabulares ( $h$ ) de 1,19-1,44 m para el productor del rastro LT6A-14 y de 1,10-1,21 m para el del rastro LT6B-01, habiéndose asumido que se trata de dinosaurios terópodos. Las ratios  $\lambda/h$  para ambos rastros se encuentra entre 3,5 y 5,0, valores mucho más altos que el umbral inferior de inicio de carrera, los cuales para animales bípedos se sitúan en torno a valores de 2,0 (Alexander, 1976; Ruiz y Torices, 2013). La Tabla 6.2 y la Fig. 6.6 muestran los resultados de los análisis de velocidad realizados en el estudio de los rastros LT6A-14 y LT6B-01. Los rangos de velocidad obtenidos tienen en cuenta tanto la incertidumbre resultante de la disparidad de medidas de las longitudes de icnita, así como la asociada a la propia *Ecuación 1*, que es de  $\pm 12\%$ . Además de las velocidades obtenidas a partir de la *Ecuación 1* se muestran también los resultados obtenidos a partir de la ecuación de Alexander, 1976, la cual no tiene asociada ninguna incertidumbre propia y arroja valores con rangos más reducidos. Las velocidades obtenidas para ambos rastros muestran valores elevados, que al igual que la ratio  $\lambda/h$  indican que los terópodos productores se encontraban corriendo en el momento de dejar impresas sus huellas. Los resultados de la *Ecuación 1* muestran que el terópodo productor del rastro LT6A-14 se desplazaba a una velocidad de entre 6,5 y 10,3 m/s (23,3-36,9 km/h), mientras que el del rastro LT6B-01 se desplazaba a una velocidad incluso mayor, entre 8,8 y 12,4 m/s (31,6-44,7 km/h).

	LT6A-14	LT6B-01
Longitud de icnita (cm) <sup>a</sup>	32,8 ± 3,1	28,9 ± 1,3
Longitud de zancada media (m)	5,23	5,57
ratio $\lambda/h$ <sup>b,c</sup>	3,6-4,4	4,6-5,0
Velocidad media (m s <sup>-1</sup> )	6,5-10,3 [8,2-9,0]	8,8-12,4 [10,5-11,6]
Velocidad media (km/h)	23,3-36,9 [29,4-32,5]	31,6-44,7 [37,8-41,9]

Tabla 6.2. Resultados del análisis general de velocidad de los rastros LT6A-14 y LT6B-01. Las longitudes de icnita y de zancada medias utilizadas en el cálculo de velocidad se encuentran indicadas. Los rangos de velocidad tienen en cuenta la incertidumbre tanto en la longitud de icnita (y por tanto en la altura acetabular) y el  $\pm 12\%$  de incertidumbre asociado a la *Ecuación 1*; Los valores de velocidad se muestran tanto para la *Ecuación 1* como para la fórmula de Alexander, 1976 (entre corchetes). a Obtenida de las mediciones realizadas en las icnitas cuyas longitudes eran fiables (sin “?” en la Tabla 6.1). b  $h$  equivale a 4 veces la longitud de icnita; la ratio  $\lambda/h$  se expresa en un rango debido a la incertidumbre asociada a la longitud media de las icnitas.

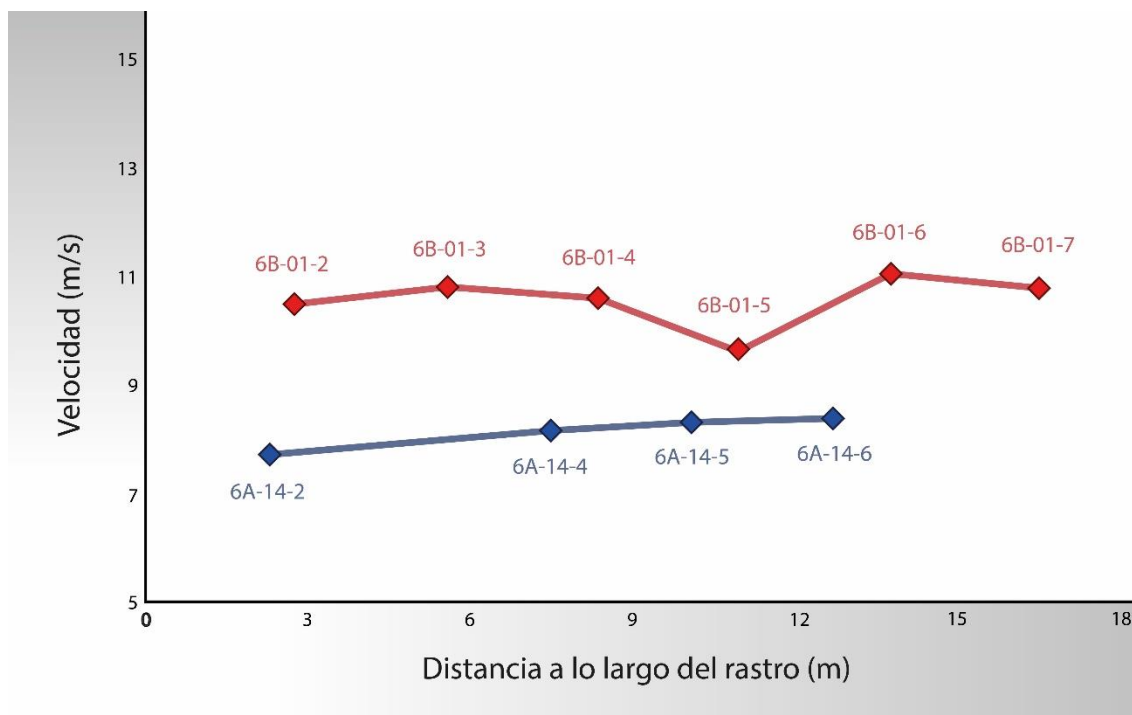


Figura 6.6. Variaciones de la velocidad calculadas para cada paso en los rastros LT6A-14 (azul, inferior) y LT6B-01 (rojo, superior). Las velocidades se representan en la icnita final de cada paso. Las velocidades se calcularon tomando la longitud media de las icnitas de cada rastro y representando el valor central del rango obtenido mediante la Ecuación 1; esto se hizo para conseguir la representación de puntos y no de rangos y poder identificar si existen o no variaciones significativas de velocidad a lo largo del rastro. Debido a que la icnita LT6A-14-3 no se conserva, la velocidad para este tramo fue obtenida con la zancada entre LT6A-14-2 y LT6A-14-4. Debido a la modificación en la trayectoria de LT6B-01-7, la velocidad entre LT6B-01-6 y LT6B-01-7 se encuentra calculada para un paso de 2,87 m, que corresponde con la distancia lineal entre las icnitas (y por tanto para la longitud de paso, no para la diferencia de valores medidos en el eje x mostrados en la Tabla 6.1).

En la revisión bibliográfica realizada para comparar las velocidades de los rastros de La Torre con otros rastros de carrera conocidos, fue necesario realizar un recálculo de las velocidades publicadas ya que en otros casos se habían utilizado metodologías diferentes tanto para el cálculo de  $h$  como para el de la propia velocidad. Una vez obtenidos los datos utilizando la misma metodología de forma que fueran comparables, los rastros de La Torre, en especial LT6B-01, se encuentran entre los rastros terópodos con mayores velocidades estimadas del registro fósil (Farlow, 1981; Lockley et al., 2021) (Tabla 6.3 y Fig. 6.7). Solamente dos rastros conocidos superan los valores de velocidad obtenidos para LT6B-01, uno de ellos publicado por Lockley et al., 2021 del Jurásico Inferior del Condado de San Juan (Utah, EEUU) en el que sus autores calculaban velocidades de 13,7 m/s. El otro, publicado por Farlow, 1981, se localiza en el Cretácico Inferior del Rancho F6 (Texas, EEUU) y para el cual los autores calcularon velocidades de 11,8 m/s. En ambos casos los autores utilizaron el método de Alexander, 1976 para el cálculo de estas velocidades. Utilizando los valores de longitud de zancada y de huella

publicados tanto en Lockley et al., 2021 como en Farlow, 1981, se aplicó la *Ecuación 1* para realizar el cálculo de velocidades en ambos rastros, obteniendo valores de entre 10,8 y 13,8 m/s para el rastro de Utah y entre 9,4 y 11,9 m/s para el rastro de Texas (Tabla 6.2). Cabe resaltar que, como indican Lockley et al., 2021, tanto los rastros de Utah y Texas, como los analizados en este estudio de La Torre están formados por icnitas entre los 29 y 39 cm de longitud. Esto destaca la idea de que es posible que los terópodos que eran capaces de alcanzar mayores velocidades, se encontrarían en un rango de tamaño no superior a la tonelada, algo que también han apuntado otros estudios centrados en modelos biodinámicos (Hutchinson, 2004; Dececchi et al., 2020). Además de las velocidades medias calculadas para cada rastro, se realizó un estudio de la evolución de la velocidad a lo largo de los mismos, calculando la velocidad para cada uno de los pasos registrados en los yacimientos. Esto permite observar si existen cambios en la velocidad del animal a lo largo del rastro, algo que puede aportar información relevante respecto al comportamiento y capacidades biomecánicas de los organismos productores (Weems, 2006; Kim y Huh, 2010; Ruiz et al., 2017). Para este cálculo de las velocidades para cada paso, se tomó la longitud de cada paso individual (S), medida en la dirección del rastro (por ejemplo, la diferencia en el eje x de dos icnitas consecutivas). En este caso concreto en el que la distancia utilizada es la del paso y no la de zancada, se utilizó la relación  $\lambda = 2S$  en la *Ecuación 1*, siendo S la longitud de paso. La representación de los valores obtenidos se muestra en la Figura 7, y cabe resaltar que, debido a que esto se realizó para determinar si existían cambios de velocidad a lo largo del rastro, se utilizaron los valores medios de longitud de icnita y se representa únicamente el valor central de los rangos obtenidos mediante la *Ecuación 1*. Los resultados permiten observar que en el caso del rastro LT6A-14 existe un aumento paulatino de la velocidad a lo largo del rastro, mientras que en LT6B-01 existe un descenso notable de la velocidad entre LT6B-01-4 y LT6B-01-5, y de nuevo un incremento sustancial entre LT6B-01-5 y LT6B-01-6. En el caso de la reducción de la velocidad existente entre LT6B-01-6 y LT6B-01-7, debe tenerse en cuenta que existe un cambio importante en la dirección de desplazamiento, y no puede descartarse que estos cambios bruscos de la velocidad se encuentren en relación a una modificación de la dirección de movimiento, tanto previa (LT6B-01-5 y LT6B-01-6) como en el momento del cambio (LT6B-01-6 y LT6B-01-7).

## 6.5. *Discusión*

### 6.5.1. *Posibles productores*

A la vista de las características morfológicas de las icnitas de los rastros LT6A-14 y LT6B-01, como la impresión de garras de presente en algunas de ellas, impresiones digitales relativamente

estrechas y elongadas o elevados ángulos de paso, en su estudio se concluyó que los productores más probables de estas icnitas fueron dinosaurios terópodos no avianos. Las icnitas de ambos rastros muestran varias similitudes, como la ratio Longitud/anchura, los ángulos de paso y unas impresiones digitales más profundas que la parte proximal de la icnita. De hecho, las icnitas mejor conservadas de ambos rastros (LT6A-14-1 y LT6B-01-3) son bastante similares en su morfología general. Sin embargo, también existen diferencias importantes entre las morfologías que presentan uno y otro rastro. Las icnitas del rastro LT6B-01 conservan una zona metatarsfalángica muy poco profunda, incluso en algunas de ellas no es posible delimitar el contorno proximal, mientras que las icnitas del rastro LT6A-14 muestran por lo general una zona metatarsfalángica bien definida, incluso elongada en algunas de ellas. Las similitudes y diferencias de ambos rastros parecen indicar que los animales productores probablemente pertenecían al mismo grupo taxonómico, pero las diferentes condiciones del sustrato y/o patrón de locomoción, condujeron a diferencias morfológicas por la diferente interacción con el nivel que a día de hoy es el nivel icnológico. Dadas las características de ambos rastros, se descarta a priori que un mismo individuo pudiera haber generado ambos rastros. La diferencia de tamaño existente entre las icnitas de uno y otro rastro muestran que el productor del rastro LT6A-14 era de un tamaño ligeramente superior al productor de LT6B-01. Las diferencias de tamaño en huellas producidas en un mismo rastro pueden variar ligeramente, como han mostrado algunos estudios actualistas en homínidos, en los cuales la dispersión de medidas a lo largo de un mismo rastro puede ser del 12,8% (Duveau et al., 2019; Mayoral et al., 2021). En dinosaurios, algunos estudios incluso elevan esta dispersión hasta un 20% en la longitud de icnita de un mismo rastro (Razzolini et al., 2014). Pero las diferencias de tamaño entre LT6A-14 y LT6B-01 son entre ambos rastros, ya que las longitudes y anchuras son uniformes dentro de cada uno de ellos. Por tanto, las icnitas que componen LT6A-14 y LT6B-01 son uniformemente diferentes las unas de las otras, siendo, como se ha comentado, las icnitas de LT6A-14 de mayor tamaño que las de LT6B-01.

La identificación de los productores de estos rastros como pertenecientes a un grupo taxonómico o género concreto no es posible, pero el tamaño, proporciones y características generales de las icnitas, ángulos de paso y velocidades calculadas indican que el animal productor era un terópodo no aviano ágil y de tamaño medio. El registro fósil de terópodos no avianos de estas características en el Cretácico Inferior de la península Ibérica incluye tres grupos principales: 1) Los Espinosáuridos han sido identificados en el Cretácico Inferior de la península en base tanto a dientes aislados (Ruiz-Omeñaca et al., 2005; Canudo et al., 2008; Gasulla et al., 2013; Alonso y Canudo, 2016; Alonso et al., 2018; Isasmendi et al., 2020) como a restos óseos craneales y postcraneales (Viera y Torres, 1995b; Buffetaut, 2007; Mateus et al., 2011;



Gasca et al., 2018). Hasta la fecha, incluso se ha llegado a definir una especie con material fósil en la península Ibérica: *Vallibonavenatrix cani* (Malafaia et al., 2020). 2) El grupo terópodo de los Carcharodontosáuridos se encuentra presente también en el Cretácico Inferior de la península Ibérica en forma tanto de dientes aislados (Alonso et al., 2018; Navarro-Lorbés y Torices, 2018) como de restos esqueléticos (Gasca et al., 2014). Uno de los representantes más conocidos de este grupo en la península es el excepcional *Concavenator corcovatus* (Ortega et al., 2010; Cuesta et al., 2015). Moratalla et al., 2017 publicaron un estudio sobre icnitas del yacimiento conqueense de Las Hoyas, sugiriendo que su productor podría ser *Concavenator*, por poseer tamaños relacionables y por haberse encontrado tanto las icnitas como sus restos esqueléticos en niveles del mismo yacimiento. Las icnitas de los yacimientos de La Torre difieren en algunos aspectos de las de Las Hoyas, como el ángulo de divergencia, ángulo de paso o el contorno de la icnita; pero son similares en otros aspectos como la ratio longitud/anchura y el tamaño. Aplicando la ratio altura acetabular/longitud de icnita de 4, que se suele utilizar en la determinación de este parámetro en terópodos de tamaño medio, la altura acetabular del productor de Las Hoyas sería de entre 104 y 112 cm, lo cual es similar a los valores calculados para el productor de LT6A-14 (119-144 cm) y LT6B-01 (110-121 cm). 3) Por último, los Ceratosaurios han sido también incluidos como componentes de la biodiversidad de terópodos del Cretácico Inferior de la península Ibérica, tradicionalmente por la presencia de *Camarillasaurus cirugedae*, pero algunos estudios recientes han indicado que esta especie ya no se clasifica como un ceratosaurio, sino como un espinosáurido (Rauhut et al., 2019; Samathi et al., 2021). Además de *Camarillasaurus*, la presencia de ceratosaurios en el Jurásico Superior de Portugal ha sido propuesta gracias a la presencia de dientes aislados (Hendrickx y Mateus, 2014; Malafaia et al., 2017) y restos dentales de cf. *Abelisauridae* han sido identificados en el Cenomaniense de Algora (Pérez-García et al., 2020); además, se ha confirmado la presencia de la especie *Genusaurus sisterornis* en el Albiense de la Provenza, Francia (Accarie et al., 1995).

#### 6.5.2. *La velocidad de movimiento de los dinosaurios no avianos*

En términos de comportamiento, el modo en el que los dinosaurios no avianos se movían y las velocidades que podían alcanzar sigue siendo a día de hoy una cuestión importante y que ha intentado abordarse desde múltiples puntos de vista (Coombs, 1978; Bishop et al., 2017; Bishop, 2018). El tipo de bipedalismo que muestran algunos grupos de dinosaurios, especialmente terópodos y ornitópodos, no se encuentra en ningún animal actual. Esto, como se ha comentado anteriormente, complica la comparación y contrastación de los resultados obtenidos en muchos estudios. Las aves actuales comparten muchas de las características observadas en los dinosaurios bípedos no avianos, pero la reducción y pérdida de la zona caudal

y la modificación de la postura durante su evolución han cambiado su modo de desplazamiento en el transcurso del tiempo (Carrano y Biewener, 1999; Allen et al., 2013; Grossi et al., 2014).

Muchos estudios han intentado arrojar luz a esta problemática de la locomoción, en especial centrados en la velocidad y la manera en que se moverían estos animales extintos. Esencialmente, estos estudios se han centrado en dos enfoques diferentes:

- La generación de modelos biomecánicos basados en reconstrucciones musculoesqueléticas a las cuales se aplica física dinámica. Basándose en estos modelos, muchos estudios han propuesto diferentes capacidades de carrera y velocidades para algunos grupos y especies de dinosaurios no avianos (Hutchinson, 2004a,b; Hutchinson et al., 2002; Hutchinson et al., 2007; Sellers y Manning, 2007; Hirt et al., 2017).
- El cálculo de estimaciones de velocidad basadas en física cinemática, relacionando principalmente la longitud de zancada en rastros fósiles con la velocidad a la que fueron producidos (Alexander, 1976; Alexander et al., 1977; Demathieu et al., 1984; Thulborn, 1982, 1984, 1990; Thulborn y Wade, 1984; Lockley et al., 2021; Navarro-Lorbés et al., 2021).

Los modelos físico-dinámicos centrados en dinosaurios bípedos no avianos han propuesto en muchos casos que las capacidades de carrera de estos animales sufrirían cambios importantes en función del tamaño, especialmente cuando los tamaños son importantes (Coombs, 1978), en concreto en el rango de tamaños entre los 100-1000 Kg (Hutchinson, 2004b). Estos trabajos concluyen que cuando estos dinosaurios alcanzaban pesos corporales superiores a 1 tonelada, la capacidad de carrera descende de forma importante debido a la exigencia muscular que implicaría soportar las fuerzas y esfuerzos que habría implicados a elevadas velocidades (Hutchinson, 2004b). Los animales con grandes masas corporales no son capaces de alcanzar tasas de aceleración tan elevadas como aquellos con tamaños y masas inferiores, debido a la descompensación que existe entre el aumento de la masa corporal y el rendimiento muscular. A este respecto, cabe mencionar que esta descompensación de masa-rendimiento muscular se debe a que la masa aumenta en relación al volumen ( $f^3$ ), mientras que el rendimiento y potencia muscular es dependiente de la sección muscular ( $f^2$ ), de ahí que, con el aumento de masa corporal, el rendimiento muscular relativo descienda. Por tanto, esta descompensación hace que, en animales de gran tamaño, pueda ocurrir que la energía metabólica disponible descienda rápidamente y se agote antes de alcanzar las velocidades máximas teóricas obtenidas de un modelo biodinámico (Hirt et al., 2017). La Tabla 6.3A muestra varias velocidades máximas teóricas obtenidas del análisis de modelos físico-dinámicos y velocidades máximas calculadas a

partir de rastros fósiles de dinosaurios corriendo. Estas últimas fueron recalculadas en el estudio usando la Ecuación 1 y la ecuación de Alexander, 1976, y tomando la relación *altura acetabular (h) / Longitud de huella=4*, con la intención de evitar disparidades en los valores de velocidad relativos al uso de diferentes ecuaciones y de diferentes estimaciones de la altura acetabular (h). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 6.3B y en la Figura 6.7.

**A**

<i>Fuente</i>	<i>Taxón</i>	<i>Velocidad máxima (ms<sup>-1</sup>)</i>
Hutchinson, 2004b	<i>Tyrannosaurus rex</i>	<11
	<i>Tyrannosaurus rex</i> (young)	11 to 14
	<i>Coelophysis</i>	9
Sellers y Manning, 2007	<i>Compsognathus</i>	17,8
	<i>Velociraptor</i>	10,8
	<i>Dilophosaurus</i>	10,5
	<i>Allosaurus</i>	9,4
	<i>Tyrannosaurus</i>	8
Hirt et al., 2017	<i>Velociraptor</i>	15,15
	<i>Allosaurus</i>	11,32
	<i>Tyrannosaurus</i>	7,51

**B**

<i>Fuente</i>	<i>Taxón/rastro</i>	<i>v (Ruiz y Torices, 2013)</i>	<i>v (Alexander, 1976)</i>
Kim y Huh, 2010	Trackway B	7,51 – 9,55	9,43
Lapparent y Montenat, 1967	<i>Saltopoides igalensis</i>	8,26 – 10,54	10,38
Thulborn y Wade, 1984	cf. <i>Tyrannosauropus</i>	1,99 – 2,54	2,51
	<i>Skartopus</i>	2,39 – 3,04	3,01
	<i>Wintonopus</i>	4,39 – 5,59	5,52
Farlow, 1981	86--0-82 Media	8,89 – 11,31	11,17
	Q94--Q98 Media	9,45 – 12,03	11,88
	BLV--A3 Media	6,55 – 8,33	8,23
Irby, 1996	C1	7,80 – 9,93	9,8
	C5	3,53 – 4,50	4,44

	D <sub>2</sub>	5,21 – 6,64	6,56
	H <sub>9</sub>	4,65 – 5,92	5,85
Day et al., 2004	T <sub>I3</sub>	3,26 – 4,16	4,11
Lockley et al., 2021	T <sub>7</sub>	8,99 – 11,44	11,3
	T <sub>8</sub>	6,15 – 7,82	7,73
	T <sub>9</sub> *	12,05 – 15,33	15,14
	T <sub>I8</sub>	10,89 – 13,86	13,69
Rastros La Torre	LT6A-14	6,5 – 10,3	8,2 – 9,0
	LT6B-01	8,8 – 12,4	10,5 – 11,6

Tabla 6.3. A) Velocidades máximas teóricas calculadas en diversos trabajos de enfoque físico-dinámico. B) Velocidades calculadas de diferentes rastros. La Ecuación 1 se usó para recalcular todas las velocidades con los datos aportados por cada publicación, utilizando en todos los casos la relación  $h=4LI$ , siendo LI la Longitud de Icnita. En el caso de rastros con gran variación de las longitudes de zancada, la Ecuación 1 se utilizó sobre la mayor longitud de zancada y tomando la Longitud de Icnita media. \* El rastro sólo consta de dos icnitas.

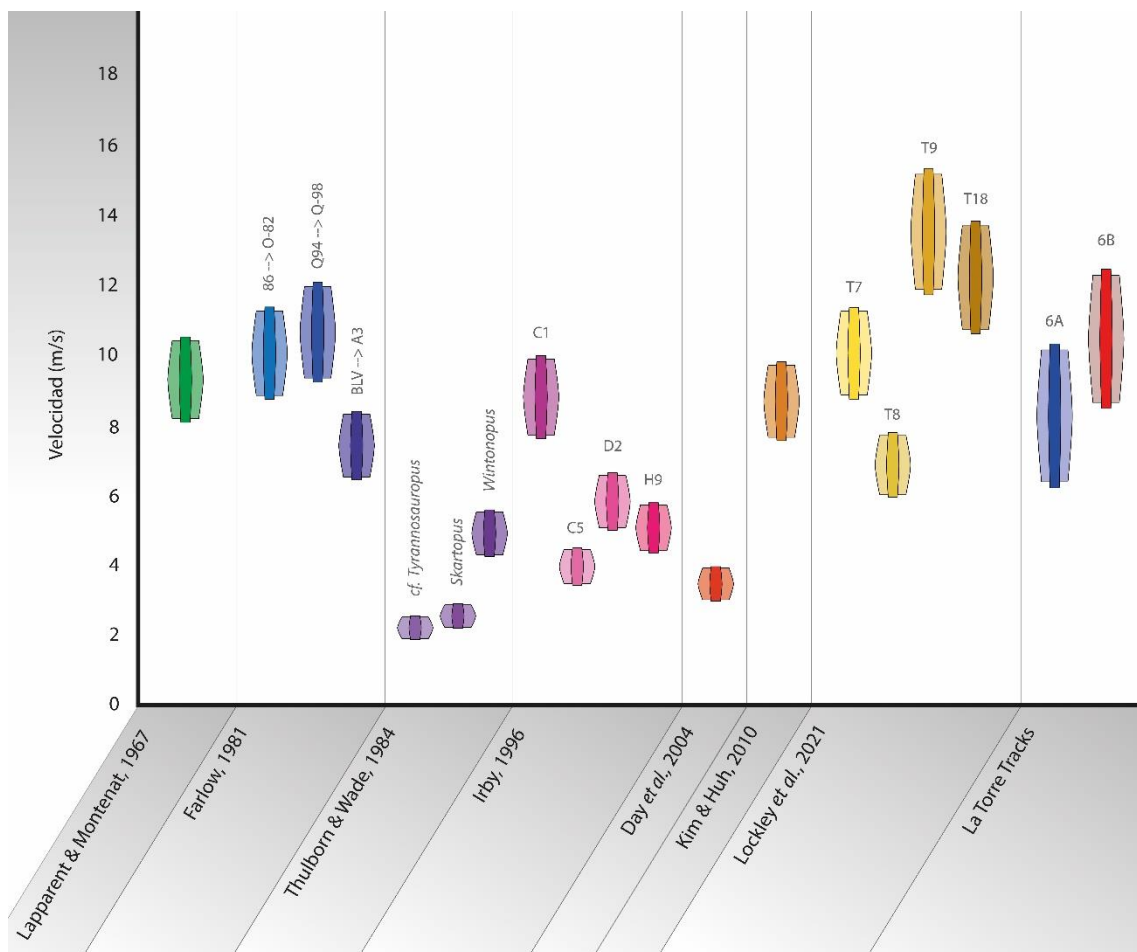


Figura 6.7. Comparación gráfica de las mayores velocidades calculadas a partir de rastros fósiles de dinosaurios, incluyendo los rastros LT6A-14 (6A en la figura) y LT6B-01 (6B en la figura).

Los tamaños de icnita de los rastros LT6A-14 y LT6B-01 se encuentran en el rango de los teóricos “buenos corredores” dentro de los dinosaurios bípedos, rangos propuestos tanto por los datos icnológicos como por los modelos biodinámicos. Los datos icnológicos publicados hasta la fecha sugieren que los rastros a partir de los cuales se han obtenido valores de velocidad más elevados están formados por icnitas con longitudes entre los 29 y 39 cm (Farlow, 2018; Lockley et al., 2021). Estos valores coinciden con las estimaciones teóricas realizadas en estudios a partir de modelos biodinámicos, los cuales proponen que los dinosaurios bípedos no avianos entre los 100-1000 Kg eran todavía dinosaurios con buenas capacidades de carrera, capaces de alcanzar velocidades máximas elevadas (Hutchinson, 2004b; Hirt et al., 2017; Dececchi et al., 2020). Como algunos autores han propuesto, las capacidades de carrera de dinosaurios en este rango de tamaño podrían estar condicionadas por la gran selección evolutiva a la que estarían expuestos animales con pesos inferiores a los 1000 Kg, por su doble condición de cazadores de presas pequeñas y presas de cazadores de mayor tamaño (Dececchi et al., 2020).

Además de las velocidades máximas obtenidas en los rastros, es importante conocer cómo evolucionan estas velocidades a lo largo del mismo y la capacidad de realizar cambios de dirección mientras estos animales se desplazaban a altas velocidades. A este respecto, el rastro LT6A-14 muestra un ligero y constante incremento de la velocidad a lo largo del rastro, mientras que el rastro LT6B-01 muestra algunas variaciones relativamente bruscas tanto en velocidad como en dirección. Los cambios de velocidad en el registro icnológico son escasos, pero hay algunos buenos ejemplos de la capacidad de estos animales para llevarlos a cabo. Uno de los más claros y excepcionales es el caso publicado por Kim y Huh, 2010, donde se puede observar una clara fase de aceleración, similar a la mostrada por Weems, 2006. Los cambios de velocidad publicados por estos autores muestran que la velocidad cambia rápidamente, con un incremento significativo de la velocidad en un corto intervalo de tiempo que comprendería entre 3 y 4 pasos. De los dos mencionados, el caso publicado por Kim y Huh, 2010 es destacable ya que, previo al brusco incremento de velocidad, el rastro muestra un ligero y constante incremento de la velocidad durante los primeros pasos, similar al observado en LT6A-14. Esto muestra que los dinosaurios bípedos no avianos eran capaces de modificar sus velocidades de desplazamiento de formas diferentes, ya sea mediante pequeños incrementos de la velocidad de forma sostenida o mediante aceleraciones bruscas en un corto intervalo de tiempo, pudiendo combinar ambas estrategias en una misma carrera. En el caso de LT6B-01, se muestra un abrupto

cambio de la velocidad (de un paso al siguiente) que, junto con los cambios bruscos en la dirección del rastro, sugieren un animal maniobrando mientras corre.

Las velocidades calculadas para los rastros del yacimiento de La Torre (LT6A-14 y LT6B-01) se encuentran entre las tres mayores velocidades calculadas a partir de rastros de dinosaurios terópodos no avianos. Además, el rastro LT6B-01 muestra un productor con la capacidad de realizar cambios bruscos tanto de su dirección como de su velocidad mientras corría. La presencia de ambos rastros en un mismo yacimiento parece concordar con un hecho comprobado en otros yacimientos, y es que estos rastros no suelen aparecer aislados, sino que en un mismo yacimiento aparecen 2 o más rastros de dinosaurios corriendo. Esto indica que es probable que en estos yacimientos haya quedado constancia de unas particulares condiciones ecológicas que fueran propicias o provocaran la carrera de más de un dinosaurio terópodo.

#### 6.6. *Conclusiones parciales del capítulo*

Una de las cuestiones que más interés suscita entre la comunidad paleontológica y el público general es la capacidad y modo de movimiento de los dinosaurios no avianos, en especial, de los terópodos. La combinación de información proporcionada tanto por estudios biomecánicos basados en sus restos esqueléticos, como por el registro icnológico aportan importante información sobre las capacidades locomotoras de estos animales. En concreto, la información aportada por el registro icnológico adquiere especial importancia por su capacidad de testar algunos de los resultados obtenidos por los estudios teóricos biodinámicos.

El análisis del registro icnológico es capaz de aportar información sobre el modo de locomoción y velocidad que podían alcanzar los dinosaurios no avianos, gracias al concepto de similitud dinámica aplicado por Alexander, 1976 para el estudio de icnitas. Los cálculos de velocidades se han realizado durante años a partir de esta propuesta, aportando multitud de resultados en rastros de dinosaurios de un gran rango de edades geológicas y posiciones geográficas. De estos datos se puede observar que más de un 95% de los datos de velocidad obtenidos corresponden con animales desplazándose a baja velocidad, a un paso lento y energéticamente sostenible. Sin embargo, algunos rastros muestran velocidades de producción más elevadas, que podrían corresponder con desplazamientos de trote o carrera. La gran descompensación que existe entre la cantidad de rastros lentos y rápidos puede estar condicionada por varios factores:

- El desplazamiento rápido es una actividad energéticamente exigente que se realiza en momentos muy puntuales y no excesivamente extendidos en el tiempo.

- Para la formación de huellas, y su preservación hasta la actualidad como icnitas, se requiere de un productor que interactúe con un sedimento poco consolidado, con un contenido de agua elevado y de comportamiento relativamente plástico que permita la impresión total o parcial del autopodio. Este tipo de ambientes pueden no ser los más favorables para llevar a cabo una actividad anatómicamente tan exigente como es la carrera, y en caso de llevarse a cabo quizá no permitiera la aplicación de todo el potencial biodinámico del animal.
- Las mayores velocidades se obtienen de las longitudes de zancada más elevadas, esto hace que la posibilidad de encontrar rastros de carrera suficientemente largos como para calcular las velocidades durante sucesivos pasos del animal requiera de superficies icnológicas de gran extensión en las que hayan podido conservarse varias huellas de un rastro de carrera.
- Como en la mayoría de estudios que requieren de la observación humana, el sesgo inherente es inevitable, en especial en zonas con gran densidad de icnitas.

Las mayores velocidades de carrera obtenidas a partir del registro icnológico se encuentran en un rango entre 8-15 m/s, y han sido calculadas en rastros formados por icnitas entre 29-39 cm de longitud y asociados con productores bípedos. Esta información concuerda con algunas estimaciones biomecánicas realizadas, que sitúan a los dinosaurios bípedos no avianos de entre 100-1000 kg como corredores eficientes capaces de alcanzar elevadas velocidades. Según estos estudios, la eficacia de carrera en este tipo de animales decaería notablemente a partir de la tonelada de peso, por las descompensaciones que surgirían en cuanto a la efectividad muscular. Además de las velocidades absolutas de desplazamiento, se ha comprobado gracias al registro icnológico que los dinosaurios terópodos no avianos eran capaces de modificar su velocidad de dos formas diferentes: modificando su velocidad de forma paulatina o mediante cambios bruscos, en cuestión de unos pocos pasos; pudiendo, además, combinar varias estrategias a lo largo de un mismo rastro. Estos cambios de velocidad podían ser también combinados con cambios de dirección, como muestra el rastro analizado de LT6B-01, lo que sugiere que, al menos algunos de ellos, eran depredadores ágiles y rápidos. La doble condición de estos depredadores entre los 100-1000 kg, como depredadores de presas más pequeñas y presas de depredadores más grandes puede haber forzado una selección hacia capacidades de carrera más efectivas.

Las velocidades calculadas en los rastros del yacimiento de La Torre (LT6A-14 y LT6B-01) se encuentran entre las tres mayores velocidades calculadas a partir de rastros de dinosaurios terópodos no avianos.

La elaboración de este capítulo se basa en el artículo:

Navarro-Lorbés, P., Ruiz, J., Díaz-Martínez, I., Isasmendi, E., Sáez-Benito, P., Viera, L.I., Pereda-Suberbiola, X., Torices, A., 2021. Fast-running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Scientific Reports* 11, 23095.

En él se analizan los rastros LT6A-14 y LT6B-01, los cuales están formados por icnitas con elevadas distancias de paso y zancada, lo cual permitió calcular algunas de las velocidades más altas registradas en icnitas de dinosaurios. En esta publicación se incluyen los análisis realizados para estos cálculos así como la comparación con otros rastros de icnitas de carrera publicados hasta la fecha. Los datos icnológicos obtenidos tanto de los yacimientos de La Torre, como los de la bibliografía se comparan con los resultados obtenidos en diversas publicaciones, que se basan fundamentalmente en modelos biodinámicos basados en restos óseos de dinosaurios no avianos. Esta comparación permitió sacar conclusiones interesantes sobre qué tipo de dinosaurios podían alcanzar mayores velocidades, y a qué se debe la escasez de ejemplos de este tipo de rastros.





# CAPÍTULO 7.

## CAPACIDAD DE NATACIÓN EN DINOSAURIOS NO AVIANOS

### 7.1. Introducción

A la hora de tratar un tema como el de los comportamientos poco habituales en dinosaurios no avianos, el concepto de natación adquiere inmediatamente una especial relevancia. Esto se debe en gran medida a que en general los dinosaurios no avianos, al igual que muchos otros grupos de saurópsidos, son básicamente animales continentales que, a pesar de encontrarse adaptados a diversos ambientes, muestran una morfología que los obligaría a una locomoción terrestre (Benton, 2004). Durante el Mesozoico, los dinosaurios se convirtieron en uno de los grupos de vertebrados con más éxito de su tiempo, expandiéndose por todos los continentes y latitudes gracias a su adaptabilidad a una gran variedad de nichos ecológicos (ver Benton, 2014). En su radiación inicial durante el Triásico, las primeras especies identificadas muestran animales depredadores ágiles o, al menos, con evidencias de poseer una mayor agilidad que sus coetáneos competidores (Benton, 2014; Weishampel et al., 2004). Especies como *Eoraptor* (Serenio et al., 2012), *Herrerasaurus* (Novas, 1994) o *Nyasasaurus* (Nesbitt et al., 2013) se han descrito en materiales triásicos y se encuentran en la base de la radiación de Dinosauria, ya sea como dinosauriformes o propiamente como dinosaurios basales, un aspecto que sigue siendo debatido (ver Brusatte et al., 2010). Muestran que la radiación de los dinosaurios empezó en forma de organismos depredadores de pequeño y mediano tamaño, y su éxito llevó a una de las radiaciones evolutivas más importantes dentro de los vertebrados (Brusatte et al., 2010). A lo largo del Triásico, no sólo los dinosaurios se encontraban habitando estos ecosistemas continentales, y es que multitud de grupos de vertebrados se originan a partir de la dramática extinción del Pérmico-Triásico (Sahney and Benton, 2008; Benton, 2014). Aunque algunos de estos grupos se encontraban adaptados a ambientes acuáticos, muchos otros presentan una clara afinidad por ambientes continentales terrestres, como muestran la gran cantidad de icnitas y rastros hallados en materiales de edades comprendidas entre el límite Pérmico-Triásico hasta el final del Cretácico (Lucas y Hunt, 2006; Klein y Lucas, 2010; Falkingham et al., 2016). Sin embargo, esta afinidad por un modo de vida terrestre no significa que muchos de estos animales fueran incapaces de nadar. Thomson y Droser, (2015) publicaron una recopilación de más de 100 yacimientos con icnitas de vertebrados que albergan evidencias de natación, y que parece que fue un comportamiento relativamente frecuente en el Triásico en muchos de estos grupos (Thomson y Lovelace, 2014; Thomson y Droser, 2015). Evidencias de natación triásicas también han sido publicadas en los últimos años en la Península Ibérica (Navarro y Moratalla, 2018), lo que demuestra que no se trata de un comportamiento inusual.

El registro paleoicnológico de dinosaurios no avianos se encuentra repartido por todos los continentes, y su riqueza ha permitido inferir aspectos muy importantes relativos a su biodinámica y etología (e.g. Whyte y Romano, 2001; Lockley et al., 2018; Navarro-Lorbés et al., 2021a). Cuando se trata de investigar aspectos relativos a la etología de estos animales, tan importante es el concepto de “qué hacía el animal” como el de “dónde estaba”, ya que seguramente son aspectos muy íntimamente relacionados. Con respecto a dónde se encontraban, hay que destacar que la formación de huellas y su preservación como icnitas

muestra un claro sesgo ambiental, predominando los ambientes lacustres, palustres, fluviales, pantanosos, etc. En resumen, áreas muy vinculadas a la presencia de masas de agua. Por lo tanto, no es descabellado pensar que, como ocurre con los tetrápodos terrestres actuales, muchos dinosaurios no avianos eran capaces de nadar de forma más o menos eficiente. Esto les permitiría habitar en zonas cercanas a estas masas de agua, incluso favoreciendo así la selección de caracteres que les permitieran atravesar o relacionarse con esta parte de sus ecosistemas.

Sin embargo, la adaptación de los dinosaurios no avianos a los ecosistemas acuáticos ha sido motivo de debate en los últimos años. Algunos descubrimientos sugieren que, al menos un grupo de dinosaurios terópodos, los Espinosáuridos, podrían haber tenido una estrecha relación con los medios acuáticos tanto por sus características anatómicas (Charig y Milner, 1997; Ibrahim et al., 2014, 2020; Gimsa et al., 2016; Henderson, 2018; Arden et al., 2019; Gimsa y Gimsa, 2021; Beevor et al., 2021; Fabbri et al., 2022; Sereno et al., 2022; Myhrvold et al., 2022) como por las reconstrucciones de su dieta realizadas mediante estudios isotópicos (Amiot et al., 2010; Goedert et al., 2016; Trapman, 2018; Henderson, 2018; Hassler et al., 2018; Gimsa and Gimsa, 2021). Pero, aunque los Espinosáuridos tuvieran una mayor afinidad con los medios acuáticos, qué relación poseían otros dinosaurios con estos ambientes queda todavía sin resolver.

Con respecto a la relación que estos animales poseían con su entorno, la icnología puede aportar información importante ya que son precisamente producto de esta interacción (e.g. Falkingham, 2014; Melchor, 2015). Cabe destacar que existe una limitación importante en relación a la natación, y es que este tipo de comportamiento puede no dejar evidencias icnológicas. Si la natación sólo implica una relación del animal con la masa de agua, con el cuerpo completamente sustentado por flotación (Thomson y Lovelace, 2014) y no existe ningún tipo de contacto de este con el sustrato subacuático, la evidencia icnológica será potencialmente inexistente. Sin embargo, cuando en icnología de vertebrados se habla de “rastros de natación” o “evidencias de natación” se refiere a que el animal productor contactó el sustrato subacuático con su cuerpo en una flotación, al menos, parcial (Lockley et al., 2010; Lee et al., 2019). Por tanto, aunque exista una importante limitación de registro, la icnología puede contribuir a responder algunas de las cuestiones mencionadas anteriormente.

En dinosaurios no avianos, las evidencias de natación icnológicas han sido identificadas desde el Jurásico Inferior (Milner et al., 2006) tanto en saurisquios (e.g. Whyte y Romano, 2001; Ezquerro et al., 2007; Farlow et al., 2019a) como en ornitisquios (e.g. Fujita et al., 2012; Romilio et al., 2013; Rigueti et al., 2021). La identificación de este tipo de evidencias es a veces complicada, ya que uno de los rasgos característicos de las icnitas relacionadas con natación es su heterogeneidad y muchas veces la ausencia de rastros claramente identificables debido a la propia naturaleza de su producción (Milner y Lockley, 2016). Y es que la cantidad de factores, relativos tanto al ambiente como al productor, que intervienen en la generación de los rastros de natación (p. ej. altura de la columna de agua, salinidad del agua, fuerza de flotación,

irregularidades del sustrato subacuático, corrientes de agua, movimientos del productor dentro de la columna de agua, gravedad o fuerza de reacción) hacen que sea un registro icnológico complejo. Esto puede llevar a icnitas dentro de un mismo rastro con morfologías claramente diferentes, rastros que desaparecen bruscamente o icnitas que reflejan muy pobremente la morfología del autopodio (Bennett et al., 2014; Milner y Lockley, 2016). Afortunadamente, el registro icnológico es lo suficientemente abundante como para presentar diversos ejemplos de este tipo de rastros, pudiéndose observar algunos patrones interesantes (ver Milner y Lockley, 2016; Farlow et al., 2018 y referencias incluidas).

La importancia en términos icnológicos de la Cuenca de Cameros, especialmente en cronologías desde el Jurásico Superior hasta el final del Cretácico Inferior, ha ido creciendo desde las primeras publicaciones realizadas en los años 70 del siglo XX. Esto la ha llevado a convertirse en un área excepcional para el estudio de icnitas y rastros de dinosaurios (Pérez-Lorente, 2015). A pesar de la cantidad de yacimientos e icnitas, con alrededor de 170 yacimientos en La Rioja (Pérez-Lorente, 2015), 180 en Soria (Hernández-Medrano et al., 2005) y más de 20 en Burgos (Torcida et al., 2001; Torcida Fernández-Baldor et al., 2012, 2021), solamente dos ejemplos de evidencias de natación habían sido identificados hasta el año 2020. Ambos ejemplos se encuentran en materiales del Grupo Enciso (Barremiense superior-Aptiense inferior): *Ícnitas-4* (Pienkowski y Gierlinski, 1987; Casanovas et al., 1993; Pérez-Lorente, 2015) y *La Virgen del Campo-4* (Ezquerria et al., 2007; Ezquerria et al., 2010; Pérez-Lorente, 2015). Esta escasez de yacimientos con evidencias de natación en dinosaurios no sólo es relevante en el Grupo Enciso, sino en toda la Cuenca de Cameros y en el registro paleoicnológico de la Península Ibérica. A estos dos yacimientos mencionados, se añadió en 2020 un nuevo ejemplo, ya que las fuertes lluvias produjeron una caída de bloques cerca de la localidad de Laguna de Cameros, dejando expuesta una superficie icnológica (yacimiento de Laguna) (Fig. 7.1.). A diferencia de los dos yacimientos mencionados anteriormente, este nuevo ejemplo se encuentra en materiales del Grupo Urbión (Valanginiense-Aptiense). El descubrimiento es importante tanto por ser un nuevo ejemplo de icnitas de natación, como por encontrarse en materiales del Grupo Urbión. En este grupo litoestratigráfico se han encontrado alrededor de 20 yacimientos, número que contrasta cuando lo comparamos con otros Grupos como Oncala o Enciso, que combinados superan los 200 yacimientos (Díaz-Martínez et al., 2015b). La superficie del yacimiento de Laguna se encuentra en la base de un estrato areniscoso y expone 27 contramoldes con longitudes comprendidas entre los 8,5 y los 29,2 cm, que presentan algunas características que las relacionan con un comportamiento de natación o pseudo-natación.

Los objetivos que se plantearon en los trabajos y estudios realizados en este yacimiento presentaron dos vertientes diferenciadas:

- Por un lado, realizar el estudio y descripción de este nuevo registro icnológico de cara a compararlo con otros ejemplos de rastros de natación publicados hasta la fecha. Esto permitió identificar algunas características propias de este excepcional tipo de icnitas e

identificar algunos patrones que pueden ser comunes al resto de evidencias de natación de dinosaurios no avianos.

- Por otro lado, la localización y situación del yacimiento (Fig. 7.1) hizo imperativa la digitalización del yacimiento de cara a su preservación, siguiendo con la labor realizada en los últimos años en otros yacimientos de La Rioja.



Figura 7.1. Vista general del yacimiento de Laguna. Los contramoldes pueden observarse en la base del estrato.

### 7.2. Contexto geológico local del yacimiento de Laguna

El yacimiento de Laguna se ubica en la provincia de La Rioja, cercano a núcleo rural de Laguna de Cameros (Fig. 7.2), en la parte más septentrional de la Rioja Media, en la Comarca del Camero Viejo. Se encuentra en el valle del Leza, en su ribera sur y no muy lejos del cauce del propio río. En esta zona del valle, y especialmente en esta ribera sur, el cauce se encuentra delimitado por laderas de elevada pendiente, que llegan a ser verticales en determinados escarpes de la zona. En uno de estos escarpes, aflorando en la base de una capa areniscosa se encuentra el yacimiento de Laguna (Fig. 7.1).

Geológicamente, se encuentra en materiales de la Cuenca de Cameros, en concreto en su sector noreste y aflorando en materiales del Grupo Urbión (Fig. 7.2). En concreto, el yacimiento se ubica en la parte alta de este grupo litológico, en concreto en los niveles denominados como Grupo Urbión D (Mas et al., 1993) y que se depositó durante el ciclo DS7 (Barremiense superior-Aptiense inferior) (Mas et al., 2004). Estos materiales son básicamente limolitas con

intercalaciones de areniscas, y se interpretan como un sistema fluvial con predominancia de llanuras aluviales y canales meandriformes (Salinas y Mas, 1990). Durante este ciclo DS7, los materiales del grupo Urbión son lateralmente equivalentes a los materiales del Grupo Enciso que, a diferencia del carácter siliciclástico y fluvial del Grupo Urbión, son interpretados como un ambiente sedimentario con materiales siliciclásticos en un contexto lacustre-palustre (Mas et al., 1993, 2002, 2011).

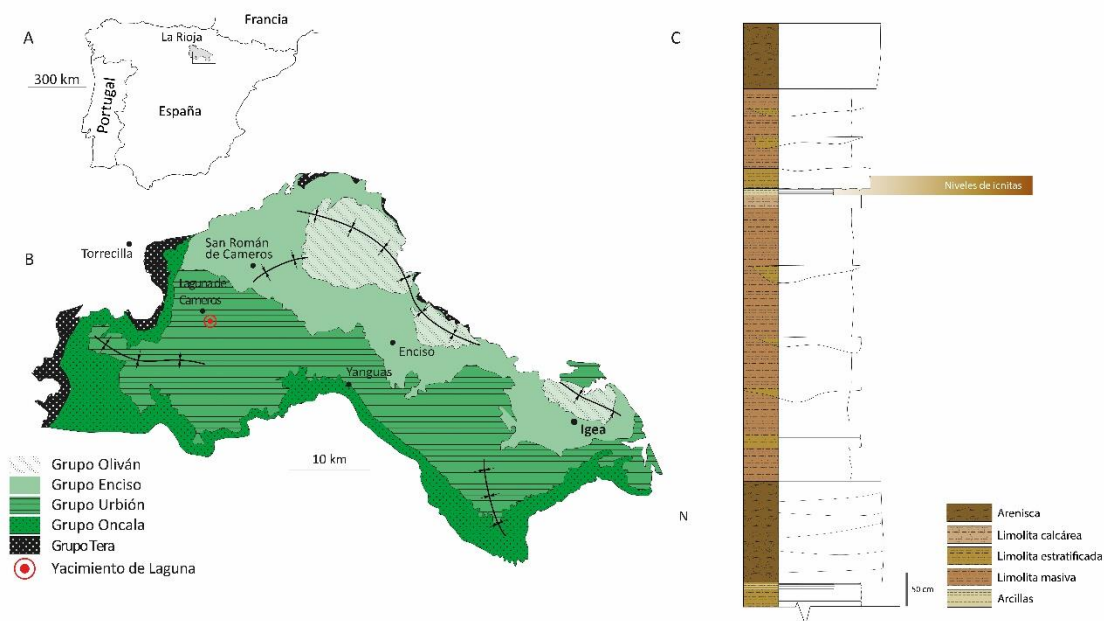


Figura 7.2. Situación geográfica y geológica del yacimiento de Laguna. A) Localización de La Rioja en la península Ibérica. B) Mapa geológico general del sector oriental de la Cuenca de Cameros, con la diferenciación de los principales grupos litoestratigráficos. C) Columna estratigráfica local del área de estudio con la situación del nivel en el que se encuentran los contramoldes y el nivel donde presumiblemente se formaron las huellas originales, indicados ambos como “Nivel de icnitas”. (Modificado de Doublet et al., 2003, Suárez-González et al., 2013 e Isasmendi et al., 2020).

La serie local está compuesta por un conjunto de niveles detríticos siliciclásticos dominado por limolitas y areniscas (Fig. 7.2). En especial los niveles areniscosos muestran cambios de potencia laterales y poseen en muchos casos bases de estrato lenticulares. Esta serie a nivel local encaja con la interpretación general del Grupo Urbión como un sistema fluvial con llanuras aluviales y predominancia de canales meandriformes (Salinas y Mas, 1990). Los contramoldes del yacimiento de Laguna se encuentran en uno de estos estratos de arenisca, de unos 30 cm de potencia y que presenta una base de estrato relativamente tabular y un techo de estrato más sinuoso. Aunque lateralmente presenta cambios de potencia significativos, al menos localmente es un estrato con continuidad que no se pierde lateralmente. Las icnitas se presentan como contramoldes y poseen evidencias de haberse rellenado en un proceso lento,

indicado esto por las laminaciones paralelas que aparecen en algunas de ellas (Fig. 7.3B). El estrato inferior, donde fueron impresas las huellas originalmente, es un nivel de unos 10 cm de potencia formado por limolitas laminadas de color gris oscuro (Fig. 7.3A). Este nivel presenta su máxima potencia restringida a la zona donde aparecen los contramoldes, modificando drásticamente su potencia hacia los laterales y convirtiéndose prácticamente en un límite entre los estratos superior e inferior. La configuración y características de la serie litológica en esta zona apuntan a que este nivel se trata de un canal abandonado en la dinámica y evolución fluvial, que sería rellenado por un lento proceso de sedimentación.

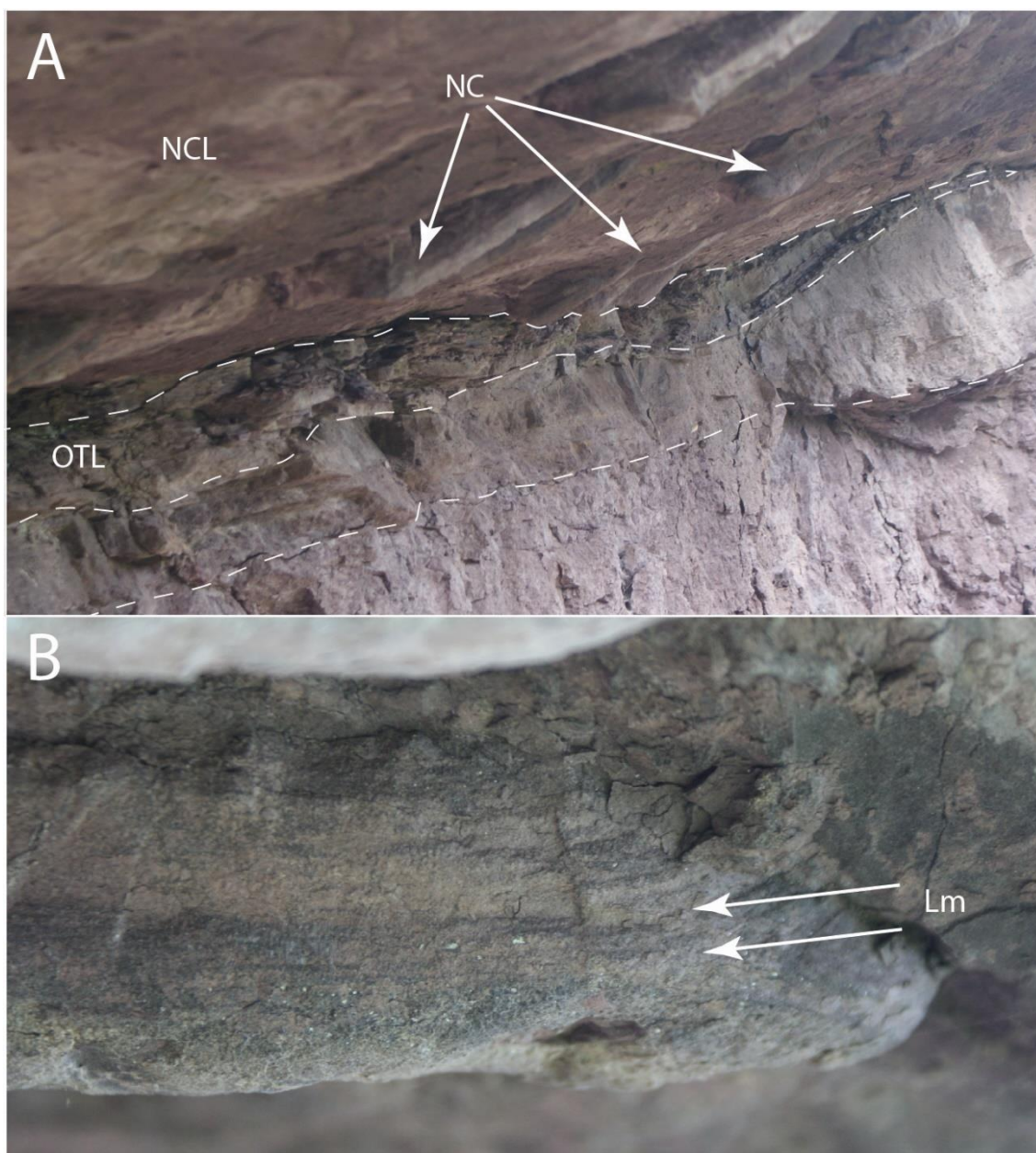


Figura 7.3. Fotografías de A) Detalle del nivel donde se encuentran los contramoldes (NCL) con flechas blancas indicando la posición de algunos de ellos (NC) y mostrando el abrupto cambio de potencia del nivel en el que presumiblemente se formaron las huellas originales (OTL). B) Detalle de las laminaciones (Lm) presentes en algunos de los contramoldes.



### 7.3. Conservación del yacimiento de Laguna

La ubicación y características litológicas del yacimiento hacen que se encuentre en una situación complicada de cara a realizar labores de conservación físicas, dificultando su preservación *in situ*. Se encuentra en la ribera del río Leza, en una zona en la que los escarpes llegan casi a los 90°, aflorando en uno de ellos en la base de un estrato (Fig. 7.1). Todo esto hace que su deterioro no sea sólo producido por la erosión natural provocada por efectos climáticos, sino que la caída de rocas y desprendimientos, que precisamente permitieron su descubrimiento, pueden llevar a su deterioro e incluso destrucción (ver García-Ortiz et al., 2014).

Los avances realizados en técnicas de fotogrametría y escaneado, y su implementación en paleontología (y en concreto en paleoicnología), han proporcionado un medio apropiado para la preservación del patrimonio paleontológico y la información que contiene. Este método no sólo permite la preservación de la información, sino que posibilita compartirla con museos e investigadores de otras partes del mundo (Cayla et al., 2014; Díaz-Martínez et al., 2018; Herraiz et al., 2019; Torices et al., 2020). Este hecho ha convertido al modelado 3D de recursos icnológicos en una herramienta muy importante a la hora de estudiar icnitas y rastros fósiles (Falkingham et al., 2018), ya que expande los métodos clásicos de publicación y registro (tradicionalmente basados en soportes en dos dimensiones) a un enfoque tridimensional. Esto es de gran importancia ya que cualquier icnita o rastro posee una superficie topográfica tridimensional (Falkingham et al., 2018) y muchas veces una estructura interna en tres dimensiones debido a que son producto de una compleja interacción sedimento-autopodio (Falkingham y Gatesy, 2014).

El patrimonio paleoicnológico de La Rioja, debido a la gran cantidad de yacimientos de icnitas presentes en el territorio y, especialmente, debido a la situación en la que se encuentran normalmente (expuestos a los efectos climáticos y de evolución del paisaje), presenta problemáticas a la hora de llevar a cabo su conservación física. Este hecho llevó a la iniciativa de registrar digitalmente estos yacimientos al tiempo que son estudiados, de forma que sean accesibles tanto al público general como a los investigadores vía repositorios abiertos. A este respecto, el Laboratorio para la Documentación Geométrica del Patrimonio de la Universidad del País Vasco y la Cátedra de Paleontología de la Universidad de La Rioja han colaborado en los últimos años para generar un catálogo digital de yacimientos de icnitas de La Rioja, con modelos tridimensionales disponibles en el repositorio ADDI de la Universidad del País Vasco (<https://addi.ehu.es/>) y geolocalizados gracias a la Infraestructura de Datos Espaciales (IDE) del Gobierno de La Rioja (<https://www.iderioja.larioja.org/>) (Torices et al., 2020).

#### 7.4. Descripción de las icnitas

Las icnitas del yacimiento de Laguna se encuentran preservadas en forma de hiporrelieve convexo en un estrato decimétrico de arenisca de grano fino. Aunque actualmente se encuentran conservadas en este estrato en forma de contramoldes, la presencia de un estrato infrayacente de limolita margosa de unos 10 cm de potencia hace presuponer que es este último dónde se encontraba la superficie sobre la que dejó impresas sus huellas el productor, denominada en inglés Tracking Surface (sensu Fornós et al., 2002). Algunos de los contramoldes preservados muestran estriaciones de grosor milimétrico que se desarrollan a lo largo de algunos de ellos, en lo que en este tipo de huellas se suelen denominar como marcas de arrastre de escamas o scale scratch marks (sensu Milner et al., 2006). Se trata de estriaciones paralelas de grosor milimétrico que suelen encontrarse en las denominadas como huellas reales o verdaderas (o en sus contramoldes) e indican el sentido del movimiento realizado tanto por los dígitos como por el pie en su interacción con el sedimento. Por tanto, se trata de impresiones producidas por la combinación de la morfología del pie y el movimiento cuando tanto los dedos, escamas, garras y otras irregularidades presentes en el autopodio dejan evidencias de su movimiento en forma de estriaciones longitudinales de diferente grosor y tamaño, en función de qué parte del pie del animal la produjo. La presencia de estas marcas, unido a la uniformidad litológica de todos los contramoldes y a la presencia de laminaciones longitudinales en la parte inferior de los contramoldes, permiten interpretarlos como producidos por la acumulación de sedimentos en las huellas reales, a día de hoy desaparecidas por erosión. En total, se han reconocido 27 contramoldes con morfologías variadas (Fig. 7.4), y aunque algunas de las huellas presentan características y tamaños similares, no han podido identificarse rastros claros en el yacimiento. Además de las diferentes morfologías presentes, que se describirán a continuación, la dificultad para identificar rastros radica en que la orientación de las huellas es oblicua (30°) a la longitud mayor del yacimiento (Fig. 7.4C), lo cual dificulta la posible presencia de rastros de más de dos icnitas.

##### 7.4.1. Morfología de las icnitas

De acuerdo con sus características morfológicas, las icnitas del yacimiento de Laguna se han dividido en 6 morfotipos. De forma aclaratoria, las descripciones morfológicas que se harán a continuación se hacen sobre el negativo de los contramoldes, es decir, sobre la morfología que tendría la huella real que posteriormente se rellenó de sedimento. Por ello, hay que tener en cuenta que lo que en la descripción se trata como elevación, en el contramolde supone una depresión y viceversa. Los morfotipos y sus descripciones son:

- Morfotipo 1 (L-12, L-13, L-17, L-18, L-19, L-25) (Fig. 7.5A): Presentan una longitud de entre 25 y 30 cm y una anchura de aproximadamente 15 cm. Su morfología es la de impresiones paralelas de dos o tres dígitos, con marcas de arrastre de escamas o “scale scratch marks” (sensu Milner et al., 2006), evidencias de marcas de garras en su parte distal, con elevaciones de sedimento localizadas en la parte proximal de las huellas. Los

mejor preservados dentro de este morfotipo son las icnitas L-12 y L-13, las cuales se encuentran ubicados en la parte central del yacimiento. Reconstruyendo el perfil original de las huellas reales, presentan una parte proximal muy inclinada, con una zona relativamente plana a partir de la cual el perfil asciende en pendiente suave hacia la zona distal. En general, este perfil de profundidad muestra que las huellas eran más profundas en su zona proximal que en la distal.

- Morfotipo 2 (L-10, L-6) (Fig. 7.5B): Las icnitas clasificadas en este morfotipo muestran una configuración más o menos típica de una icnita tridáctila terópoda. Son mesaxónicas con tres impresiones digitales que convergen en un “talón”, reconociéndose una impresión plantar o semiplantar. Difieren de una icnita terópoda tradicional en que las impresiones digitales aparecen elongadas más allá de las dimensiones autopodiales conocidas para estos animales, en especial la impresión del dedo III, presentando en su parte proximal una elevación al igual que en el Morfotipo 1. El perfil de profundidad es también similar al del Morfotipo 1, con una parte proximal inclinada, una parte distal con una pendiente mucho más tendida y siendo más profundas en el área proximal (Fig. 7.5B, Tabla 1).
- Morfotipo 3 (L-2, L-3, L-4, L-8, L-9, L-11) (Fig. 7.5C): Se incluyen icnitas con una impresión distal elongada del dedo III (o marca de garra) e impresiones de los dedos II y IV reducidas, en ocasiones mostrando simplemente una morfología oval o subcircular. Su perfil de profundidad presenta una pendiente suave que parte de la zona distal, descendiendo hasta su punto de máxima profundidad, ubicado en la zona proximal, y que asciende con una gran pendiente hasta el límite proximal. La elevación de sedimento presente en los dos anteriores morfotipos también lo está en este, aunque con un menor desarrollo (Fig. 7.5C, Tabla 7.1).
- Morfotipo 4 (L-20, L-21) (Fig. 7.5D): Icnitas con longitudes y anchuras similares, incluso siendo en algunos casos más anchas que largas. Muestran la impresión de tres dígitos, con la impresión del dedo III más larga que las de los dedos II y IV, pero todas ellas mostrando anchuras (con respecto a la longitud) bastante elevadas, dando lugar a unas impresiones digitales relativamente gruesas. En su parte distal estas impresiones presentan terminaciones redondeadas y una ligera mesaxonía. El límite proximal es abrupto, con las tres impresiones digitales acabando en una misma línea y, al menos en la icnita mejor conservada (L-20), una elevación de sedimento tras el límite proximal.

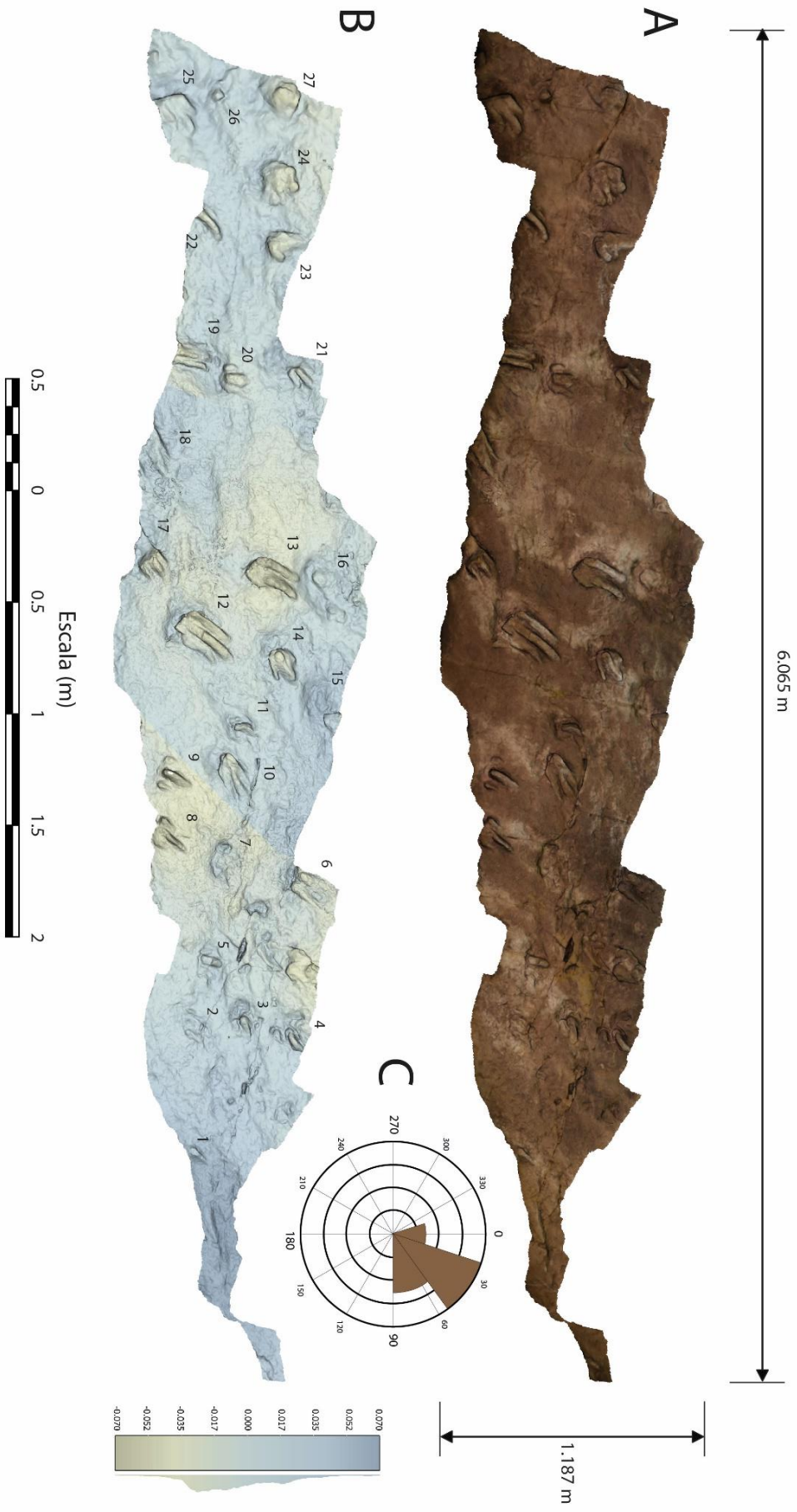


Figura 7.4. Detalle del yacimiento de Laguna. A) Proyección ortográfica y normales. B) Proyección hipsométrica y normales. C) Representación gráfica de la orientación de las icnitas en una rosa de los vientos.

- Morfotipo 5 (L-14, L-24) (Fig. 7.5E): En este morfotipo se clasifican icnitas que muestran un contorno tridáctilo, pero en su interior aparecen una serie de surcos de mayor profundidad que el resto de la impresión. Estos surcos se desarrollan próximo-distalmente dentro del contorno general de la icnita. Presentan un perfil de profundidad con límites distales y proximales bastante inclinados, siendo el límite proximal más abrupto que el distal. Su base es relativamente plana con una ligera pendiente que alcanza su parte más profunda en la zona proximal del surco relacionado con la impresión del dedo III.
- Morfotipo 6 (L-1, L-5, L-22) (Fig. 7.5F): Se trata de impresiones digitales aisladas (probablemente del dedo III) que en algunos casos muestran impresiones muy poco definidas de los dedos II y IV.
- Indefinidas (L-23, L-26, L-27, L-16, L-15, L-7): Algunas de las icnitas que aparecen en el yacimiento no poseen morfologías definidas, pero teniendo en cuenta que la superficie del yacimiento donde no hay icnitas es relativamente plana, la presencia de irregularidades con un contorno subcircular aunque poco definido podrían indicar la presencia de huellas que fueron parcialmente borradas. También cabe la posibilidad de que el sedimento fuera afectado por movimientos de agua generados por el autopodio del animal mientras nadaba, aunque no llegara a contactar con el sustrato (L-16, L-15, L-7).

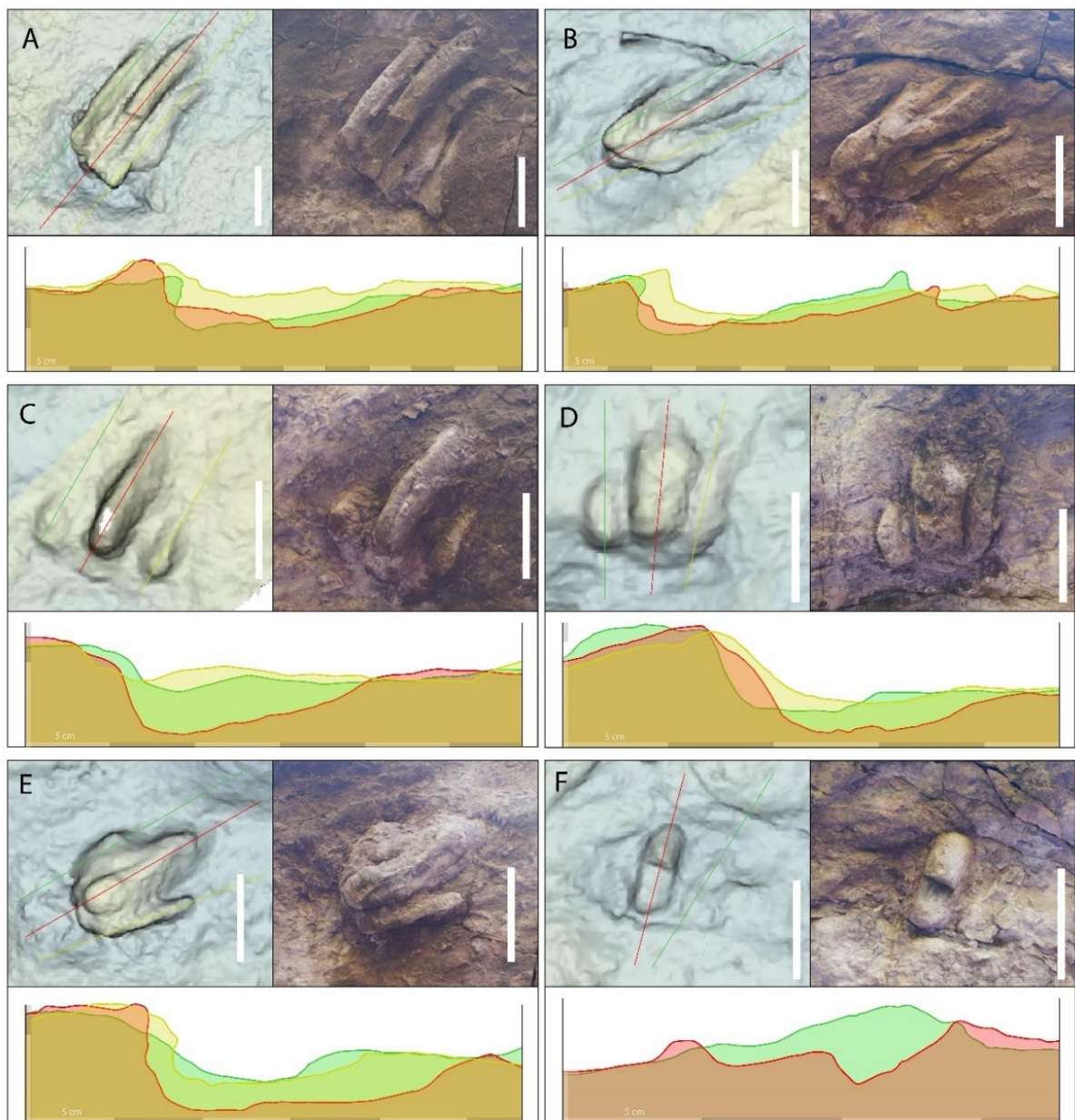


Figura 7.5. Imágenes de las icnitas más representativas de cada Morfotipo: A) Morfotipo 1 (L-12). B) Morfotipo 2 (L-10). C) Morfotipo 3 (L-9). D) Morfotipo 4 (L-20). E) Morfotipo 5 (L-14). F) Morfotipo 6 (L-5). Cada morfotipo se ilustra con tres imágenes: Arriba-izquierda: Capturas de las diferentes icnitas tomadas de la proyección hipsométrica y normales. Escala=10 cm. Arriba-derecha: Fotografías de las icnitas tomadas en el yacimiento. Escala=10 cm. Abajo: Perfiles de profundidad proximal-distal de las impresiones digitales. El perfil de profundidad se representa invertido, con la intención de representar el perfil de profundidad de la huella original. La posición en la que se realizó cada perfil de profundidad se representa con segmentos en las imágenes arriba-derecha.

	<i>max L</i>	<i>max W</i>	<i>O</i>	<i>II L</i>	<i>III L</i>	<i>IV L</i>	<i>II W</i>	<i>III W</i>	<i>IV W</i>	<i>III proxD</i>	<i>III distD</i>	<i>min II- III</i>	<i>max II- III</i>	<i>min III- IV</i>	<i>max III- IV</i>
<i>L-1</i>	8,5		41		8,5			3,6		1,53	0,11				
<i>L-2</i>	15,1	11,2	28	11,7	15,1	4,2	2,6		2	2,96	0,65				
<i>L-3</i>	12,2	4	73		12,2			4		3,09	1,45				
<i>L-4</i>	11,9	14,1?	62	7,2	11,9	2,5?	3,1	4,1	2,5	2,26	0,65	2	2,9	2,3?	2,3?
<i>L-5</i>	10,6	3,7	18		10,6			3,7		2,26	0,65				
<i>L-6</i>	23,4?	12,4	22	17	23,4?		4,7	4,6?		2,26	1,35	1,2	3,4?		
<i>L-7</i>			63												
<i>L-8</i>	17,6	12,3	37	7,1	17,6	7,8	3	3,1	2,9	2,2	1,17	0	1,9	0	1,8
<i>L-9</i>	13,9	14,6	30	6,9	13,9	6,3	2,5	4,8	3,3	2,51	1,07	2,9	2,9	3,2	3,2
<i>L-10</i>	27,1	10	62	??	??	??	??	??	??	2,36	0,44	??	??	??	??
<i>L-11</i>	8,8	9,2	-5	5,2	8,9	3,0?	2,5	3,8	2	1,19	0,68	1,1	1,1	1,2	1,2
<i>L-12</i>	29,2	16,2	37	22,5	29,2	23,6	3,9	4,1	4,5*	4,28	1,64	0	1,8	0	1,5
<i>L-13</i>	25,8	14,1	31	20,6*	25,8		4,5	5,76		4,03	1,16	0	1,5		
<i>L-14</i>	16,5	11,9	60							5,01	2,86				
<i>L-15</i>															
<i>L-16</i>															
<i>L-17</i>			54							3,52	2,98				
<i>L-18</i>															
<i>L-19</i>			4							4,99	2,76				
<i>L-20</i>	13,9	18,2	8	6,73	12	13,9	2,9	6,1	3,6	2,01	1,25	1,2	1,2	0,5	0,5
<i>L-21</i>	14	9,9	52	9,1	12	7,1	2,5	3,3	3,2	3,32	1,74	0,5	0,5	0	1,2
<i>L-22</i>			46							2,65	2,03				
<i>L-23</i>															
<i>L-24</i>			71							5,12	4,58				
<i>L-25</i>			62							1,62	2,06				
<i>L-26</i>			26												
<i>L-27</i>															

Tabla 7.1. Medidas tomadas en el yacimiento de Laguna. max L: Máxima longitud de icnita. max W: Máxima anchura de icnita. O: Orientación. II L: Longitud de la impresión del Dedo II. III L: Longitud de la impresión del Dedo III. IV L: Longitud de la impresión del Dedo IV. II W: Anchura de la impresión del Dedo II. III W: Anchura de la impresión del Dedo III. IV W: Anchura de la impresión del Dedo IV. IIIproxD: Profundidad proximal de la impresión del Dedo III. III distD: Profundidad distal de la impresión del Dedo III. min II-III: Distancia mínima entre las impresiones del dedo II y III. max II-III: Distancia máxima entre las impresiones del dedo II y III. min III-IV: Distancia mínima entre las impresiones del dedo III y IV. max III-IV: Distancia máxima entre las impresiones del dedo III y IV. Distancias medidas en cm.

## 7.5. *Discusión*

### 7.5.1. *Evidencias de natación en la Cuenca de Cameros*

Los rastros de natación en vertebrados presentan una gran variabilidad morfológica debido a los procesos involucrados en su producción (Whyte y Romano, 2001; Romilio et al., 2013; Milner y Lockley, 2016). Debido a esto, cuando se trata de icnitas de natación, es incluso más complicado asignar a un productor específico que cuando se trata de icnitas de locomoción terrestre. La morfología de los rastros de natación refleja una serie de procesos dinámicos complejos que enmascaran las principales características anatómicas del autopodio del animal. Solamente algunas de ellas son frecuentemente reconocibles en icnitas de natación (grosor de los dígitos, anchura del autopodio o impresiones de escamas y garras) y, en ocasiones, incluso estos caracteres son difíciles de identificar y medir si las condiciones del sedimento no eran las propicias para su impresión o existe una importante componente lateral del movimiento del autopodio.

Como se ha comentado anteriormente, el registro paleoicnológico de la Cuenca de Cameros convierte esta área en uno de los mejores lugares para estudiar icnitas y rastros de dinosaurios no avianos. Con los más de 350 yacimientos localizados hasta la fecha (ver Hernández-Medrano et al., 2005; Torcida Fernández-Baldor et al., 2012; Pérez-Lorente, 2015), solamente dos habían sido relacionados con comportamientos de natación en este tipo de animales (ambos en el Grupo Enciso), convirtiéndose el yacimiento de Laguna en el tercero de la Cuenca de Cameros y el primero en el Grupo Urbión.

La escasez de este tipo de rastros e icnitas incluso en un área tan rica en registro paleoicnológico como es la Cuenca de Cameros muestra la excepcionalidad de este tipo de evidencias fósiles. La primera interpretación de natación en el Grupo Enciso se realizó con el rastro EVP12, localizado en el yacimiento de Icnitas-4 del complejo El Villar-Poyales (EVP) (Pienkowski y Gierlinski, 1987; Casanovas et al., 1993; Pérez-Lorente, 2015). Se compone de cinco icnitas (EVP12.1-EVP12.5) que muestran una peculiar evolución morfológica a lo largo del rastro: la primera icnita (EVP12.1) presenta una morfología típica de icnitas producidas durante una locomoción terrestre, con la morfología del autopodio más o menos bien reflejada en la



impresión, mostrando tres dígitos de proporciones estándar convergentes en la zona proximal de la icnita. La segunda de ellas (EVP<sub>12.2</sub>) posee impresiones digitales alargadas, interpretadas como el deslizamiento de los dedos en su interacción con el barro (Pérez-Lorente, 2015). La tercera icnita (EVP<sub>12.3</sub>) muestra tres impresiones elongadas y aproximadamente paralelas que no llegan a converger en ningún punto. Este tipo de impresiones son comunes en las icnitas de natación, siendo una de las características definitorias del icnogénero *Characichnos* (Whyte y Romano, 2001). Las dos últimas icnitas del rastro (EVP<sub>12.4</sub> y EVP<sub>12.5</sub>) constan de impresiones de la parte distal de los dedos y marcas de garras, con una característica elevación del sedimento en la parte proximal, probablemente debido a la tracción generada durante la interacción autopodio-sedimento, de nuevo un rasgo característico de algunos rastros de natación de dinosaurios no avianos. Este rastro es peculiar por la evolución de las condiciones a lo largo del rastro, con una primera icnita que muestra una morfología afín a un desplazamiento terrestre, en la que se ejercería la mayor presión sobre el sedimento (Pérez-Lorente, 2015) y progresivamente esta presión se vería reducida a lo largo del rastro por la acción de la fuerza de flotación, con las dos siguientes icnitas mostrando deslizamiento de los dedos en el sedimento, y las dos últimas reflejando solo las marcas de arrastre y tracción de los dedos con el sedimento. Varios estudios han interpretado este rastro como una evidencia de un dinosaurio que transiciona desde una locomoción terrestre a natación a lo largo de un talud inclinado que se sumerge en una masa de agua (Pienkoswki y Gierlinski, 1987; Casanovas et al., 1993; Pérez-Lorente, 2015).

EVP<sub>12</sub> fue el primer rastro de icnitas de la Cuenca de Cameros en ser asociado con comportamientos de natación en dinosaurios, pero, años después, otro rastro asociado a este tipo de comportamiento en dinosaurios no avianos sería publicado en esta excepcional área. El rastro 4LVC<sub>17</sub> se encuentra en el yacimiento de La Virgen del Campo-4 (4LVC) y es uno de los mejores ejemplos de rastros de este tipo en el mundo. Este rastro ha sido interpretado como producido por un dinosaurio terópodo nadando contra una corriente de agua (Ezquerro et al., 2007; Ezquerro et al., 2010; Pérez-Lorente, 2015; Milner and Lockley, 2016). Las icnitas del rastro 4LVC<sub>17</sub> están formadas por conjuntos de marcas de arañazos en forma de S sobre la superficie del sustrato; mostrando marcas de las garras de dos o tres dedos (Ezquerro et al., 2007) (Fig. 7.6). Este rastro es destacable debido a la orientación de las icnitas correspondientes a los autopodios izquierdo y derecho. Las icnitas producidas por el izquierdo poseen una orientación aproximadamente paralela al eje del rastro, mientras que las del autopodio derecho se muestran con una rotación interna de unos 40° con respecto a este. Esta peculiar distribución y orientación de las icnitas izquierdas y derechas puede compararse con la información obtenida de las marcas de rizadura o *ripple marks*, de las cuales se calculó que fueron causadas por una corriente lenta desde el lado izquierdo del rastro, con una orientación aproximada de 30° con respecto al eje del mismo (Ezquerro et al., 2007). La información combinada tanto de las icnitas como de las *ripple marks* permitió a los autores del estudio determinar que el animal se encontraba nadando en una corriente procedente de su lado izquierdo, con el cuerpo orientado

aproximadamente a 20° hacia la izquierda del eje del rastro (Ezquerro et al., 2007). De otra forma, la rotación del autopodio derecho a 40° del eje sagital del animal habría sido anatómicamente difícil de justificar (Ezquerro et al., 2007). Las icnitas poseen morfologías similares a las descritas en la definición del icnogénero *Characichnos*, con marcas paralelas no convergentes de dígitos y/o garras y acumulación de sedimento en su contorno. Hay ligeras modificaciones en la morfología de las icnitas a lo largo del rastro, lo que indica que, a diferencia de EVP12, en este caso la columna de agua era prácticamente constante en la posición de todas las icnitas.

El yacimiento de Laguna se añade a estos dos ejemplos citados como un ejemplo más de icnitas de dinosaurios nadadores en la Cuenca de Cameros. La variedad de morfologías que pueden encontrarse en los tres yacimientos (Icnitas-4, La virgen del Campo-4 y Laguna) permiten analizar la heterogeneidad de este tipo de evidencias icnológicas, probablemente causada por diferentes factores y complejidades implicadas en la generación de las huellas de natación: nivel de la columna de agua, fuerza de flotación, irregularidades en el sustrato subacuático, corrientes de agua, desplazamientos del centro de flotación en la columna de agua, gravedad y fuerza de reacción.

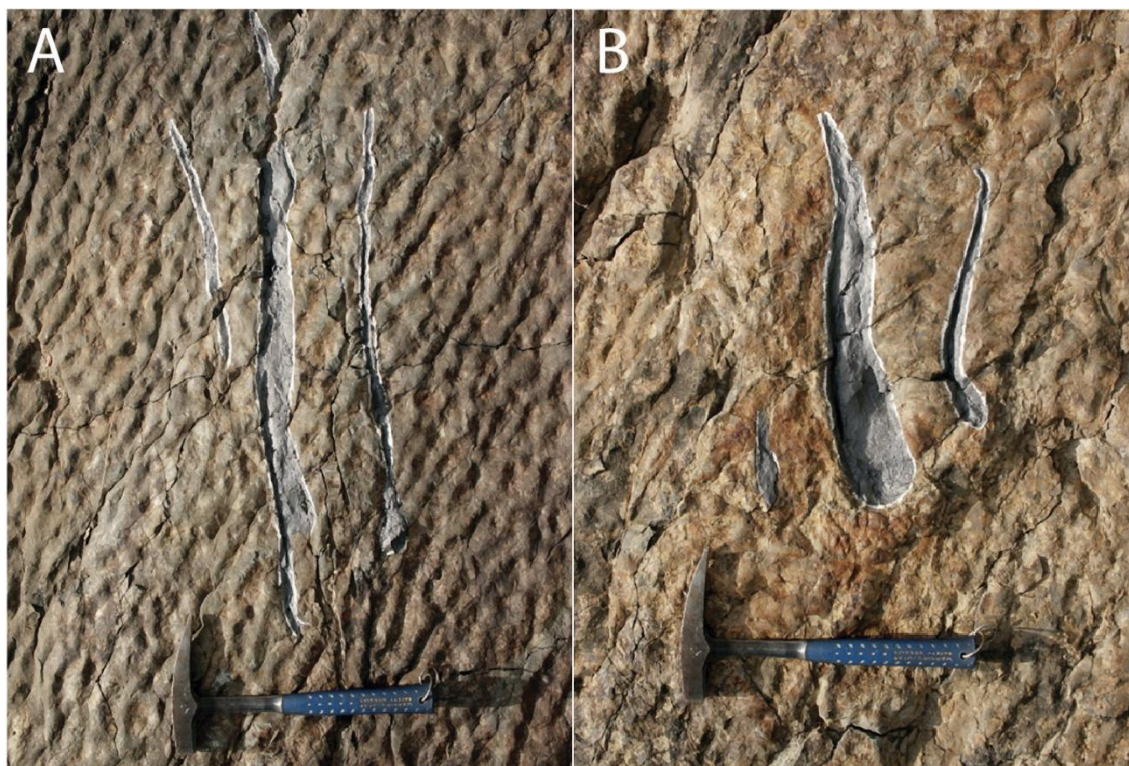


Figura 7.6. Fotografías de icnitas del rastro 4LVC17. A) Icnita 4LVC17-12 y B) Icnita 4LVC17-4. Tomadas de Milner y Lockley, 2016.

### 7.5.2. Dinámica de la formación de huellas de natación

Los morfotipos descritos anteriormente en el apartado “Morfología de las icnitas” se han clasificado en cinco categorías de acuerdo con aspectos como la postura del productor, grado de interacción autopodio-sedimento y perfil de profundidad, siguiendo la propuesta realizada por Romilio et al., 2013, aunque realizando algunas modificaciones. La idea de esta sección es relacionar los Morfotipos del yacimiento de Laguna (icnitas con características morfológicas comunes), así como otras morfologías presentes en rastros con evidencias de natación de la Cuenca de Cameros, con su origen biodinámico. Esto podría ayudar a explicar la presencia de diferentes morfologías en icnitas con una producción biodinámica similar (natación). Las categorías propuestas por Romilio et al., 2013 se han aplicado en esta clasificación, pero incluyendo una nueva categoría y añadiendo una variante a la Categoría 2, basada en las morfologías identificadas en el yacimiento de Laguna:

- Categoría 1, Fig. 7.7: Se incluyen icnitas conocidas generalmente como “arañazos” o “*scratch marks*”, en las que la interacción biomecánica entre el autopodio y el sustrato es mínima o prácticamente mínima. Con interacción mínima se hace referencia a la poca influencia que posee dicha interacción con el desplazamiento del animal, siendo este llevado a cabo por una natación clásica de “remado”, es decir, que el impulso obtenido por el animal para moverse se obtiene básicamente de su interacción con la masa de agua, y no traccionando con el sustrato. En esta categoría se incluirían la mayoría de icnitas del rastro 4LVC<sub>17</sub>, como 4LV<sub>17-12</sub> (Fig. 7.6A), que presentan morfologías típicas del icnogénero *Characichnos*, siendo marcas rectas o sinusoidales, paralelas y no convergentes en las que se observa una ligera elevación de sedimento en sus contornos, pero que carecen de una elevación de sedimento significativa en su parte proximal. Romilio et al., 2013 ya relacionó las icnitas del rastro 4LVC<sub>17</sub> con esta Categoría 1 para aquellas que mostraban marcas de arañazos longitudinales con un perfil de profundidad simétrico que consiste básicamente en una pendiente moderada tanto en la parte distal como proximal, encontrándose la zona más profunda en algún punto intermedio entre ellas. Cabe destacar que en el rastro 4LVC<sub>17</sub> aparecen algunas icnitas que difieren de esta configuración, en las que puede observarse un límite proximal truncado de las impresiones digitales, además de una elevación de sedimento significativa en su parte proximal (p. ej. Morfotipo 1 del yacimiento de Laguna y 4LVC<sub>17-4</sub>, Fig. 7.6B). Estas morfologías indican una interacción funcionalmente más significativa, en la que la interacción autopodio-sustrato posee influencia en el movimiento del animal. La presencia de ambos rasgos (límite proximal truncado y elevación de sedimento proximal) descartaría una icnita como perteneciente a la Categoría 1, según la propuesta de esta tesis.

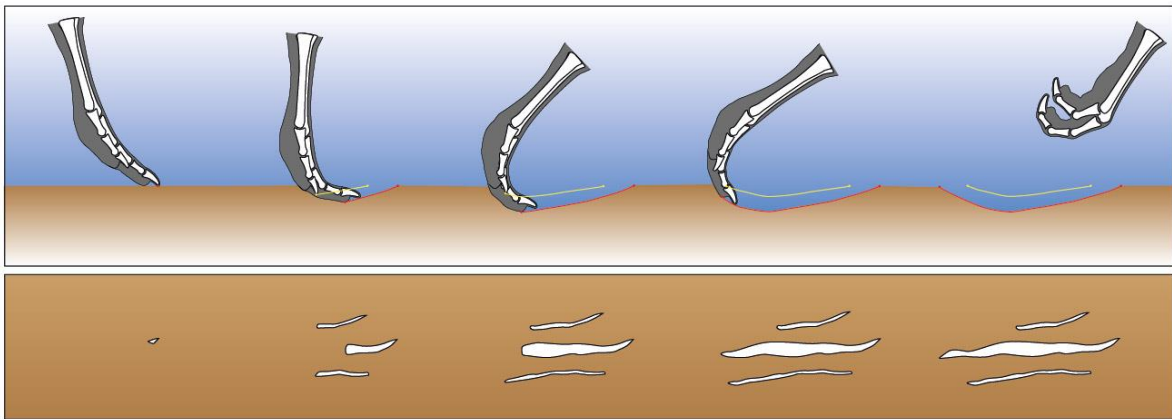


Figura 7.7. Hipótesis para la formación de icnitas de la Categoría 1, con los sucesivos momentos que llevaron a su producción, mostrando tanto los movimientos del autopodio y el perfil de profundidad generado (superior) como el contorno de la huella en vista apical (inferior).

- Categoría 2, Fig. 7.8: No se han identificado icnitas con las características de esta categoría en el yacimiento de Laguna ni en otros yacimientos de la Cuenca de Cameros, siendo descritas por Romilio et al., 2013 como “tres impresiones circulares en vista dorsal/apical, con márgenes proximales y distales muy inclinados en el perfil de profundidad”. Estas icnitas se interpretan como producidas por un productor en flotación cuyo autopodio entró y salió del sedimento con una postura “ungulígrada”, con un movimiento prácticamente vertical y una reducida componente próximo-distal. Romilio et al., 2013 introduce una variante de esta categoría en la que algunas de las icnitas pueden mostrar marcas de arrastre de los dedos o garras en la zona proximal y/o distal, evidencia de la entrada y/o salida de los dígitos durante la formación de la huella.

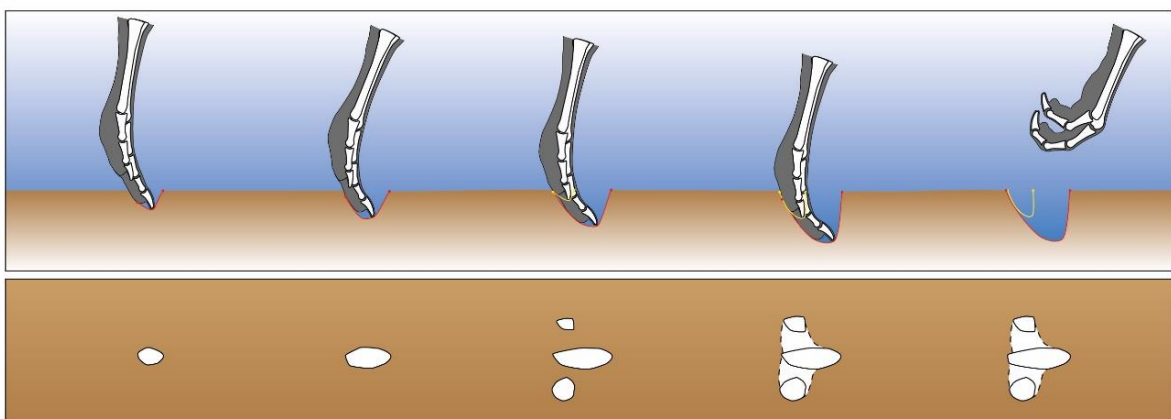


Figura 7.8. Hipótesis para la formación de icnitas de la Categoría 1, con los sucesivos momentos que llevaron a su producción, mostrando tanto los movimientos del autopodio y el perfil de profundidad generado (superior) como el contorno de la huella en vista apical (inferior). Basada en Romilio et al., 2013.

- Categoría 3 (Morfotipos 1 (Fig. 7.5A) y 2 (Fig. 7.5B) del yacimiento de Laguna y 4LVC17-4 (Fig. 7.6B)) (Fig. 7.9): Presentan impresiones digitales elongadas, generalmente con elevaciones de sedimento relevantes tras su margen proximal. Su perfil de profundidad muestra una parte proximal con una alta pendiente y una zona de baja o moderada pendiente hacia la parte distal, con la parte más profunda en el tercio proximal de la icnita. Algunas de ellas pueden mostrar una base plana en la zona de máxima profundidad. Se interpretan como producidas cuando el animal productor se encontraba en flotación o semiflotación, y el autopodio contactó el sedimento mientras el animal nadaba. Durante el movimiento caudalmente dirigido del autopodio, este contactaría el sustrato, aumentando la tracción progresivamente mientras se produce la extensión de la extremidad, la compactación del sedimento y/o la presencia de un ligero talud que hace que el contacto sea mayor en la parte proximal que en la parte distal. Esta categoría implica una interacción autopodio-sedimento importante, haciendo referencia a la influencia que dicha interacción posee en el movimiento del animal. La tracción con el sustrato habría facilitado el movimiento del animal hacia delante, siendo este llevado a cabo tanto por el impulso realizado con la masa de agua como con el sustrato subacuático. El Morfotipo 1 del yacimiento de Laguna presenta de dos a tres impresiones digitales elongadas, mesaxónicas en la parte distal y truncadas en la proximal. La elevación de sedimento posterior se encuentra tras el límite proximal de las impresiones (Fig. 7.5A) y el perfil de profundidad muestra una zona proximal de elevada pendiente y una pendiente moderada o baja en la zona distal. El Morfotipo 2 del yacimiento de Laguna presenta impresiones digitales alargadas, acumulación de sedimento en la parte proximal y un perfil de profundidad similar al del Morfotipo 1; sin embargo, estas icnitas implicarían un mayor contacto autopodio-sedimento, llegando a ser las impresiones digitales convergentes en un “talón”.

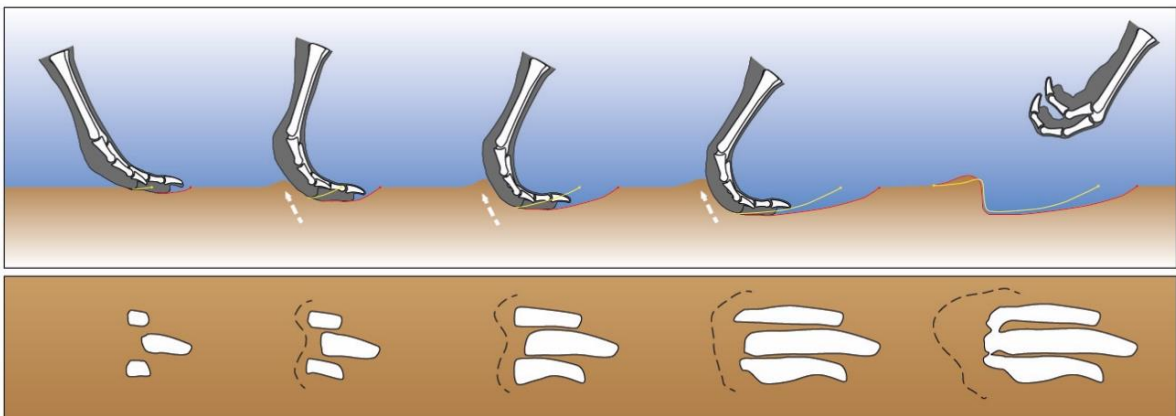


Figura 7.9. Hipótesis para la formación de icnitas de la Categoría 3, con los sucesivos momentos que llevaron a su producción, mostrando tanto los movimientos del autopodio y el perfil de profundidad generado (superior) como el contorno de la huella en vista apical (inferior).

- Categoría 4 (Morfotipos 3 (Fig. 7.5C), 4 (Fig. 7.5D) y 6 (Fig. 7.5F) del yacimiento de Laguna), Fig. 7.10: Las icnitas presentan de una a tres impresiones digitales de forma elíptica o redondeada en vista apical. La impresión del dedo III es la más desarrollada tanto en profundidad como longitudinalmente, mostrando un perfil de profundidad con partes proximales y distales inclinadas, pero presentando una mayor inclinación y desarrollo en la parte proximal. Se interpretan como formadas cuando el autopodio entró en contacto con el sustrato (fase de “*touchdown*” sensu Thulborn y Wade, 1989) en una posición subungulígrada y un movimiento cráneo-caudal. Tras esto, el autopodio apoyó y salió del sustrato (fases de “*weight-bearing*” y “*kick-off*” sensu Thulborn y Wade, 1989) en una posición casi vertical y con una componente longitudinal reducida. El rango de movimiento del autopodio durante la producción de las huellas determina la elongación de las impresiones digitales, desde morfologías circulares a elípticas en vista apical. Cabe destacar que existen diferencias importantes entre las icnitas incluidas en esta categoría, lo cual lleva a definir dos subcategorías: en las icnitas del Morfotipo 3 del yacimiento de Laguna, el productor arañó ligeramente la superficie del sustrato con la parte distal de sus dedos mientras se impulsaba hacia delante en una posición más digitígrada (nueva Categoría 4 A, Figs. 7.5C, 7.7D); en los Morfotipos 4 y 6 el productor realizó una presión más vertical sobre el sustrato en un contacto más unguilígrado durante la fase de apoyo que pudo provocar la morfología menos elongada de las impresiones digitales (nueva Categoría 4B, Figs. 7.5D,F).

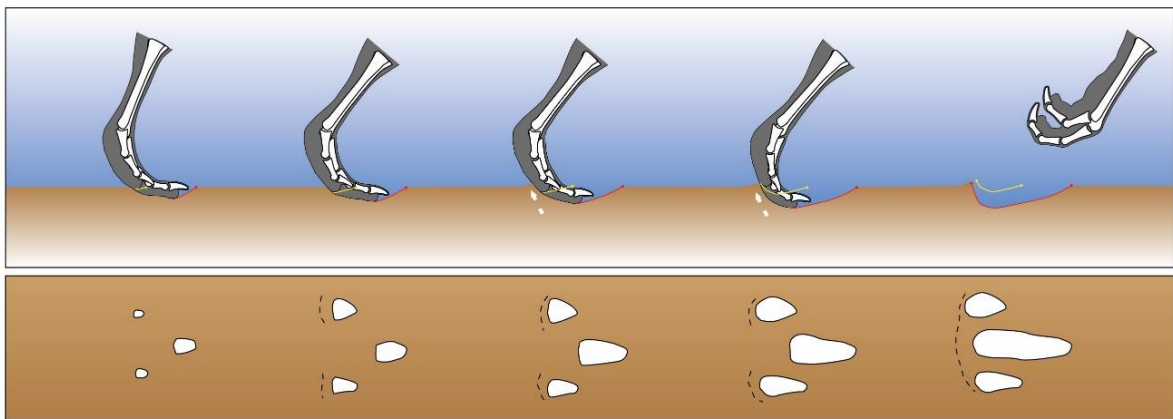


Figura 7.10. Hipótesis para la formación de icnitas de la Categoría 4A, con los sucesivos momentos que llevaron a su producción, mostrando tanto los movimientos del autopodio y el perfil de profundidad generado (superior) como el contorno de la huella en vista apical (inferior).

- Categoría 5 (Morfotipo 5 (Fig. 7.5E)) (Fig. 7.11): Las icnitas muestran que existe una diferencia importante en la posición del autopodio en los momentos de contacto inicial y final, con una impresión digitígrada-plantar en el momento de contacto inicial (definiendo un contorno tridáctilo de la huella) y una posición más unguilígrada en el momento de salida, mostrando una posición final del dedo III en la parte proximal. Este

punto de salida del dedo III es la parte más profunda de las icnitas, con los dedos laterales profundizando también en el sustrato y dejando marcas de arrastre desde su posición inicial a la final. Esta categoría se añade a las propuestas por Romilio et al., 2013, suponiendo una nueva categoría. Sin embargo, la Categoría 3b de Romilio et al., 2013 muestra algunas características similares, como el contorno tridáctilo de las icnitas, la posición distal de los dedos en el momento de apoyo y su desplazamiento hacia la parte proximal durante la formación de la huella. La principal diferencia es que la Categoría 3b de Romilio et al., 2013 se produce con una entrada del autopodio en una posición unguilgrada y la elongación de las impresiones digitales hacia la zona proximal mientras el autopodio abandonaba el sustrato (algo similar al caso descrito por Gatesy et al., 1999). En cambio, en la nueva Categoría 5 propuesta, el punto de salida de los dedos se encuentra en la zona proximal, algo posible solamente si existe una fuerza de flotación que permita una componente vertical del movimiento del animal.

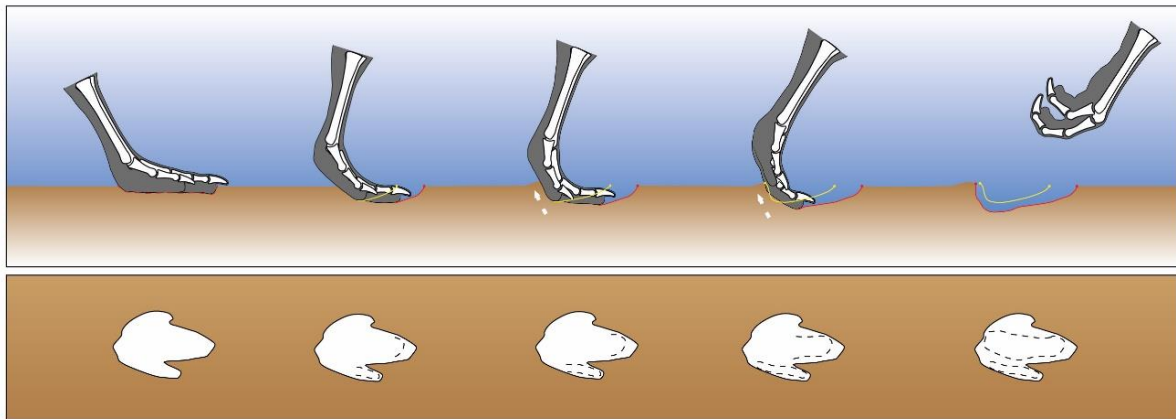


Figura 7.11. Hipótesis para la formación de icnitas de la Categoría 5, con los sucesivos momentos que llevaron a su producción, mostrando tanto los movimientos del autopodio y el perfil de profundidad generado (superior) como el contorno de la huella en vista apical (inferior).

La categorización de las icnitas de natación en función de su interacción autopodio-sustrato tiene como objeto evitar algunas de las problemáticas que surgen cuando intentan clasificarse icnotaxonómicamente. Durante más de una década, el único icnogénero monoespecífico relacionado con icnitas de natación de dinosaurios no avianos era *Characichnos trydactylus* (Whyte y Romano, 2001). Las definiciones originales del icnogénero e icnoespecie y los trabajos derivados de ella han recalado que este icnotaxón puede referirse no sólo a dinosaurios terópodos, sino a varios grupos de vertebrados con un comportamiento de natación (Martin y Lockley, 2016 y referencias incluidas), ya que cualquier productor que usara tres o cuatro dígitos para dejar surcos o marcas paralelas (Lockley y Foster, 2006) podría dejar huellas con morfologías de tipo *Characichnos*. En la categorización propuesta, las icnitas dentro de las categorías 3 y 4 comparten casi todas las características definitorias de la icnoespecie *Characichnos trydactylus* y podrían ser clasificadas como tal. Por otro lado, las icnitas pertenecientes a la Categoría 1 presentan algunas de las características definitorias del

icnogénero *Characichnos*, pero por ejemplo las icnitas del rastro 4LVC17 muestran dos conjuntos (izquierdas y derechas) pero no son paralelos entre sí, como propone la diagnosis del icnogénero. Las características observables en el rastro 4LVC17, podrían ser utilizadas ya sea para enmendar la diagnosis de *Characichnos* o para proponer una nueva icnoespecie dentro de este icnogénero. Finalmente, las categorías 2 y 5 se encontrarían fuera de la diagnosis de *Characichnos*, por tanto, podrían considerarse variables dentro del icnogénero, en cuyo caso la diagnosis debería ser enmendada, o verdaderamente pueden pertenecer a un nuevo icnogénero. Por esto, y teniendo en cuenta que es necesaria una revisión icnotaxonómica de las icnitas de natación, además de que las características especiales que presentan pueden llevar a clasificar icnitas de un mismo rastro como diferentes icnotaxones (Lockley y Foster, 2006), se ha decidido clasificar algunas de las icnitas de Laguna como “parecidas a *Characichnos*” en lugar de clasificarlas *sensu stricto* dentro de este icnotaxón.

La longitud de las icnitas del yacimiento de Laguna es bastante variable (de 8,5 a 29,2 cm) y está muy condicionada por la postura y movimiento del autopodio en el momento de su formación. Las icnitas dentro de la Categoría 3 son más largas que las de las Categorías 4 y 5, principalmente porque se produjeron mientras el autopodio realizaba un movimiento cráneo-caudal, elongando así las impresiones digitales. En cambio, la formación de las icnitas de las Categorías 2 y 4 implica que el autopodio contactó el sustrato en una posición subungulígrada produciendo una predominante presión vertical con un movimiento cráneo-caudal reducido. En la Categoría 5, la formación de las huellas implicó un cambio de postura del autopodio desde la fase inicial a la final, con una posición digitígrada-plantar en el momento de contacto inicial, que evoluciona a una posición subungulígrada en el momento de abandonar el sustrato. Por tanto, se puede considerar que, en estas icnitas de natación, la longitud de las icnitas no es conservativa, y depende en gran medida de los movimientos y postura del autopodio más que de las características anatómicas de este. En cambio, teniendo en cuenta que la mayoría de movimientos propuestos para la formación de las huellas tienen una componente predominante próximo-distal y escasa o nula componente mesio-lateral, la anchura de las icnitas podría ser más conservativa, y tener una mayor relación con las características anatómicas del autopodio del productor. Teniendo en cuenta solamente los valores de anchura de icnitas con impresiones de los tres dígitos, se encuentran en un rango de entre 9,2 y 18,2 cm. Los mayores valores de anchura se encuentran en el rango de 14,1-18,2 cm, mientras que el resto de icnitas presentan valores entre los 9,2-12,3 cm. Si la postura y movimiento del autopodio afecta en menor medida a los valores de anchura y podría usarse para determinar diferencias en la anchura autopodial; se puede deducir que las icnitas del yacimiento de Laguna fueron producidas por animales con una configuración anatómica del autopodio similar, pero con al menos dos tamaños diferentes. Es difícil confirmar si estas diferencias de tamaño están relacionadas con la presencia de dos taxones diferentes, o tienen que ver con diferencias sexuales-ontogenéticas de un mismo taxón.



La morfología y dinámica de formación de las icnitas estudiadas indica que son diferentes a las esperables como producto de un animal desplazándose sobre un sustrato subaéreo sin presencia de flotación. En general, presentan impresiones digitales bien definidas (con morfologías variadas) y carecen en muchos casos de una impresión del “talón” o zona metatarsofalángica. Estas características han sido relacionadas en la literatura como producidas en ambientes acuáticos (e.g., Whyte y Romano, 2001; Romilio et al., 2013; Thomson y Droser, 2015; Milner y Lockley, 2016), por lo que se propone que fueron producidas sobre un sustrato subacuático por animales sustentados parcialmente por fuerza de flotación en un comportamiento de natación o semi-natación.

### 7.5.3. Productores y su comportamiento

Los rastros e icnitas de natación mesozoicos han sido relacionados con diversos grupos de vertebrados, muchas veces apareciendo varios de ellos como posibles productores en un mismo yacimiento. Los pseudosuquios pueden producir huellas similares a las estudiadas en este trabajo, pero normalmente son tetradáctilas-pentadáctilas y muestran dos conjuntos diferenciados relacionados con la impresión de manos y pies (e.g., Vila et al., 2015; Navarro y Moratalla, 2018; Castanera et al., 2022). Las icnitas de natación de tortugas muestran impresiones paralelas y de poco desarrollo longitudinal de sus garras, de pequeño tamaño y también con una configuración tetradáctila-pentadáctila (e.g., Avanzini et al., 2005; Kim y Lockley, 2016). Algunas evidencias de natación en pterosaurios muestran impresiones de los autopodios posteriores, con configuraciones tetradáctilas (Lockley y Wright, 2003; Lockley y Schumacher, 2014). Sin embargo, algunos icnogéneros relacionados con natación de cocodrilomorfos pueden mostrar morfologías similares a las generadas por natación en dinosaurios no avianos, en parte debido a la dependencia extramorfológica de este tipo de rastros y huellas. Icnogéneros como *Hatcherichnus* (Foster y Lockley, 1997), relacionados con natación o con desplazamientos en semi-natación por el fondo del agua, pueden mostrar configuraciones tridáctilas de las icnitas del pie en algunos casos concretos, cuando solamente tres de los dígitos contactaron con el sustrato. Pero las impresiones digitales tienden a ser cortas por la presencia de una membrana interdigital que conecta los dedos II a IV, y que muchas veces también deja evidencias en la huella (Lockley et al., 1992; Avanzini et al., 2010), una característica que no se encuentra presente en las icnitas de Laguna. Las impresiones de manos en *Hatcherichnus* son tridáctilas, de menor tamaño que las de los pies, con impresión de los dedos I-III y siendo las impresiones de los dedos I y II prácticamente paralelas y ligeramente separadas de la del dedo III, que es la más larga de las tres (Foster and Lockley, 1997; Avanzini et al., 2010). No hay ningún caso en Laguna que muestre icnitas no mesaxónicas que pudieran corresponder a la impresión de manos del icnogénero *Hatcherichnus*, así como tampoco hay ninguna icnita que pueda sugerir una configuración tetradáctila. Otros icnogéneros relacionados con natación en cocodrilomorfos como *Indosuchipes* (Rajkumar et al., 2015),

*Antisuchipes* (Mustoe, 2019) o *Kangyuampus* (Lockley et al., 2010) y *Laiyangpus* (Lockley et al., 2010) presentan icnitas del pie tetradáctilas no mesaxónicas y suelen aparecer asociadas a icnitas de manos. Entre los icnogéneros relacionados con cocodrilomorfos, las morfologías más parecidas a algunas de las icnitas de Laguna aparecen en *Albertasuchipes* (McCrea et al., 2004), con icnitas del pie tridáctilas muy similares a las del Morfotipo 1-Categoría 3. Esta semejanza puede estar causada por la naturaleza de la formación de las huellas: ambas producidas por un animal parcialmente en flotación en una masa de agua (McCrea et al., 2004). De todas formas, las icnitas del pie en *Albertasuchipes* se encuentran relacionadas a la impresión de manos, normalmente situadas inmediatamente por delante de las de los pies (McCrea et al., 2004). El tamaño y configuración de las icnitas de Laguna, con impresiones tridáctilas y mesaxónicas del pie, sin evidencias en ninguna de ellas de la impresión de un cuarto dedo, y la ausencia de icnitas que pudieran atribuirse a impresiones de manos, convierte a los dinosaurios bípedos no avianos como los productores más probables de las icnitas de este yacimiento. En cuanto a los dinosaurios bípedos no avianos, mientras que las icnitas de natación relacionadas con ornitópodos de gran tamaño muestran tres impresiones digitales separadas, anchas y redondeadas, con ausencia de impresión plantar (Fujita et al., 2012; Mokslestad et al., 2018), las relacionadas con ornitópodos de pequeño tamaño son similares a las producidas por terópodos: de una a tres impresiones digitales distales o de garras, paralelas entre sí y que pueden ser rectas, ligeramente curvadas o sinuosas (*sensu* Whyte y Romano, 2001; Milner y Lockley, 2016). Las impresiones de garras pronunciadas han sido generalmente relacionadas con natación en dinosaurios terópodos (Milner et al., 2006; Ezquerro et al., 2007; Xing et al., 2013) y han sido normalmente clasificadas dentro del icnogénero *Characichnos* y *Paravipus* (Whyte y Romano, 2001; Mudroch et al., 2011). Pero estas impresiones de garras pronunciadas han sido descritas también en algunos yacimientos relacionados con natación en ornitópodos de pequeño tamaño, como es el caso del icnogénero *Wintonopus* (*sensu* Romilio et al., 2013; pero ver también Thulborn, 2013 para otras interpretaciones) e icnitas similares a *Dinehichnus* (Lockley y Foster, 2006). A este respecto, no es posible asignar las icnitas de Laguna a un grupo particular de dinosaurios no avianos, por lo que se han atribuido a dinosaurios bípedos no avianos indeterminados.

Las huellas de natación son producidas cuando el animal se encuentra completa o parcialmente sumergido en agua con el cuerpo sustentado por la fuerza de flotación y el autopodio (y en ocasiones otras partes anatómicas) entra en contacto con el sustrato subacuático (Milner y Lockley, 2016; Farlow et al., 2018; Lee et al., 2019). McAllister ,1989 y McAllister y Kirby, 1998 propusieron una serie de criterios para la identificación de icnitas que pudieron haber sido formadas en un contexto subacuático: 1) evidencia de flexuras digitales; 2) impresiones digitales en Z; 3) proyección digital posterior; 4) impresiones de la parte distal de los dedos; 5) ausencia de un patrón de locomoción regular a lo largo de los rastros (ver Navarro y Moratalla, 2018 para más información). En un sentido amplio, las icnitas y rastros de natación pueden ser divididas en dos grupos con respecto a la posición del productor en la columna de agua: rastros de

flotación y desplazamientos por el fondo del agua. Los rastros de flotación se producen cuando el animal se encuentra flotando en la superficie del agua y su autopodio contacta con el sustrato, normalmente con la parte distal (e.g., Romilio et al., 2013; Milner y Lockley, 2016). Aunque han sido propuestos en icnitas de saurópodos y anquilosaurios (e.g., Farlow et al., 2018; Rigueti et al., 2021), son típicos de evidencias de natación en dinosaurios bípedos, caracterizados por surcos subparalelos que han sido clasificados tradicionalmente como *Characichnos* (Whyte y Romano, 2001; Milner et al., 2006; Ezquerro et al., 2007). Estos rastros son muy útiles a la hora de conocer la batimetría de la lámina de agua ya que la altura acetabular del productor se aproxima a la altura de la columna de agua (Melchor, 2015). Por otro lado, los desplazamientos por el fondo del agua o *punting* (sensu Martínez et al., 1998) se producen cuando el animal, completa o parcialmente sumergido, se impulsa con el sustrato subacuático para desplazarse (Martínez et al., 1998; Bennett et al., 2014). Este comportamiento se ha identificado en diversos taxones actuales y extintos como cocodrilos (Farlow et al., 2018a; Lee et al., 2019; Mustoe, 2019), tortugas (Gaillard et al., 2003; Avanzini et al., 2005), vertebrados pérmicos indeterminados (Brand y Tang, 1991), placodontos (Xing et al., 2020) e hipopótamos (Bennett et al., 2014), pero todavía no ha sido relacionado con dinosaurios no avianos.

En yacimientos con icnitas de natación de diferentes tamaños y estado de preservación (e.g., Whyte y Romano, 2001; Romilio et al., 2013; Xing et al., 2013; Farlow et al., 2018) se ha propuesto que las variaciones en el nivel del agua son las responsables de que existan diferentes morfologías de icnitas en una misma superficie icnológica. Como se ha comentado anteriormente, considerando la anchura de las icnitas de Laguna se pueden determinar dos tamaños aproximados de productores. Esto indicaría que o bien las huellas se produjeron en dos momentos diferentes o que los productores eran capaces de desplazarse verticalmente en la columna de agua. Tomando la icnita L-14, cuya interpretación sugiere que su longitud y anchura son aproximadamente correlacionables con las dimensiones funcionales del autopodio, se obtiene una longitud de 16,5 cm. Aplicando la relación propuesta por Alexander, 1976 ( $\text{altura acetabular} = 4 * \text{Longitud de icnita}$ ), la altura acetabular y por tanto el mínimo aproximado de la lámina de agua en el momento de producción de L-14 era de 66 cm.

Las icnitas dentro de la Categoría 3 (Morfotipos 1 y 2) se encuentran localizadas en el área central del yacimiento (Fig. 7.12) y debido a su morfología y dinámica de formación pueden relacionarse con rastros de flotación, pero la reducida extensión del yacimiento no permite asegurar si esto es una consecuencia de diferencias en la columna de agua a lo largo de la superficie icnológica o se corresponde con un sesgo casual de conservación-comportamiento. Son clasificadas como Categoría 3, que según Romilio et al., 2013 son producidas cuando los dígitos del productor rozan el sustrato mientras el cuerpo del animal se encontraba flotando total o parcialmente, originando un desplazamiento producido por un impulso mixto con el agua y con el sustrato, no sólo por un mero “remado” en el agua. Dentro del yacimiento de Laguna, las icnitas dentro de la Categoría 4 (Morfotipos 3, 4 y 6) se encuentran en los laterales de las icnitas de la Categoría 3 (Fig. 7.12). La morfología de estas icnitas es bastante diferente a las típicas formas de icnitas de

natación. Son similares a las publicadas por Romilio et al., 2013 (Categorías 2 y 4), e interpretadas como pequeños ornitópodos flotando. En esta tesis doctoral, se proponen dos hipótesis diferentes para la formación de estas icnitas: 1) variaciones en la columna de agua o cambios en la posición del animal desde una posición de flotación en superficie a una más sumergida podrían provocar la impresión de solamente la porción distal de los dígitos; y 2) el productor, que se encontraría sumergido y desplazándose por el fondo de la columna de agua, contactó con el sustrato vertical o subverticalmente para estabilizar un desplazamiento irregular o para mantener un movimiento hacia delante mediante la alternancia de momentos de empuje con el sedimento con otros de buceo o “planeo” a través del agua. Si se considera que no existen variaciones en el nivel del agua, la opción 1 parece la más plausible y las icnitas de las Categorías 3 y 4 son consecuencia de las variaciones en la flotación. Pero la presencia de diferentes tamaños de productores, llevaría o bien a la necesidad de que existieran variaciones en la altura de la columna de agua o bien a la opción 2. Considerando la morfología y dinámica de formación de las icnitas dentro de la Categoría 4, se puede establecer un paralelismo con las huellas punzantes o *prod-marks* descritas por Bennett et al., 2014 relacionadas con hipopótamos desplazándose por el fondo de la lámina de agua. Estas icnitas de la Categoría 4 poseen características muy diferentes a las mostradas por las icnitas del tipo *Characichnos*, por lo que se sugiere un tipo de comportamiento diferente involucrado en su producción. Además de las huellas punzantes o *prod marks*, Bennett et al., 2014 describe otras con un mayor desarrollo de la impresión plantar-digital que se encuentran relacionadas también con comportamientos de caminar sobre el fondo o *bottom-walking*. Las icnitas dentro de la Categoría 5 (Morfotipo 5) se encuentran localizadas en el yacimiento cerca de las de la Categoría 3 (Fig. 7.12) y presentan algunas características similares a las citadas por Bennett et al., 2014. Por tanto, profundizar en estos conceptos e investigar otras evidencias en icnitas de natación podrá determinar la capacidad de algunos dinosaurios no avianos de desplazarse durante algunos momentos bajo la superficie del agua y no sólo realizar una natación en superficie, como se había propuesto hasta ahora.

#### 7.5.4. Posibles dinosaurios productores y estrategias de natación

Desde los inicios de la paleontología de dinosaurios, estos han sido relacionados con ecosistemas acuáticos (Owen, 1841). Incluso durante el desarrollo de esta disciplina, esta posibilidad continuó siendo una posibilidad muy tenida en cuenta a la hora de reconstruir los ambientes donde habitaban estos animales. Por ejemplo, los dinosaurios saurópodos fueron durante mucho tiempo interpretados como animales semiacuáticos debido a su enorme tamaño y a algunas particularidades anatómicas (ver Romer, 1966; Coombs, 1975). Algunos hadrosaurios fueron considerados también animales anfibios debido a su anatomía y reconstruyendo sus hábitos alimenticios en zonas pantanosas o en sus márgenes (ver Osborn, 1912; Romer, 1966; Morris, 1981). Muchas de estas presunciones han sido descartadas con el paso de los años (ver Alexander, 1985; Henderson, 2004) y nuevas hipótesis han sido propuestas. Tereschenko, 2008 realizó una recopilación de características anatómicas de los neoceratopsios

que demostrarían su modo de vida acuático (ver también Ford y Martin, 2010). La posible relación de los dinosaurios terópodos con los medios acuáticos (miembros de grupos como dromeosáuridos, ornitomimosáuridos y espinosáuridos) es un aspecto de discusión interesante entre algunos investigadores (Lee et al., 2014; Cau et al., 2017; Ibrahim et al., 2014, 2020; Fabbri et al., 2022). Concretamente, el hábitat de los espinosáuridos ha sido en los últimos años motivo de continuos debates, con diferentes propuestas. Información relativa a su anatomía (Ibrahim et al., 2014, 2020; Vullo et al., 2016; Arden et al., 2019), osteología (Aureliano et al., 2018; Fabri et al., 2020), y datos isotópicos (Amiot et al., 2010; Goedert et al., 2016; Trapman, 2018; Henderson, 2018; Hassler et al., 2018; Gimsa and Gimsa, 2021) parecen indicar que al menos algunos miembros de este grupo de terópodos (p. ej. *Spinosaurus* y *Baryonyx*) poseían adaptaciones a un modo de vida semiacuático o al menos muy vinculado a estos ambientes (ver también Henderson, 2018; Hone y Holtz, 2021; Sereno et al., 2022 para otras interpretaciones).

El registro icnológico de dinosaurios posee evidencias de natación en este tipo de animales desde al menos el Jurásico Inferior (Milner et al., 2006). Aunque hay que resaltar que algunos casos que tradicionalmente se han interpretado como evidencias de natación, posteriormente han sido reinterpretadas. El caso de los rastros de saurópodos en los que sólo aparecían impresiones de sus miembros anteriores, fueron interpretadas durante años como evidencias de que estos animales habitaban en el agua, y se producirían debido a que la parte anterior del cuerpo se encontraría parcialmente sumergida mientras que la parte posterior poseería mayor flotabilidad y las extremidades posteriores no llegarían a tocar el sustrato del fondo (Bird, 1944; Ishigaki; 1989; Farlow et al., 2019a; Demathieu et al., 2022). Sin embargo, algunos de estos rastros han sido cuestionados y explicados por otros motivos, en concreto por la hipótesis de las subhuellas y las diferencias de presión ejercidas por las extremidades delanteras y traseras (e.g., Vila et al., 2005; Ishigaki y Matsumoto, 2009; Falkingham et al., 2011b, 2012). Aunque algunos descubrimientos recientes proponen que todavía sigue existiendo duda con respecto a algunos rastros de este tipo, y si se trata de un producto de las diferencias de presión ejercidas o si verdaderamente se trata de casos de un comportamiento fuera de lo común (Farlow et al., 2019b). Otros rastros compuestos solamente por icnitas de manos han sido descubiertos tanto para ornitópodos de gran tamaño (Fujita et al., 2012; Mokslestad et al., 2018) como de pequeño tamaño (Lockley and Foster, 2006; Romilio et al., 2013). Con respecto a los dinosaurios terópodos, hay múltiples ejemplos, recopilados por Milner y Lockley, 2016 y que generalmente están compuestos por icnitas de tipo *Characichnos*. El registro de evidencias de natación en terópodos es abundante desde el Jurásico Inferior-Medio (e.g. Milner et al., 2006; Whyte y Romano, 2001), mucho antes de la aparición de los grupos de terópodos mencionados anteriormente, cuyo modo de vida parece apuntar a una estrecha relación con los medios acuáticos. Sin embargo, todos estos ejemplos de rastros de natación muestran características típicas de un animal nadando, en flotación parcial o total en la masa de agua, y no tienen por qué implicar una fuerte adaptación a los medios acuáticos, sino que más bien implican la capacidad de estos animales de atravesar masas de agua, al menos, circunstancialmente.

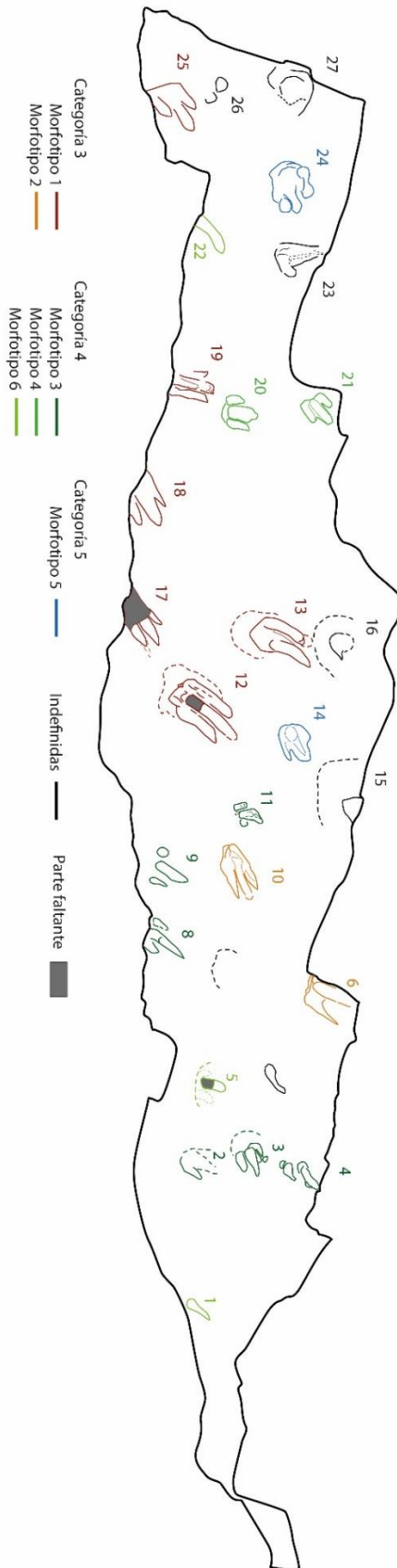


Figura 7.12. Ubicación de las icnitas de cada Morfotipo y Categoría en la superficie icnológica.

Por otro lado, los desplazamientos por el fondo del agua son conocidos en animales actuales tanto acuáticos como semiacuáticos (Lee et al., 2019) como cangrejos (Martínez et al., 1998), peces cartilaginosos (Koester y Spirito, 2003; Maia et al., 2012), tortugas (Zug, 1971; Avanzini et al., 2005), cocodrilos (Farlow et al., 2018) o hipopótamos (Bennett et al., 2014). Si las Categorías 4 y 5 propuestas en este trabajo fueron producidas por un dinosaurio bípedo desplazándose por el fondo del agua, implicaría la capacidad de algunos dinosaurios no avianos de interactuar con las masas de agua de una forma diferente a una natación clásica, como se había propuesto hasta ahora.

La diversidad de dinosaurios bípedos no avianos en la península Ibérica durante el Cretácico Inferior se compone principalmente de tres grupos de terópodos y dos grupos de ornitópodos de pequeño tamaño. Los tres grupos de terópodos son: 1) Los Espinosáuridos cuyos restos descubiertos en las últimas décadas han confirmado el enorme éxito que tuvieron en el oeste de Eurasia y norte de África, y especialmente en la península Ibérica sus restos son un componente habitual en las asociaciones paleontológicas del Cretácico Inferior. Sus restos esqueléticos en la península han llevado a la identificación de diversos taxones como *Baryonyx* (Fuentes-Vidarte et al., 2001; Mateus et al., 2011) así como a la descripción de dos taxones nuevos: *Vallibovenatrix cani* (Malafaia et al., 2020) y *Iberospinus natarioi* (Mateus y Estraviz-López, 2022). El fragmento de maxilar encontrado en la Cuenca de Cameros, previamente asignado a la especie *Baryonyx walkerii* por Viera y Torres, 1995b, ha sido clasificado ahora como *Baryonichinae* indet (Isasmendi et al., 2020) y podría indicar la presencia de un nuevo taxón de *baryonichinae* en el Cretácico Inferior de Iberia. Además, *Camarillasaurus*, que se había clasificado como un ceratosaurio basal (Sánchez-Hernández y Benton, 2014) ahora es clasificado también como un espinosáurido (Rauhut et al., 2019; Barker et al., 2021; Samathi et al., 2021). Además de los restos esqueléticos mencionados, los dientes de espinosáurido son un resto fósil relativamente frecuente en el Cretácico Inferior de la península Ibérica (e.g., Pereda-Suberbiola et al., 2012; Alonso and Canudo, 2016; Gasca et al., 2018; Mateus and Estraviz-López, 2022; Isasmendi et al., 2022). 2) Los carcarodontosáuridos se encuentran también presentes en el Cretácico Inferior ibérico, que han ayudado a la definición de la especie ibérica *Concavenator corcovatus* (Ortega et al., 2010; Cuesta et al., 2018a,b, 2019) y a la identificación de sus dientes (Alonso et al., 2018) y restos esqueléticos (Gasca et al., 2014) en algunas asociaciones paleontológicas. 3) Los ceratosaurios han sido identificados por el hallazgo de sus dientes aislados tanto en el Jurásico Superior de Portugal (Hendrickx y Mateus, 2014; Malafaia et al., 2017) como en el Cenomaniense de Algora (Pérez-García et al., 2020). Los dos grupos de ornitópodos con tamaños potencialmente similares a los de los productores del yacimiento de Laguna serían: 4) Euornitópodos basales (previamente clasificados en la familia parafilética “Hypsilophodontidae”) y 5) Driosáuridos (Pereda-Suberbiola et al., 2012 y referencias incluidas).

Si las icnitas de Laguna fueron producidas por un animal semiacuático o muy vinculado a estos medios, teniendo en cuenta los restos encontrados hasta la fecha en el Cretácico Inferior de la península Ibérica y las adaptaciones a un medio de vida semiacuático propuestas para algunos dinosaurios terópodos espinosáuridos, quizá algunos miembros de este grupo sean los candidatos más plausibles a ser los productores del yacimiento de Laguna.

#### 7.6. Conclusiones parciales del capítulo

El descubrimiento del nuevo yacimiento de Laguna en el Grupo Urbión de la Cuenca de Cameros es un hallazgo importante dada la escasez de rastros de natación atribuibles a dinosaurios no avianos en el registro fósil. Las 27 icnitas estudiadas han sido clasificadas en 6 morfotipos debido a su morfología e incluidas en 5 categorías basadas en la interacción autopodio-sustrato y en su perfil de profundidad: Categoría 1, icnitas con dos o tres marcas digitales elongadas y subparalelas, en las que la interacción biomecánica entre el autopodio y el sustrato es mínima o casi mínima, que no muestran evidencias de tracción en su parte proximal (en forma de elevaciones significativas del sedimento) y un perfil de profundidad simétrico, con pendientes moderadas o bajas en su parte proximal y distal y las zonas más profundas localizadas en algún punto intermedio entre ellas; Categoría 2, impresiones digitales penetrativas en el sustrato con contornos subcirculares en vista apical, presentando márgenes distales y proximales abruptos e inclinados y que en ocasiones pueden mostrar marcas de arrastre de los dedos en posiciones proximales y/o distales; Categoría 3, marcas digitales elongadas y subparalelas, que generalmente muestran elevaciones de sedimento tras su límite proximal, con un perfil de profundidad muy inclinado en su parte proximal y pendiente moderada o baja en su parte distal, con la zona más profunda localizada en el tercio proximal de la icnita; Categoría 4, de una a tres impresiones digitales con morfologías desde subcirculares a ligeramente elongadas o elípticas en vista apical, con la impresión del dedo III siendo la más desarrollada tanto en profundidad como en longitud y con perfiles de profundidad mostrando márgenes distales y proximales inclinados, presentando un mayor desarrollo e inclinación en la parte proximal, siendo esta también la zona más profunda; Categoría 5, icnitas con un contorno aproximadamente tridáctilo, dentro del cual pueden distinguirse de uno a tres surcos que profundizan en el sedimento y que son el producto del movimiento de los dedos mientras el animal se impulsaba en una flotación parcial.

La Categoría 1 muestra icnitas producidas por un animal en flotación, que se desplazaba nadando sobre la superficie en una lámina de agua de profundidad similar a su altura acetabular, con un movimiento cráneo-caudal de sus extremidades en un caso ideal, que puede sufrir modificaciones en caso de existir corrientes de agua. Las icnitas de la Categoría 3 fueron producidas mientras el animal se encontraba total o parcialmente en flotación y su movimiento era provocado por un impulso mixto tanto con el agua como con el sustrato. Las Categorías 2, 4 y 5 están compuestas por icnitas que pudieron ser producidas durante un desplazamiento por



el fondo del agua, cuando el animal contactaba con sus dedos en el sustrato vertical o subverticalmente para equilibrar un desplazamiento irregular o para mantener un movimiento a través del agua.

El yacimiento de Laguna, cuyo productor es un dinosaurio bípedo indeterminado, proporciona nueva información sobre las capacidades de natación de este grupo de vertebrados y como la gran variabilidad morfológica de este tipo de rastros se encuentra más relacionada con el comportamiento y movimiento que con diferentes características anatómicas del productor o productores. Este hecho pone también de manifiesto la problemática de cómo clasificar este tipo de icnitas, siendo una opción interesante su clasificación en categorías dependientes de la interacción autopodio-sustrato de cara a evitar problemáticas icnotaxonómicas en rastros formados por icnitas de morfología muy variada donde más de un icnotaxón puede ser identificado.

La elaboración de este capítulo se basa en las investigaciones publicadas en el artículo:

Navarro-Lorbés, P., Díaz-Martínez, I., Valle-Melón, J.M., Rodríguez, Á., Moratalla, J.J., Ferrer-Ventura, M., San Juan-Palacios, R., Torices, A., 2023. Dinosaur swim tracks from the Lower Cretaceous of La Rioja, Spain: an ichnological approach to non-common behaviours. *Cretaceous Research* 147, 105516.

En él se realiza el análisis de las icnitas presentes en el yacimiento de Laguna, las cuales muestran evidencias de natación de dinosaurios no avianos. La morfología de las icnitas presentes en este yacimiento, junto con la comparación de otras icnitas de este tipo publicadas hasta la fecha permitió determinar una serie de categorías en las que se pueden clasificar las icnitas de natación. Estas categorías se basan en la diferente interacción entre el autopodio y el sedimento, que podrían indicar diferentes estrategias de natación en este grupo de animales. La comparación de los datos icnológicos con otros de diversas fuentes paleontológicas permitieron concluir que al menos algunos grupos de dinosaurios no avianos eran capaces de nadar, probablemente utilizando diversas estrategias para ello.



# CAPÍTULO 8.

## CONCLUSIONES

## 8. Conclusiones

La producción de modelos tridimensionales en paleontología es una herramienta con múltiples aplicaciones en investigación, educación y divulgación. Permite la preservación del registro fósil, especialmente el registro paleoicnológico, para futuras generaciones y posibilita la cooperación de grupos nacionales e internacionales en su investigación, sin necesidad de desplazamientos. La posibilidad de acceder a estos recursos mediante el uso de repositorios abiertos permite a la comunidad científica reinvestigar y aplicar nuevos enfoques a materiales previamente estudiados, incluso cuando los investigadores se encuentran a miles de kilómetros o, en un futuro, cuando algunos de estos yacimientos hayan podido sufrir deterioros o afecciones que destruyan parte de la información que contenían.

En la presente tesis doctoral se han analizado algunos yacimientos icnológicos de La Rioja, en los que aparecen evidencias de comportamientos de los que pocas veces queda vestigio. Además, la comparación con información publicada en otras partes del mundo ha permitido realizar un estudio más general sobre estos comportamientos, tanto a partir del registro icnológico como de otras fuentes de información. Las conclusiones del estudio de estos comportamientos son:

### 8.1. Conclusiones sobre los comportamientos gregarios

El gregarismo o la agrupación de individuos de la misma especie es un comportamiento complejo que se da en multitud de grupos y especies de organismos, producto de variadas razones y que puede ser de carácter temporal o estable en el tiempo. La pertenencia a un grupo puede acarrear notables ventajas evolutivas y competitivas en términos de defensa contra depredadores, consecución de recursos o competencia intraespecífica. Pero también puede acarrear algunas desventajas para los individuos: reducción del éxito reproductivo, competencia intragrupal por los recursos o una mayor facilidad de detección por parte de los depredadores.

En paleontología de vertebrados, y más concretamente en paleontología de dinosaurios, este comportamiento ha sido ampliamente discutido desde el siglo XIX, y sigue siendo motivo de debate en algunas investigaciones actuales. Los primeros descubrimientos de acumulaciones monoespecíficas de individuos y de conjuntos de rastros similares, en algunos casos paralelos, hicieron surgir las primeras propuestas sobre gregarismo en dinosaurios no avianos. En términos icnológicos, si bien se habían realizado algunas propuestas previas, la aparición del artículo de Ostrom, 1972 sentó algunas de las bases formales para la identificación de comportamientos gregarios en base a las icnitas. Junto con este artículo, otros, como la propuesta de cálculo de velocidades de Alexander, 1976 proporcionó a paleontólogos e icnólogos herramientas para estudiar este tipo de comportamientos en base a las icnitas. Las

características propuestas actualmente para poder inferir comportamientos gregarios en base a icnitas serían: presencia de rastros paralelos o, en ocasiones, acumulaciones de rastros del mismo icnotaxón sin una orientación preferente; velocidades similares de rastros paralelos; conservación y profundidad similar de los rastros, que permita determinar que pudieron ser producidas en un lapso de tiempo corto; ausencia de superposición de rastros; y distancias entre rastros compatibles con animales desplazándose juntos, es decir, sin que sus cuerpos pudieran interferir los unos con los otros. Todas estas características deben englobarse en un estudio completo, que permita determinar si su presencia puede estar condicionada a otros factores externos al gregarismo; incluso, algunos estudios han demostrado que la ausencia de algunas de estas características puede ser justificable en determinados casos, como por ejemplo cuando se trata de grupos especialmente numerosos.

El conjunto de información proporcionado por diversos estudios, en base a diferentes fuentes de información, ha permitido observar que los comportamientos gregarios pudieron estar bastante generalizados entre el superorden Dinosauria, habiéndose propuesto para casi todos los grupos principales que lo conforman. En la Península Ibérica, los yacimientos de icnitas han aportado abundante información a este respecto, arrojando algo de luz sobre el gregarismo en grupos como ornitópodos, saurópodos y terópodos.

Las icnitas de dinosaurios ornitópodos de la Península Ibérica han permitido proponer comportamientos gregarios en este grupo desde el Jurásico Superior, lo cual, combinado con otras investigaciones realizadas en otras partes del mundo, pueden mostrar evidencias de este comportamiento incluso desde el Jurásico Inferior. Además, estas evidencias gregarias jurásicas aparecen en diferentes tipos de icnitas ornitópodas, tanto gráciles como robustas, lo cual ha permitido extender este comportamiento a diferentes clados basales dentro de Iguanodontia, como Dryosauridae y Ankylopollexia. Las inferencias gregarias en ornitópodos cretácicos son muchos más abundantes, probablemente debido al sesgo provocado por la cantidad de yacimientos de icnitas cretácicos que existen en la Península. Las icnitas de este grupo de dinosaurios no avianos han permitido proponer la existencia de grupos gregarios relativamente numerosos (hasta 14 individuos definidos por rastros paralelos en el yacimiento de Fuentesalvo o manadas incluso más numerosas como pueden sugerir algunas acumulaciones como la de La Era del Peladillo 1). Incluso, algunos rastros han permitido sugerir la idea de cierto cuidado parental, lo cual es una idea que, aunque es difícil de demostrar, no es descartable teniendo en cuenta algunos comportamientos gregarios actuales.

Las evidencias sobre gregarismo en dinosaurios saurópodos han sido reconocidas en el registro icnológico desde el siglo XIX, y tradicionalmente han sido las icnitas la principal fuente de información a este respecto. La presencia de rastros paralelos saurópodos ha sido documentada en multitud de ocasiones, si bien es cierto que algunas cuestiones importantes han surgido de la combinación de información procedente del registro icnológico y de sus restos esqueléticos

y acumulaciones. Muchos de los casos en los que se han documentado rastros paralelos o acumulaciones de icnitas de estos animales, están compuestos por icnitas de pequeño o mediano tamaño, lo cual, junto con algunos hallazgos de acumulaciones de individuos juveniles, han permitido proponer que existía cierta segregación por edades en las manadas de algunas especies de saurópodos. Si bien en algunos casos este pequeño-mediano tamaño podía estar producido por efectos de enanismo insular, en otros, el hallazgo de indicios de grandes saurópodos en áreas cercanas y edades similares, parece apuntar hacia cierta segregación por edades, en las que los individuos juveniles se encontrarían separados de los adultos. Estas afirmaciones pueden encontrarse matizadas por hallazgos realizados en la Patagonia, donde se han encontrado acumulaciones de sauropodomorfos, que parecen indicar que en algunas especies existía una cohesión social entre todos los grupos ontogenéticos, formando manadas compuestas por adultos y juveniles, pero con cierta segregación por edades dentro de la misma. Esto es coherente con lo observado en algunas especies actuales en las que existen importantes diferencias de tamaño (dimorfismo sexual y ontogenético), y en las cuales individuos juveniles y adultos se segregan para optimizar la consecución de recursos.

En el caso de los dinosaurios terópodos, los comportamientos gregarios podrían haber sido también beneficiosos en algunos aspectos, especialmente en las especies de tamaño pequeño y medio, aunque también en especies de gran tamaño si las condiciones ecológicas lo permitían, en especial en ecosistemas donde existían presas de gran tamaño que pudieran aportar suficientes recursos a un grupo de grandes depredadores. El registro icnológico lleva aportando evidencias de gregarismo desde el siglo XIX, abarcando un rango temporal amplio, desde el Triásico hasta finales del Cretácico. En la Península Ibérica, se han reportado evidencias de gregarismo desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico, siendo especialmente frecuentes los ejemplos en el Cretácico Inferior. En La Rioja, existen diversos yacimientos icnológicos que muestran evidencias de gregarismo, tanto en forma de rastros paralelos como de acumulaciones de rastros del mismo icnotaxón. Algunos ejemplos sugieren incluso la idea de cierto cuidado parental, aunque, como suele ocurrir en estos casos son propuestas difíciles de demostrar, si bien tampoco pueden ser descartadas.

Por todo lo mencionado, y si las propuestas realizadas por multitud de trabajos y autores son correctas, el gregarismo parece un comportamiento bastante generalizado dentro del superorden Dinosauria, al menos, en cuanto a su distribución en los diferentes clados que lo componen. Esto puede llevar a la conclusión de que, o bien el gregarismo apareció ya en los primeros integrantes del superorden, y fue mantenido en algunas especies y abandonado en otras; o bien que puede ser desarrollado por múltiples tipos de organismos, sin una relación evolutiva común, como demuestran los comportamientos sociales en multitud de animales actuales. De ahí la problemática de cómo definir gregarismo, y el grado de complejidad necesario para ser considerado tal.

## 8.2. Conclusiones sobre la capacidad de locomoción y carrera de los dinosaurios no avianos

Una de las cuestiones que más interés suscita entre la comunidad paleontológica y el público general es la capacidad y modo de movimiento de los dinosaurios no avianos, en especial, de los terópodos. La combinación de información proporcionada tanto por estudios biomecánicos basados en sus restos esqueléticos, como por el registro icnológico aportan importante información sobre las capacidades locomotoras de estos animales. En concreto, la información aportada por el registro icnológico adquiere especial importancia por su capacidad de testar algunos de los resultados obtenidos por los estudios teóricos biodinámicos.

El análisis del registro icnológico es capaz de aportar información sobre el modo de locomoción y velocidad que podían alcanzar los dinosaurios no avianos, gracias al concepto de similitud dinámica aplicado por Alexander, 1976 para el estudio de icnitas. Los cálculos de velocidades se han realizado durante años a partir de esta propuesta, aportando multitud de resultados en rastros de dinosaurios de un gran rango de edades geológicas y posiciones geográficas. De estos datos se puede observar que más de un 95% de los datos de velocidad obtenidos corresponden con animales desplazándose a baja velocidad, a un paso lento y energéticamente sostenible. Sin embargo, algunos rastros muestran velocidades de producción más elevadas, que podrían corresponder con desplazamientos de trote o carrera. La gran descompensación que existe entre la cantidad de rastros lentos y rápidos puede estar condicionada por varios factores:

- El desplazamiento rápido es una actividad energéticamente exigente que se realiza en momentos muy puntuales y no excesivamente extendidos en el tiempo.
- Para la formación de huellas, y su preservación hasta la actualidad como icnitas, se requiere de un productor que interactúe con un sedimento poco consolidado, con un contenido de agua elevado y de comportamiento relativamente plástico que permita la impresión total o parcial del autopodio. Este tipo de ambientes pueden no ser los más favorables para llevar a cabo una actividad anatómicamente tan exigente como es la carrera, y en caso de llevarse a cabo quizá no permitiera la aplicación de todo el potencial biodinámico del animal.
- Las mayores velocidades se obtienen de las longitudes de zancada más elevadas, esto hace que la posibilidad de encontrar rastros de carrera suficientemente largos como para calcular las velocidades durante sucesivos pasos del animal requiera de superficies icnológicas de gran extensión en las que hayan podido conservarse varias huellas de un rastro de carrera.
- Como en la mayoría de estudios que requieren de la observación humana, el sesgo inherente es inevitable, en especial en zonas con gran densidad de icnitas.



Las mayores velocidades de carrera obtenidas a partir del registro icnológico se encuentran en un rango entre 8-15 m/s, y han sido calculadas en rastros formados por icnitas entre 29-39 cm de longitud y asociados con productores bípedos. Esta información concuerda con algunas estimaciones biomecánicas realizadas, que sitúan a los dinosaurios bípedos no avianos de entre 100-1000 kg como corredores eficientes capaces de alcanzar elevadas velocidades. Según estos estudios, la eficacia de carrera en este tipo de animales decaería notablemente a partir de la tonelada de peso, por las descompensaciones que surgirían en cuanto a la efectividad muscular.

Además de las velocidades absolutas de desplazamiento, se ha comprobado gracias al registro icnológico que los dinosaurios terópodos no avianos eran capaces de modificar su velocidad de dos formas diferentes: modificando su velocidad de forma paulatina o mediante cambios bruscos, en cuestión de unos pocos pasos; pudiendo, además, combinar varias estrategias a lo largo de un mismo rastro. Estos cambios de velocidad podían ser también combinados con cambios de dirección, como muestra el rastro analizado de LT6B-01, lo que sugiere que, al menos algunos de ellos, eran depredadores ágiles y rápidos. La doble condición de estos depredadores entre los 100-1000 kg, como depredadores de presas más pequeñas y presas de depredadores más grandes puede haber forzado una selección hacia capacidades de carrera más efectivas.

Las velocidades calculadas en los rastros del yacimiento de La Torre (LT6A-14 y LT6B-01) se encuentran entre las tres mayores velocidades calculadas a partir de rastros de dinosaurios terópodos no avianos.

### 8.3. Conclusiones sobre la capacidad de natación en dinosaurios no avianos

El descubrimiento del nuevo yacimiento de Laguna en el Grupo Urbión de la Cuenca de Cameros es un hallazgo importante dada la escasez de rastros de natación atribuibles a dinosaurios no avianos en el registro fósil. Las 27 icnitas estudiadas han sido clasificadas en 6 morfotipos debido a su morfología e incluidas en 5 categorías basadas en la interacción autopodio-sustrato y en su perfil de profundidad: Categoría 1, icnitas con dos o tres marcas digitales elongadas y subparalelas, en las que la interacción biomecánica entre el autopodio y el sustrato es mínima o casi mínima, que no muestran evidencias de tracción en su parte proximal (en forma de elevaciones significativas del sedimento) y un perfil de profundidad simétrico, con pendientes moderadas o bajas en su parte proximal y distal y las zonas más profundas localizadas en algún punto intermedio entre ellas; Categoría 2, impresiones digitales penetrativas en el sustrato con contornos subcirculares en vista apical, presentando márgenes distales y proximales abruptos e inclinados y que en ocasiones pueden mostrar marcas de arrastre de los dedos en posiciones proximales y/o distales; Categoría 3, marcas digitales elongadas y superparalelas, que generalmente muestran elevaciones de sedimento tras su límite proximal, con un perfil de profundidad muy inclinado en su parte proximal y pendiente moderada o baja en su parte distal, con la zona más profunda localizada en el tercio proximal de la icnita; Categoría

4, de una a tres impresiones digitales con morfologías desde subcirculares a ligeramente elongadas o elípticas en vista apical, con la impresión del dedo III siendo la más desarrollada tanto en profundidad como en longitud y con perfiles de profundidad mostrando márgenes distales y proximales inclinados, presentando un mayor desarrollo e inclinación en la parte proximal, siendo esta también la zona más profunda; Categoría 5, icnitas con un contorno aproximadamente tridáctilo, dentro del cual pueden distinguirse de uno a tres surcos que profundizan en el sedimento y que son el producto del movimiento de los dedos mientras el animal se impulsaba en una flotación parcial.

La Categoría 1 muestra icnitas producidas por un animal en flotación, que se desplazaba nadando sobre la superficie en una lámina de agua de profundidad similar a su altura acetabular, con un movimiento cráneo-caudal de sus extremidades en un caso ideal, que puede sufrir modificaciones en caso de existir corrientes de agua. Las icnitas de la Categoría 3 fueron producidas mientras el animal se encontraba total o parcialmente en flotación y su movimiento era provocado por un impulso mixto tanto con el agua como con el sustrato. Las Categorías 2, 4 y 5 están compuestas por icnitas que pudieron ser producidas durante un desplazamiento por el fondo del agua, cuando el animal contactaba con sus dedos en el sustrato vertical o subverticalmente para equilibrar un desplazamiento irregular o para mantener un movimiento a través del agua.

El yacimiento de Laguna, cuyo productor es un dinosaurio bípedo indeterminado, proporciona nueva información sobre las capacidades de natación de este grupo de vertebrados y como la gran variabilidad morfológica de este tipo de rastros se encuentra más relacionada con el comportamiento y movimiento que con diferentes características anatómicas del productor o productores. Este hecho pone también de manifiesto la problemática de cómo clasificar este tipo de icnitas, siendo una opción interesante su clasificación en categorías dependientes de la interacción autopodio-sustrato de cara a evitar problemáticas icnotaxonómicas en rastros formados por icnitas de morfología muy variada donde más de un icnotaxón puede ser identificado.

#### 8.4. Conclusiones finales

El conjunto de investigaciones realizadas en la presente tesis doctoral permite afirmar que el estudio del registro icnológico, especialmente cuando este se lleva a cabo mediante el uso de nuevas tecnologías, puede aportar información importante sobre determinados comportamientos en dinosaurios no avianos. Los datos aportados por el registro icnológico son de gran importancia por su naturaleza única, ya que es el resultado de la interacción de los organismos con su entorno, siendo evidencia de su comportamiento; esto permite que de él se pueda extraer información importante que otras fuentes de información, como el registro óseo fósil o los estudios biodinámicos, no pueden aportar. Sin embargo, hay que tener en cuenta

ciertas limitaciones que posee el registro icnológico de cara a obtener conclusiones definitivas sobre algunos aspectos; en especial, la incertidumbre que existe en muchos casos para relacionar icnitas con taxones concretos o la incertidumbre sobre el desfase temporal existente entre la producción de diferentes icnitas y rastros en un mismo yacimiento. La capacidad de combinar información icnológica con la procedente de otras fuentes (osteológica, biomecánica, etc.) es de gran importancia para obtener una visión global sobre el comportamiento y capacidades de los dinosaurios no avianos, uno de los grupos paleontológicos que más interés suscitan tanto entre investigadores como público general. El desarrollo de nuevas tecnologías, que permiten realizar nuevos análisis y desde novedosos puntos de vista, son sin duda una gran ayuda para realizar estudios del comportamiento de estos animales extintos. Sin duda su uso y futuro desarrollo tecnológico llevará a realizar nuevos descubrimientos e interpretaciones sobre la paleobiología de los dinosaurios no avianos a partir del estudio de sus icnitas.



# CAPÍTULO 9.

## REFERENCIAS

# A

Accarie, H., Beaudoin, B., Dejax, J., Friès, G., Michard, J., Taquet, P., 1995. Découverte d'un dinosaure théropode Nouveau (*Genusaurus sisteronis* n.g., n.sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 320 (2), 327–334.

Aguirrezabala, L. M., Torres, J. A., Viera, L. I., 1985. El Weald de Igea (Camerós, La Rioja). *Sedimentología, Bioestratigrafía y Paleocnología de grandes reptiles (Dinosaurios)*. *Munibe* 37, 111–138.

Albritton, C.C., 1942. Dinosaur tracks near Comanche, Texas. *Field and Laboratory*, 10, 160–181.

Alexander, R. M., 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261, 129–130.

Alexander, R. M., 1985. The ideal and the feasible: physical constraints on evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 26(4), 345–358.

Alexander, R.M., Langman, V. A., Jayes, A. S., 1977. Fast locomotion of some African ungulates. *Journal of Zoology* 183, 291–300.

Allen, V., Bates, K.T., Li, Z., Hutchinson, J.R., 2013. Linking the evolution of body shape and locomotor biomechanics in bird-line archosaurs. *Nature* 497, 104–107 [10.1038/nature12059](https://doi.org/10.1038/nature12059).

Alonso, A., Aurell, M., Mas, J.R., Meléndez, A., Nieva, S., 1989. Estructuración de las plataformas del Jurásico superior de la zona de enlace entre la Cuenca Ibérica y el Estrecho de Soria. *Comunicaciones del XII Congreso Español de Sedimentología (Bilbao-España)*, 175–178.

Alonso, A., Mas, J.R., 1993. Control tectónico e influencia del eustatismo en la sedimentación del Cretácico inferior de la cuenca de los Cameros. *Cuadernos de Geología Ibérica* 17, 285–310.

Alonso, A., Canudo, J.I., 2016. On the spinosaurid theropod teeth from the Early Barremian (Early Cretaceous) Blesa Formation (Spain). *Historical Biology* 28, 823–834.

Alonso, A., Gasca, J. M., Navarro-Lorbes, P., Rubio, C., Canudo, J. I., 2018. A new contribution to our knowledge of the large-bodied theropods from the Barremian of the Iberian Peninsula: The “Barranco del Hocino” site (Spain). *Journal of Iberian Geology* 44, 7–23.

Álvaro, M., Capote, R., Vegas, R., 1979. Un modelo de evolución geotectónica para la Cadena Celtibérica. *Acta Geológica Hispánica* 14, 172–177.

Amiot R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H.,

Zhang, F., Zhou, Z., 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* 38,139–142.

Andrés Cabello, S., 2022. Gobernanza y políticas públicas contra la despoblación rural a través del caso de La Rioja (España). *Ehquidad. International Welfare Policies and Social Work Journal* 17, 245-274. doi: 10.15257/ehquidad.2022.0009

Arden, T. M., Klein, C. G., Zouhri, S., Longrich, N. R., 2019. Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research*, 93, 275-284.

Arribas, J., Mas, R., Ochoa, M., Alonso, A., 2002. Composición y diagénesis del registro detrítico en el borde suroccidental de la Cuenca de Cameros. *Zubía* 14, 99-109.

Arribas, J., Alonso, A., Mas, R., Tortosa, A., Rodas, M., Barrenechea, J.F., Alonso-Azcárate, J., Artigas, R., 2003. Sandstone petrography of continental depositional sequences of an intraplate rift basin: Western Cameros Basin (North Spain). *Journal of Sedimentary Research* 73, 309-327.

Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Buck, P. V., Fabbri, M., Samathi, A., Delcourt, R., Fernandes, M.A., Sander, M., 2018. Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90, 283-295.

Avanzini, M., García-Ramos, J. C., Lires, J., Menegon, M., Pinuela, L., Fernández, L. A., 2005. Turtle tracks from the late Jurassic of Asturias, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 50(4), 743-755.

Avanzini, M., García-Ramos, J. C., Lires, J., Piñuela, L., Lockley, M.G., 2010. Preservational morphotypes of *Crocodylodus* from the Late Jurassic of Asturias (Spain). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 51, 239–244.

## B

Bakker, R.T., 1968. The superiority of dinosaurs. *Discovery* 3 (2), 11–22.

Bandyopadhyay, S., Roy-Chowdhury, T.K., Sengupta, D.P., 2002. Taphonomy of some Gondwana vertebrate assemblages of India. *Sedimentary Geology* 147, 219–245.

Barco, J.L., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I., 2006. New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): an example of gregarious behaviour in theropod dinosaurs. *Ichnos* 13, 237-248. doi: 10.1080/10420940600843682.

Barker, C.T., Hone, D.W.E., Naish, D., Cau, A., Lockwood, J.A.F., Foster, B., Clarkin, C.E., Schneider, P., Gostling, N.J., 2021. New spinosaurids from the Wessex Formation (Early Cretaceous, UK) and the European origins of Spinosauridae. *Scientific Reports* 11(1), 19340.

Barnes, F.A., Lockley, M.G., 1994. Trackway evidence for social sauropods from the Morrison Formation, Eastern Utah (USA). *Gaia* 10, 37–42.

Baron, M.G., Norman, D.B., Barrett, P.M., 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543(7646), 501–506.

Bates, K.T., Mannion, P.D., Falkingham, P.L., Brusatte, S.L., Hutchinson, J.R., Otero, A., Sellers, W.I., Sullivan, C., Stevens, K.A., Allen, V.R., 2016. Temporal and phylogenetic evolution of the sauropod dinosaur body plan. *Royal Society Open Science* 3, 150636.

Beauchamp, G., 2004. Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271(1543), 1039–1042. doi:10.1098/rspb.2004.2703.

Beauchamp, G., 2014. *Social Predation: How Group Living Benefits Predators and Prey*. Elsevier, 317 pp.

Beevor, T., Quigley, A., Smith, R.E., Smyth, R.S., Ibrahim, N., Zouhri, S., Martill, D.M., 2021. Taphonomic evidence supports an aquatic lifestyle for Spinosaurus. *Cretaceous Research*, 117, 104627.

Bennett, M.R., Morse, S.A., Falkingham, P.L., 2014. Tracks made by swimming hippopotami: an example from Koobi Fora (Turkana Basin, Kenya). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 409, 9–23.

Benton, M.J., 2014. *Vertebrate palaeontology*. John Wiley and Sons. Brusatte, S. L., Nesbitt, S. J., Irmis, R. B., Butler, R. J., Benton, M. J., Norell, M. A., 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews*, 101(1–2), 68–100.

Berryman, A.A., Dennis, B., Raffa, K.F., Stenseth, N.C., 1985. Evolution of optimal group attack, with particular reference to bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecology* 66, 898–903.

Bertram, B.C.R., 1978. Living in groups: predator and prey. En: Krebs, J.R., Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 64–96.

Beuther, A., 1966. *Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillas-Schichten im Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten)*. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 44, 108–121.

Bird, R.T., 1939. Thunder in his footsteps. *Natural History* 43, 254–261 302.

Bird, R.T., 1941. A dinosaur walks into the museum. *Natural History* 43, 254–261.



Bird, R.T., 1944. Did Brontosaurus ever walk on land? *Natural History* 53, 60–67.

Bishop P. J., 2018. The influence of speed and size on avian terrestrial locomotor biomechanics: Predicting locomotion in extinct theropod dinosaurs. *PLoS ONE* 13(2), e0192172.

Bishop, P.J., Clemente, C.J., Weems, R.E., Graham, D.F., Lamas, L.P., Hutchinson, J.R., Rubenson, J., Wilson, R.S., Hocknull, S.A., Barrett, R.S., Lloyd, D.G., 2017. Using step width to compare locomotor biomechanics between extinct, non-avian theropod dinosaurs and modern obligate bipeds. *Journal of the Royal Society Interface* 14, 20170276; 10.1098/rsif.2017.0276.

Bonaparte, J. F., J. E. Powell., 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda–Coelurosauria–Carnosauria–Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série* 139, 19–28.

Boulenger G.A., 1881. *Iguanodon bernissartensis*. p. 606. En: Beneden P-J, ed. Sur l'arc pelvien chez les dinosauriens de Bernissart. *Bulletin de l'Académie royal de Belgique* 3 Sér. 1. Brussels, Belgium: Académie royal de Belgique, 600–608.

Brand, L.R., Tang, T., 1991. Fossil vertebrate footprints in the Coconino Sandstone (Permian) of northern Arizona: evidence for underwater origin. *Geology* 19(12), 1201–1204.

Bromley, R.G., 1996. *Trace Fossils*, 2nd edition. Chapman & Hall, 361 pp.

Buffetaut, E., 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine* 144, 1021–1025.

## C

Canudo, J. I., Gasulla, J. M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J. L., Yagüe, P., 2008. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana*, 45(4), 649–662.

Carrano, M.T., Biewener, A.A., 1999. Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion. *Journal of Morphology* 240(3), 237–249.

Casamiquela, R.M., 1964. *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Ministerio de Asuntos Sociales, Provincia de Río Negro, 229 pp.

Casanovas, M.L., Ezquerra, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V., 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-Cladellas, M.L., Santafé-Llopi, J.V., 1971. Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño. *Acta Geológica Hispánica*, VI 5, 139-142.

Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopi, J.V., 1974. Dos nuevos yacimientos de icnitas de Dinosaurios. *Acta Geologica Hispanica* 9, 88-91.

Casanovas-Cladellas, M.L., Ezquerra Miguel, R., Fernández-Ortega, A., Pérez-Lorente, F., Santiago Llopi, J. V., 1990. Huellas de dinosaurio en Soto de Cameros (La Rioja, España). *Zubía* 8, 49-71.

Casanovas-Cladellas, M. L., Ezquerra-Miguel, R., Fernández-Ortega, A., Pérez-Lorente, F., Santafé Llopi, J.V., Torcida-Fernández, F., 1993. Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site (Igea, La Rioja, Spain). *Revue de Paléobiologie* Volume spec. 7, 29-36.

Casas Sainz, A.M., 1993. Oblique tectonic inversion and basement thrusting in the Cameros Massif (Northern Spain). *Geodinamica Acta* 6, 202-216.

Casas, A.M., Cortés, A., Gil, A., Maestro, A., Muñoz, A., Pocovi, A., Martínez, B., Oliva, B., Liesa, C., Castillo, E., Pueyo, E., Millán, H., Simón, J.L., Arlegui, L., Aurell, M., Mata, M.P., Tena, S., Román, T., 1995. Estructura y evolución mesozoicoterciaria de las Sierras de Cameros-Demanda (Cordillera Ibérica). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, España, 113 pp.

Casas-Sainz, A.M., Gil-Imaz, A., 1998. Extensional subsidence, contractional folding and thrust inversion of the eastern Cameros basin. Northern Spain. *Geologische Rundschau* 86, 802-818.

Casas-Sainz, A.M., Cortés-Gracia, A.L., Maestro-González, A., 2000. Intraplate deformation and basin formation during the Tertiary within the northern Iberian plate: Origin and evolution of the Almazán Basin. *Tectonics* 19, 258-289.

Cash, K.J., McKee, M.H., Wrona, F.J., 1993. Short- and long-term consequences of grouping and group foraging in the free-living flatworm *Dugesia tigrina*. *Journal of Animal Ecology* 62, 529-535.

Castanera, D., Barco, J.L., Díaz-Martínez, I., Herrero Gascón, J., Pérez-Lorente, F., Canudo, J.I., 2011. New evidence of a herd of titanosauriform sauropods from the lower Berriasian of the Iberian range (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310, 227-237. doi: 10.1016/j.palaeo.2011.07.015.

Castanera, D., Pascual, C., Razzolini, N. L., Vila, B., Barco, J. L., Canudo, J. I., 2013a. Discriminating between medium sized tridactyl trackmakers: Tracking ornithopod tracks in the base of the Cretaceous (Berriasian, Spain). *PLoS ONE* 8, e81830.

Castanera, D., Vila, B., Razzolini, N. L., Falkingham, P. L., Canudo, J. I., 2013b. Manus track preservation bias as a key factor for assessing trackmaker identity and quadrupedalism in basal ornithopods. *PLoS ONE* 8, e54177.

Castanera, D., Vila, B., Razzolini, N., Dos Santos, V.F., Pascual, C., Canudo, J.I., 2014. Sauropod trackways of the Iberian Peninsula: palaeoetological and palaeoenvironmental implications. *Journal of Iberian Geology* 40(1), 49-59.

Castanera, D., dos Santos, V. F., Piñuela, L., Pascual, C., Vila, B., Canudo, J. I., Moratalla, J.J., 2016. Iberian sauropod tracks through time: variations in sauropod manus and pes track morphologies. En: Falkingham, P.L., Marty, D., Richter, A. (eds.). *Dinosaur tracks: the next steps*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 120–137.

Castanera, D., Belvedere, M., Marty, D., Paratte, G., Lapaire-Cattin, M., Lovis, C., Meyer, C.A., 2018. A walk in the maze: variation in Late Jurassic tridactyl dinosaur tracks from the Swiss Jura Mountains (NW Switzerland). *PeerJ* 6, e4579.

Castanera, D., Pascual-Arribas, C., Canudo, J.I., Puértolas-Pascual, E., 2022. A new look at *Crocodylopodus meijidei*: implications for crocodylomorph locomotion. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41:5, e2020803, DOI: 10.1080/02724634.2021.2020803

Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D. F., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., Barsbold, R., Tsogtbaatar, K., Currie, P.J., Godefroit, P., 2017. Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature*, 552(7685), 395-399.

Cayla, N., 2014. An overview of new technologies applied to the management of geoheritage. *Geoheritage* 6, 91–102.

Cayla, N., Hobléa, F., Reynard, E., 2014. New digital technologies applied to the management of geoheritage. *Geoheritage*, 6(2), 89–90.

Charig A.J., Milner A.C., 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of Natural History Museum Geology Ser.* 53(1), 11–70.

Citton, P., Romano, M., Carluccio, R., Caracciolo, F.D., Nicolosi, I., Nicosia, U., Sacchi, E., Speranza, G., Speranza, F., 2017. The first dinosaur tracksite from Abruzzi (Monte Cagno, Central Apennines, Italy). *Cretaceous Research* 73, 47-59.

Clark, N.D.L., Ross, R.A., Booth, P., 2005. Dinosaur tracks from the Kilmaluag Formation (Bathonian, Middle Jurassic) of Score Bay, Isle of Skye, Scotland, UK. *Ichnos* 12(2), 93–104.

Clemente, P., 2010. Review of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous Stratigraphy in Western Cameros basin, Northern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 23, 101-143.

Clemente, P., Alonso, A., 1990. Estratigrafía y sedimentología de las facies continentales del Cretácico inferior en el borde meridional de la Cuenca de los Cameros. *Estudios Geológicos* 46, 257-276.

Clemente, P., Pérez-Arlucea, M., 1993. Depositional architecture of the Cuerda del Pozo Formation, Lower Cretaceous of the extensional Cameros Basin, northcentral Spain. *Journal of Sedimentary Petrology* 63, 437-452.

Cohen, A.S., Halfpenny, J., Lockley, M., Michel, E., 1993. Modern vertebrate tracks from Lake Manyara, Tanzania and their paleobiological implications. *Paleobiology*, 433-458.

Coombs Jr., W.P., 1975. Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 17, 1-33.

Coombs, W.P., Jr., 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology* 53, 393-418.

Coria, R.A., 1994. On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. *Gaia* 10, 209-213.

Creel, S., Creel, N.M., 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* 50, 1325-1339.

Creel, S., Creel, N.M., 2002. *The African Wild Dog: Behavior, Ecology and Conservation*. Princeton University Press, Princeton.

Cresswell, W., 1997. Interference competition at low competitor densities in blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 66, 461-471.

Cresswell, W., Quinn, J.L., 2004. Faced with a choice, sparrowhawks more often attack the more vulnerable prey group. *Oikos* 104, 71-76.

Cuadrat, J.M., 1994. El clima. En: García-Ruiz, J.M. y Arnáez, J. (eds.). *Geografía de La Rioja*. Caja Rioja, Tomo 1: Geografía Física, pp. 129-163, Logroño.

Cuadrat, J.M., Vicente-Serrano, S.M., 2008. Características espaciales del clima en La Rioja modelizadas a partir de sistemas de información geográfica y técnicas de regresión espacial. *Zubía* 20, 119-142.

Cuesta, E., Diaz-Martinez, I., Ortega, F., Sanz, J. L., 2015. Did all theropods have chicken-like feet? First evidence of a non-avian dinosaur podotheca. *Cretaceous Research* 56, 53-59. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.03.008>.

Cuesta, E., Ortega, F., Sanz, J.L., 2018a. Appendicular osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda: Carcharodontosauridae) from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(4), 1-24.

Cuesta, E., Vidal, D., Ortega, F., Sanz, J.L., 2018b. The cranial osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda; Carcharodontosauria) from the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*, 91, 176-194.

Cuesta, E., Ortega, F., Sanz, J.L., 2019. Axial osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda; Carcharodontosauria) from the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*, 95, 106-120.

Curio, E., 1978. The adaptive significance of avian mobbing: I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 48, 175-183.

Currie, P.J., 1983. Hadrosaur trackways from the Lower Cretaceous of Canada. *Acta Palaeontologica Polonica* 28, 63-73.

Currie, P.J., 1995. Ornithopod trackways from the Lower Cretaceous of Canada. En: Sarjeant, W.A.S. (ed.). *Vertebrate Fossils and the Evolution of Scientific Concepts*. Gordon and Breach, Newark, NJ, 431-442.

Currie, P.J., 2000. Possible evidence of gregarious behavior in tyrannosaurids. *Gaia* 15, 271-277.

Currie, P.J., Eberth, D.A., 2010. On gregarious behavior in *Albertosaurus*. *Canadian Journal of Earth Science* 47, 1277-1289.

Currie, P. J., Badamgarav, D., Koppelhus, E.B., Sissons, R., Vickaryous, M.K., 2011. Hands, feet, and behaviour in *Pinacosaurus* (Dinosauria: Ankylosauridae). *Acta Palaeontologica Polonica* 56(3), 489-504.

Curry-Rogers, K.A., 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. En: Curry Rogers, K.A., Wilson, J.A. (eds.). *The sauropods. Evolution and paleobiology* University of California Press, Berkeley and Los Angeles, pp. 50-103.

Curry-Rogers, K., Wilson, J. A., 2005. *The Sauropods. Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley.

## D

Day, J.J., Norman, D.B., Gale, A.S., Upchurch, P., Powell, H.P., 2004. A middle Jurassic dinosaur trackway site from Oxfordshire, UK. *Palaeontology* 47 (2), 319-348.

de Lapparent, A.F., Montenat, C., 1967. Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée). Mémoires de la Société géologique de France 46(2) [Mémoire 107], 1-44.

De Waal, F., 2016. ¿Tenemos suficiente inteligencia para entender la inteligencia de los animales? Tusquets editores, 365 pp.

Dececchi, T.A., Mloszewska, A.M., Holtz, T. R., Jr., Habib, M.B., Larsson, H.C.E., 2020. The fast and the frugal: Divergent locomotory strategies drive limb lengthening in theropod dinosaurs. PLoS ONE 15(5), e0223698; 10.1371/journal.pone.0223698.

Demathieu, G., Ginsburg, L., Guérin, C., Truc, G., 1984. Étude paléontologique, ichnologique et paléoécologique du gisement oligocène de Saignon (basin d' Apt, Vaucluse). Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle Paris C 6, 153-183.

Demathieu, P., Izart, A., Charrière, A., Vianey-Liaud, M., 2022. Small sauropod tracks in the Hettangian of Southern France—A case of ichnite fossilization in an intertidal zone. Paleovertebrata, 45(2), 1-14.

Díaz-Martínez, I., 2013. Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros, Cretácico Inferior): icnotaxonomía y aplicación paleobiológica. Tesis Doctoral, Universidad de La Rioja, 768 pp. (inérita).

Díaz-Martínez, I., Pérez-Lorente, F., Canudo, J.I., Pereda-Suberbiola, X., 2009. 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., García-Ortiz de Landaluce, E., Girela, J. M. O., Reyes, A. H., Martínez, E., Jiménez, N., Aldaiturriaga, L., Benito, J., Colina, A., Fernández, A., Martínez, J. A., Ortega, A., Pereda, J.C., Requeta, L.E., Sanz, J.L. y Pérez-Lorente, F., 2010. Treinta años de trabajo de campo en los yacimientos icnológicos de La Rioja (1980-2010). Zúbia 28, 167-178.

Díaz-Martínez I., Pereda-Suberbiola X., Pérez-Lorente F., Canudo J.I., 2015a. Ichnotaxonomic Review of Large Ornithopod Dinosaur Tracks: Temporal and Geographic Implications. PLoS ONE 10(2), e0115477. doi:10.1371/journal.pone.0115477.

Díaz-Martínez, I., García-Ortiz, E., Pérez-Lorente, F., 2015b. A new dinosaur tracksite with small footprints in the Urbión Group (Cameros Basin, Lower Cretaceous, La Rioja, Spain). Journal of Iberian Geology 41 (1), 167-175.

Díaz-Martínez, I., Citton, P., de Valais, S., García-Ortiz, E., 2018. La fotogrametría se convierte en una poderosa herramienta para la conservación y difusión del patrimonio paleontológico. revista ph, Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico, 94, 20-22.

Díaz-Martínez, I., Suarez-Hernando, O., Larrasoña, J.C., Martínez-García, B.M., Beceta, J.I., Murelaga, X., 2020. Multi-aged social behaviour based on artiodactyl tracks in an

early Miocene palustrine wetland (Ebro Basin, Spain). *Scientific Reports* 10, 1099. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57438-4>.

Dodson, P., 1990. Sauropod paleoecology. En: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H (eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, pp. 402–407.

Dollo, L., 1906. Les dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. *Bulletin France Belgique*, 441-448.

Doublet, S., 2004. Contrôles tectonique et climatique de l'enregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: Le Bassin de Cameros (Jurassique supérieur-Crétacé inférieur) provinces de Soria-La Rioja, Espagne). Tesis doctoral, Université de Bourgogne, 465 pp.

Doublet, S., García, J.P., Guiraud, M., Ménard, A., 2003. Wave-dominated siliciclastic and carbonate sedimentation in a Lower Cretaceous lake (Cameros basin, northern Spain). *Journal of Iberian Geology* 29, 11-30.

Duveau, J., Berillon, G., Verna, C., Laisné, G., Cliquet, D., 2019. The composition of a Neandertal social group revealed by the hominin footprints at Le Rozel (Normandy, France). *PNAS* 116, 19409–19414.

## E

Eberth, D.A., Currie, P.J., 2010. Stratigraphy, sedimentology, and taphonomy of the *Albertosaurus* bonebed (upper Horseshoe Canyon Formation; Maastrichtian), southern Alberta, Canada. This article is one of a series of papers published in this Special Issue on the theme *Albertosaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47, 1119-1143.

Ellis, D.H., Bednarz, J.C., Smith, D.G., Flemming, S.P., 1993. Social foraging classes in raptorial birds. *BioScience* 43, 14–20.

Ezquerro, R., Doublet, S., Costeur, L., Galton, P. M., 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(6), 507-510.

Ezquerro, R., Costeur, L., Pérez-Lorente, F., 2010. Los dinosaurios también nadaban. *Investigación y ciencia* diciembre, 2-8.

# F

Fabbri M., Navalón G., Benson R.B.J., Pol D., O'Connor J., Bhullar B.A.S., Erickson G.M., Norell M.A., Orkney A., Lamanna M.C., Zouhri, S., Becker, J., Emke, A., Dal Sasso, C., Bindellini, G., Maganuco, S., Auditore, M., Ibrahim, N., 2022. Subaqueous foraging among carnivorous dinosaurs. *Nature*. 603: 852–857.

Falkingham, P. L., 2014. Interpreting ecology and behaviour from the vertebrate fossil track record. *Journal of Zoology*, 292(4), 222-228.

Falkingham, P.L., Gatesy, S.M., 2014. The birth of a dinosaur footprint: Subsurface 3D motion reconstruction and discrete element simulation reveal track ontogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 18279 - 18284.

Falkingham, P.L., Gatesy, S.M., 2020. Discussion: Defining the morphological quality of fossil footprints. *Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present* by Lorenzo Marchetti et al., *Earth-Science Reviews*, 103320. doi: 10.1016/j.earscirev.2020.103320.

Falkingham, P. L., Bates, K. T., Margetts, L., Manning, P. L., 2011a. The 'Goldilocks' effect: preservation bias in vertebrate track assemblages. *Journal of the Royal Society, Interface*, 8(61), 1142–1154. <https://doi.org/10.1098/rsif.2010.0634>

Falkingham, P.L., Bates, K.T., Margetts, L., Manning, P.L., 2011b. Simulating sauropod manus-only trackway formation using finite-element analysis. *Biology Letters* 27, 142-145.

Falkingham, P.L., Bates, K.T., Mannion, P.D., 2012. Temporal and palaeoenvironmental distribution of manus-and pes-dominated sauropod trackways. *Journal of the Geological Society*, 169(4), 365-370.

Falkingham, P.L., Bates, K.T., Avanzini, M., Bennett, M.R., Bordy, E.M., Breithaupt, B.H., Castanera, D., Citton, P., Díaz-Martínez, I., Farlow, J.O., Fiorillo, A.R., Gatesy, S.M., Getty, P.R., Hatala, K.G., Hornung, J.J., Hyatt, J.A., Klein, H., Lallensack, J.N., Martin, A.J., Marty, D., Matthews, N., Meyer, C.A., Milàn, J., Minter, N.J., Razzolini, N.L., Romilio, A., Salisbury, S.W., Sciscio, L., Tanaka, I., Wiseman, A.L., Xing, L., Belvedere, M., 2018. A



standard protocol for documenting modern and fossil ichnological data. *Palaeontology* 61(4), 469-480.

Faria, C.C., Faria, C.C., Riga, B.J., Candeiro, C.R., Marinho, T.D., David, L.D., Simbras, F.M., Castanho, R.B., Muniz, F.P., Pereira, P.V., 2015. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences* 61, 154-163.

Farlow, J.O., 1981. Estimates of dinosaurs speeds from a new trackway site in Texas. *Nature* 294, 747-748.

Farlow, J.O., 1987. Lower Cretaceous dinosaur tracks, Paluxy River Valley, Texas. South-Central Section, Geological Society of America, Baylor University, 1-50.

Farlow, J.O., 2001. *Acrocanthosaurus* and the maker of Comanchean large theropod footprints. In: Tanke, D.H., Carpenter, K. (Eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Review, Bloomington, 408-427.

Farlow, J.O., 2018. Noah's Ravens. Interpreting the Makers of Tridactyl Dinosaur Footprints of the Newark Supergroup, Early Jurassic, Eastern North America in *Noah's Ravens: Interpreting the Makers of Tridactyl Dinosaur Footprints* (ed. Farlow, J. O.) 223-316 (Indiana University Press).

Farlow, J.O., Smith, M.B., Robinson, J.M., 1995. Body mass, bone "strength indicator" and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 713-725.

Farlow, J.O., Gatesy, S.M., Holtz, T.R., Jr., Hutchinson, J.R., Robinson, J. M., 2000. Theropod locomotion. *American Zoologist* 40, 640-663.

Farlow, J.O., O'Brien, M., Kuban, G.J., Dattilo, B.F., Bates, K.T., Falkingham, P.L., Piñuela, L., Rose, A.L., Freels, S., Kumagai, C., Libben, C., Smith, J., Whitcraft, J.C., 2012. Dinosaur Tracksites of the Paluxy River Valley (Glen Rose Formation, Lower Cretaceous), Dinosaur Valley State Park, Somervell County, Texas. *Actas de V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, Burgos*, 41 - 69.

Farlow, J. O., Robinson, N. J., Turner, M. L., Black, J. and Gatesy, S. M. 2018. Footfall pattern of a bottom-walking crocodile (*Crocodylus acutus*). *Palaios*, 33(9), 406-413.

Farlow, J. O., Galton, P. M., Hyatt, J. A., 2019a. Dinosaur footprints from Dinosaur State Park (East Berlin Formation, Lower Jurassic, Rocky Hill, Connecticut, USA). *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften/Beiheft*, 46, 27-29.

Farlow, J.O., Bakker, R. Dattilo, B., Deschner, E., Falkingham, P., Harter, C., Solis, R., Temple, D., Ward, W., 2019b. Thunder lizard handstands: Manus-only sauropod trackways from the Glen Rose Formation (Lower Cretaceous, Kendall County, Texas). *Ichnos*, 27, 167-199. <https://doi.org/10.1080/10420940.2019.1698424>

Fernández-Barrenechea, J.M., 1993. Evolución de la mineralogía de arcillas en el tránsito diagénesis-metamorfismo de bajo grado en el Grupo Urbión (Cretácico Inferior) de la Cuenca de Los Cameros (Soria-La Rioja). Doctor en Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Departamento de Cristalografía y Mineralogía. Madrid, 299 pp.

Fernández-Lozano, J., Gutiérrez-Alonso, G., 2017. The Alejico carboniferous forest: a 3D-terrestrial and UAV-assisted photogrammetric model for geologic heritage. *Geoheritage* 9, 163–173.

Ferraby, R., Powlesland, D., 2019. Heritage and landscape change: recording, archiving and engaging with photogrammetry on the Jurassic Coast World Heritage Site. *Proceedings of the Geologists' Association* 130, 483–492.

Fiorillo, A.R., 1998. Dental microwear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus*: evidence for resource partitioning in the Late Jurassic of North America. *Historical Biology* 13, 1–16.

Fiorillo, A. R., Hasiotis, S. T., Kobayashi, Y., 2014. Herd structure in Late Cretaceous polar dinosaurs: A remarkable new dinosaur tracksite, Denali National Park, Alaska, USA. *Geology* 42, 719–722.

Ford, T. L., Martin, L. D., 2010. A semi-aquatic life habit for *Psittacosaurus*. In *New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium*, 328–339. Indiana University Press.

Fordyce, J.A., Agrawal, A.A., 2001. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of Animal Ecology* 70, 997–1005.

Fornós, J. J., Bromley, R. G., Clemmensen, L. B., Rodríguez-Perea, A., 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 180(4), 277–313.

Foster, J. R., Lockley, M. G., 1997. Probable crocodylian tracks and traces from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of eastern Utah. *Ichnos* 5, 121–129.

Foth, C., Rauhut, O. W. M., 2013. Macroevolutionary and morphofunctional patterns in theropod skulls: A morphometric approach. *Acta Palaeontologica Polonica* 58 (1), 1–16.

Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérex, G., Torcida, F., Urién, V., Meijide-Fuentes, F., Meijide-Fuentes, M., 2001. Restos fósiles de *Baryonyx* (Dinosauria, Theropoda) en el Cretácico inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España). In: *Actas de las I Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno* (CAS ed.) Salas de los Infantes, 349–359.

Fujita, M., Lee, Y. N., Azuma, Y., Li, D., 2012. Unusual tridactyl trackways with tail traces from the Lower Cretaceous Hekou Group, Gansu Province, China. *Palaios*, 27(8), 560-570.

# G

Gaillard, C., Bernier, P., Barale, G., Bourseau, J. P., Buffetaut, E., Ezquerro, R., Gall, J.-C., De Lapparent De Broin, F., Renous, S., Wenz, S., 2003. A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. *Lethaia*, 36(4), 315-322.

Gámez, J.A., Liñán, E., 1996. Revisión de la terminología icnológica en español. *Revista Española de Paleontología* 11, 155-176.

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, 428 pp. (inédita).

García-Ortiz, E., Pérez-Lorente, F. 2014. Palaeoecological inferences about dinosaur gregarious behaviour based on the study of tracksites from La Rioja area in the Cameros Basin (Lower Cretaceous, Spain). *Journal of Iberian Geology* 40, 113-127.

García-Ortiz, E., Fuertes-Gutiérrez, I., Fernández-Martínez, E., 2014. Concepts and terminology for the risk of degradation of geological heritage sites: fragility and natural vulnerability, a case study. *Proceedings of the Geologists' Association* 125(4), 463-479.

García-Ramos, J.C., Valenzuela, M., Suárez, C., 1994. Morfologías de las huellas de pisadas de dinosaurios y su relación con el sustrato. Jurásico superior de Asturias (España). *Resúmenes del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew, Chubut, 31.

Gasca, J. M., Canudo, J. I., Moreno-Azanza, M., 2014. A large-bodied theropod (Tetanurae: Carcharodontosauria) from the Mirambel Formation (Barremian) of Spain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 273, 13-23.

Gasca, J. M., Díaz-Martínez, I., Moreno-Azanza, M., Canudo, J. I., Alonso, A. 2018. A hypertrophied ungual phalanx from the lower Barremian of Spain: Implications for the diversity and palaeoecology of Spinosauridae (Theropoda) in Iberia. *Cretaceous Research*, 84, 141-152.

Gasulla, J.M., Escaso, F., Ortega, F., Sanz, J.L., 2013. A reappraisal of the spinosaurid baryonychines from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain in *Abstract book of VI Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*

(eds. Torcida Fernández-Baldor, F. & Huerta, P.) 76-77 (Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas).

Gatesy, S.M., 2003. Direct and indirect track features: what sediment did a dinosaur touch? *Ichnos* 10, 91-98.

Gatesy S.M., Falkingham, P.L., 2017. Neither Bones nor Beet: Track Morphological Variation and 'Preservation Quality'. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37(3), e1314298.

Gatesy, S.M., Falkingham, P.L., 2020. Hitchcock's Leptodactyli, penetrative tracks, and dinosaur footprint diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40, e1781142. doi: 10.1080/02724634.2020.1781142.

Gatesy, S. M., K. M. Middleton, F. A. Jenkins Jr., N. H. Shubin. 1999. Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature* 399, 141-144.

Gauthier, J.A., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: K. Padian (ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 8, 1-55. San Francisco: California Academy of Sciences.

Getty, P.R., Bush, A.M, Judge, A., 2011. Were Early Jurassic dinosaurs gregarious? New evidence from Dinosaur Footprint Reservation in Holyoke, Massachusetts. In: *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 43(5), 310 pp.

Gilmore C.W., 1931. A new species of troodont dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Proceedings of the United States National Museum* 79, 1-6.

Gimsa, J., Gimsa, U., 2021. Contributions to a Discussion of *Spinosaurus aegyptiacus* as a Capable Swimmer and Deep-Water Predator. *Life*, 11(9), 889.

Gimsa, J., Sleight, R., Gimsa, U., 2016. The riddle of *Spinosaurus aegyptiacus*' dorsal sail. *Geological Magazine*, 153(3), 544-547.

Gittleman, J.L., 1989. Carnivore group living: comparative trends. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Cornell University Press, New York, pp. 183-207.

Goedert, J., Amiot, R., Boudad, L., Buffetaut, E., Fourel, F., Godefroit, P., Kusuhashi, N., Suteethorn, V., Tong, H., Watabe, M., Lécuyer, C., 2016. Preliminary investigation of seasonal patterns recorded in the oxygen isotope compositions of theropod dinosaur tooth enamel oxygen isotope seasonality in theropod teeth. *Palaios*, 31(1), 10-19.

Gómez-Fernández, J.C., Meléndez, N., 1994. Estratigrafía de la "Cuenca de los Cameros" (Cordillera Ibérica Noroccidental, N de España) durante el tránsito Jurásico- Cretácico. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 7, 121-139.

González-Acebrón, L., Arribas, J., Mas, R., 2010. Sand provenance and implications for paleodrainage in a rifted basin: the Tera Group (N. Spain). *Journal of Iberian Geology* 36, 87-106.

Götmark, F., Winkler, D.W., Andersson, M., 1986. Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature* 319, 589–591.

Grellet-Tinner, G., Chiappe, L., Norell, M., Bottjer, D., 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: a paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232(2-4), 294-321.

Grossi, B., Iriarte-Díaz, J., Larach, O., Canals, M., Vázquez, R.A., 2014. Walking like dinosaurs: Chickens with artificial tails provide clues about non-avian theropod locomotion. *PLoS ONE*. 9(2), e88458. doi:10.1371/journal.pone.0088458.

Guimerà, J., Alonso, A., Mas, R., 1995. Inversion of an extensional-ramp basin by a newly formed thrust: the Cameros Basin (N Spain). En: Buchanan, J.G., Buchanan, P.G. (eds) *Basin Inversion*. Geological Society Special Publication 88, pp. 433-453.

Guimerà, J., Mas, R., Alonso, A., 2004. Intraplate deformation in the NW Iberian Chain: Mesozoic extension and Tertiary contractional inversion. *Journal of the Geological Society* 161, 291-303.

Guiraud, M., 1983. Evolution tectono-sédimentaire du Bassin Wealdien (Cretace inférieur) en relais de décrochements de Logroño-Soria (N-W Espagne). Tesis Doctoral. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 185 pp.

Guiraud, M., Seguret, M., 1985. A releasing solitary overstep model for the late Jurassic-Early Cretaceous (Wealdian) Soria strike-slip basin (Northern Spain). En: Christie-Blick, N., Biddle, K.T. (eds). *Strike-Slip Deformation, Basin Formation, and Sedimentation*. SEPM Special Publications 37, pp. 159-175.

# H

Haq, B.H., 2014. Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change* 113, 44–58.

Haq, B. H., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235, 1156-1167.

Hassler A., Martin J.E., Amiot R., Tacaíl T., Arnaud Godet F., Allain R., Balter V., 2018. Calcium isotopes offer clues on resource partitioning among Cretaceous predatory dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1876), 20180197.

Houghton, S.H., 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. *Annals of the South African Museum* 12, 323-497

Hautmann, M., 2012. Extinction: End-Triassic Mass Extinction. En: eLS, (ed.).

Henderson, D.M., 2003. Footprints, trackways, and hip heights of bipedal dinosaurs—testing hip height predictions with computer models. *Ichnos* 10, 99-114.

Henderson, D. M., 2004. Topsy punters: sauropod dinosaur pneumaticity, buoyancy and aquatic habits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl.4), S180-S183.

Henderson, D. M., 2018. A buoyancy, balance and stability challenge to the hypothesis of a semi-aquatic *Spinosaurus* Stromer, 1915 (Dinosauria: Theropoda). *PeerJ*, 6, e5409.

Hendrickx, C., Mateus, O., 2014. *Abelisauridae* (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* 3759, 1-74.

Heredia, A.M., Heredia, A.M., Díaz-Martínez, I., Pazos, P.J., Pazos, P.J., Comerio, M., Fernández, D.E., Fernández, D.E., 2020. Gregarious behaviour among non-avian theropods inferred from trackways: A case study from the Cretaceous (Cenomanian) Candeleros Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 538, 109480.

Hernán, F. J., 2018. Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Camerós, La Rioja, Aptiense). Unpublished PhD thesis, Universidad Politécnica de Madrid, 521 p.

Hernández-Medrano, N., Pascual-Arribas, C., Latorre-Macarrón. P., Sanz-Pérez, E., 2005. Contribución de los yacimientos de icnitas sorianos al registro general de Cameros. *Zubía* 23-24, 79-120.

Herráiz, J.L., Villena, J.A., Vilaplana-Climent, A., Conejero, N., Cocera, H., Botella, H., García-Forner, A., Martínez-Pérez, C., 2019. The palaeontological virtual collection of the University of Valencia's Natural History Museum: a new tool for palaeontological heritage outreach. [La colección virtual de paleontología del Museo de Historia Natural de la Universitat de València: una nueva herramienta para la difusión del patrimonio paleontológico]. *Spanish Journal of Palaeontology* 34 (1), 139-144.

Hirt, M.R., Jetz, W., Rall, B. C., Brose, U., 2017. A general scaling law reveals why the largest animals are not the fastest. *Nature Ecology & Evolution* 1, 1116-1122; 10.1038/s41559-017-0241-4.

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., 1845. An attempt to name, classify, and describe the animals that made the fossil footmarks of New England. Proceedings of the Annual Meeting of the Association of American Geologists and Naturalists, 6th, 23-25.

Hitchcock, E., 1858. Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks. Boston, Commonwealth of Massachusetts, William White, 220 pp.

Holtz, T.R., Brinkman, D.L., Chandler, C.L., 2000. Denticle morphometrics and a possibly omnivorous feeding habit for the theropod dinosaur Troodon. Gaia 166, 159-166.

Hone, D. W., Holtz Jr, T. R., 2021. Evaluating the ecology of Spinosaurus: Shoreline generalist or aquatic pursuit specialist?. Palaeontologia Electronica, 24(1), 203. <https://doi.org/10.26879/1110>

Horner, J.R., Makela, R., 1979. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. Nature 282, 296-298.

Hutchinson, J.R., 2004a. Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Running Ability. I. Extant Taxa. Journal of Morphology 262, 421-440.

Hutchinson, J.R., 2004b. Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Running Ability. II. Extinct Taxa. Journal of Morphology 262, 441-461.

Hutchinson, J.R., Garcia, M., 2002. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. Nature 415, 1018-1021; 10.1038/4151018a.

Hutchinson, J.R., Anderson, F.C., Blemker, S.S., Delp, S.L., 2005. Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait and speed. Paleobiology, 31, 676-701.

Hutchinson, J.R., Ng-Thow-Hing V., Anderson, F.C., 2007. A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: application to the turning and running performance of *Tyrannosaurus rex*. Journal of Theoretical Biology 246, 660-680.

# I

Ibrahim N., Sereno P.C., Dal Sasso C., Maganuco S., Fabbri M., Martill D.M., Zouhri S., Myhrvold N., Iurino D.A., 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. Science, 345(6204), 1613-1616.

Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C., Fabbri, M., Auditore, M., Bindellini, G., Martill, D. M., Zouhri, S., Mattarelli, D.A., Unwin, D.M., Wiemann, J., Bonadonna, D., Amare,

A., Jakubczak, J., Joger, U., Lauder, G.V., Pierce, S. E., 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, 581(7806), 67-70.

Ioannou, C., 2021. Grouping and predation. In Shackelford, T. K., V. A. Weekes-Shackelford (eds), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* Springer, Cham, 3574–3580.

Irby, G.V., 1996. Paleoichnological evidence for running dinosaurs worldwide in The Continental Jurassic (ed. Morales, M.) 109-112 (Museum of Northern Arizona Bulletin 60).

Irmis, R.B., 2010. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101, 397-426.

Isasmendi, E., Saez-Benito, P., Torices, A., Navarro-Lorbés, P., Pereda Suberbiola, X., 2020. New insights about theropod palaeobiodiversity in the Iberian Peninsula and Europe: Spinosaurid teeth (Theropoda, Megalosauroida) from the Early Cretaceous of La Rioja (Spain). *Cretaceous Research* 116, 104600. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104600>.

Isasmendi, E., Navarro-Lorbés, P., Sáez-Benito, P., Viera, L. I., Torices, A., Pereda-Suberbiola, X., 2022. New contributions to the skull anatomy of spinosaurid theropods: Baryonychinae maxilla from the Early Cretaceous of Igea (La Rioja, Spain), *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2022.2069019

Ishigaki, S., 1989. Footprints of swimming sauropods from Morocco. In *International symposium on dinosaur tracks and traces*, 1, 83-86.

Ishigaki, S., Matsumoto, Y., 2009. Re-examination of manus-only and manus-dominated sauropod trackways from Morocco. *Geological Quarterly*, 53, 441-448.

## J

Janson, C.H., Goldsmith, M.L., 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behaviour Ecology* 6, 326–336.

## K

Källander, H., 2008. Flock-fishing in the great crested grebe *Podiceps cristatus*. *Ardea* 96, 125–128.



Kent, D.V., Santi Malnis, P., Colombi, C.E., Alcober, O.A., Martínez, R.N., 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetochronology of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**, 7958-7963.

Kim, B.S., Huh, M., 2010. Analysis of the acceleration phase of a theropod dinosaur based on a Cretaceous trackway from Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**, 1-8.

Kim, J. Y., Lockley, M., 2016. First report of turtle tracks from the Lower Cretaceous of Korea. *Cretaceous Research* **64**, 1-6.

Kirkland, J.I., Zanno, L.E., Sampson, S.D., Clark, J.M., DeBlieux, D.D., 2005. A primitive therizinosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah. *Nature* **435** (5), 84-87.

Klein, H., Lucas, S.G., 2010. Tetrapod footprints – their use in biostratigraphy and biochronology of the Triassic. From: Lucas, S.G. (ed.) *The Triassic Timescale*. Geological Society, London, Special Publications, **334**, 419–446.

Kneuper-Haack, F., 1966. Ostracoden aus dem Wealdem der Sierra de Los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten). *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* **44**, 165-209.

Koester, D. M., Spirito, C. P., 2003. Punting: an unusual mode of locomotion in the little skate, *Leucoraja erinacea* (Chondrichthyes: Rajidae). *Copeia* **2003**(3), 553-561.

Krakauer, D.C., 1995. Groups confuse predators by exploiting conceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 421–429.

## L

Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J.S., Novas, F.E., 2009. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* **84**, 1-56.

Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Rauhut, O.W.M., Benton, M.J., Knoll, F., McPhee, B. W., Novas, F.E., Pol, D., Brusatte, S.L., 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature* **551**(7678), E1-E3. <https://doi.org/10.1038/nature24011>.

Lasanta, T., Vicente-Serrano, S.M., 2008. Los estudios sobre el clima de La Rioja en el contexto de la climatología actual. *Zubía* **20**, 7-20.

le Loeuff, J., 2005. Romanian Late Cretaceous dinosaurs: big dwarfs or small giants. *Historical Biology* **17**, 15–17.

Lee, Y.-N., Barsbold, R., Currie, P. J., Kobayashi, Y., Lee, H.-J., Godefroit, P., Escuillié, F., Chinzorig, T., 2014. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. *Nature* 515 (7526), 257-260.

Lee, Y. N., Lee, H. J., Kobayashi, Y., Paulina-Carabajal, A., Barsbold, R., Fiorillo, A. R., Tsogtbaatar, K., 2019. Unusual locomotion behaviour preserved within a crocodyliform trackway from the Upper Cretaceous Bayanshiree Formation of Mongolia and its palaeobiological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 533, 109239.

Leonardi, G., 1989. Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. En: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Review, 333-336.

Leonardi, G., 1997. Problemática actual de las icnitas de dinosaurios. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 10, 341-353.

Li, D., Azuma, Y., Fujita, M., Lee, Y.N., Arakawa, Y., 2006. A preliminary report on two new vertebrate track sites including dinosaurs from the Early Cretaceous Hekou Group, Gansu Province, China. *Journal of the Paleontological Society of Korea* 22(1), 29-49.

Liesa, C.L., Casas, A.M., Simón, J.L., 2018. La tectónica de inversión en una región intraplaca: la Cordillera Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31 (2), 23-50.

Linnaeus, C., 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae: Impensis Direct. – Stockholm, Laurentii Salvii.

Lockley, M.G., 1986. The paleobiological and paleoenvironmental importance of dinosaur footprints. *Palaios* 1, 37-47.

Lockley, M.G., 1989. Tracks and traces: New perspectives on dinosaurian behavior, ecology and biogeography. En: Padian, K., Chure, D.J. (eds.). *The Age of Dinosaurs*, Paleontological Society, Knoxville, Tennessee. *Short courses in Paleontology*, 2, 135-145.

Lockley, M.G., 1991, *Tracking Dinosaurs: A New Look at an Ancient World*. New York, Cambridge University Press, 238 pp.

Lockley, M.G., 1991. *Tracking Dinosaurs: A new Look at an Ancient World*. Cambridge University Press, 238 pp.

Lockley, M.G., 1995. Track records. *Natural History* 104 (6), 46-51.

Lockley, M., Conrad, K., 1989. The paleoenvironmental context, preservation and paleoecological significance of dinosaur tracksites in the Western USA. En: (Gillette, D.D., Lockley, M.G. (eds.). *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, 121-134.

Lockley, M. G., Hunt, A. P., 1995. Dinosaur tracks and other fossil footprints of the Western United States. Columbia University Press, New York, 338 pp.

Lockley, M. G., Wright, J. L., 2003. Pterosaur swim tracks and other ichnological evidence of behaviour and ecology. Geological Society, London, Special Publications, 217(1), 297-313.

Lockley, M.G., Foster, J., 2006. Dinosaur and turtle tracks from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado National Monument, with observations on the taxonomy of vertebrate swim tracks; pp. 193-198 in J. R. Foster and S. G. Lucas (eds.), Geology and Paleontology of the Morrison Formation. New Mexico Museum of Nature and Science, Bulletin 36.

Lockley, M.G., Schumacher, B., 2014. A new pterosaur swim tracks locality from the Cretaceous Dakota Group of eastern Colorado: implications for pterosaur swim track behavior. Fossil Footprints of Western North America. Bulletin - New Mexico Museum of Natural History and Science, 365-371.

Lockley, M. G., Holbrook, J., Hunt, A. P., Matsukawa, M., Meyer, C., 1992. The dinosaur freeway: a preliminary report on the Cretaceous megatracksite, Dakota Group, Rocky Mountain Front Range and Highplains; Colorado, Oklahoma and New Mexico, in Flores, R. ed., Mesozoic of the Western Interior, SEPM Midyear Meeting Fieldtrip Guidebook, 39-54.

Lockley, M., Meyer, C., dos Santos, V.F., 1994. Trackway evidence for a herd of juvenile sauropods from the Late Jurassic of Portugal. Gaia 10, 27-35.

Lockley, M. G., Hunt, A. P., Meyer, C., Rainforth, E. C., Schultz, R. J., 1998a. A survey of fossil footprint sites at Glen Canyon National Recreation Area (western USA): A case study in documentation of trace fossil resources at a National Preserve. Ichnos 5, 177-211.

Lockley, M., Santos, V. F., Meyer, C., Hunt, A., 1998b. A new dinosaur tracksite in the Morrison Formation, Boundary Butte, Southeastern Utah. En: Carpenter, K., Chure, D., Kirkland, J. (eds.). The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study. Modern Geology 23, 317-330.

Lockley, M.G., Lucas, S.G., Hunt, A.P. 2000. Dinosaur tracksites in New Mexico: A review. In Lucas, S. G., Heckert, A.B. (eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 17, 9-16.

Lockley, M. G., Houck, K., Yang, S.-Y., Matsukawa, M., Lim, S.-K., 2006. Dinosaur-dominated footprint assemblages from the Cretaceous Jindong Formation, Hallyo Haesang National Park, Goseong County, South Korea: Evidence and implications. Cretaceous Research 27, 70-101.

Lockley, M.G., Lucas, S.G., Milan, J., Harris, J.D., Avanzini, M., Foster, J.R., Spielmann, J.A., 2010. The fossil record of crocodylian tracks and traces: an overview. In: Milan, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G. (Eds.), *Crocodyle Tracks and Traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 1–13

Lockley, M., Houck, K., Matthews, N., McCrea, R., Xing, L., Tsukui, L., Ramezani, J., Breithaupt, B., Cart, K., Martin, J., Buckley, L., Hadden, G., 2018. New theropod display arena sites in the Cretaceous of North America: clues to distributions in space and time. *Cretaceous Research* 81, 9-25.

Lockley, M.G., Breithaupt, B.H., Matthews, N.A., Shibata, K., Hunt-Foster, R., 2021. A preliminary report on an Early Jurassic Eubrontes-dominated tracksite in the Navajo Sandstone Formation at the Mail Station Dinosaur Tracksite, San Juan County, Utah. *Bulletin - New Mexico Museum of Natural History and Science* 82, 195-208.

López-Moreno, J.I., Vicente-Serrano, S.M., 2008. Predicciones de cambio climático en La Rioja a partir de modelos regionales: estimaciones para finales del siglo XXI. *Zubía* 20, 187-200.

Lucas, S.G., Hunt, A.P., 2006. Permian tetrapod footprints: biostratigraphy and biochronology. Geological Society, London, Special Publications 265(1),179–200

Lull, R.S., 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Memoirs of the Boston Society of Natural History* 5, 461- 557.

## M

Madzia, D., Arbour, V.M., Boyd, C.A., Farke, A.A., Cruzado-Caballero, P., Evans, D.C., 2021. The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. *PeerJ* 9, e12362.

Maia, A. M., Wilga, C. A., Lauder, G. V. 2012. Biomechanics of locomotion in sharks, rays, and chimaeras. *Biology of sharks and their relatives* 1, 125-51.

Malafaia, E., Escaso, F., Mocho, P., Serrano-Martínez, A., Torices, A., Cachão, M., Ortega, F., 2017. Analysis of diversity, stratigraphic and geographical distribution of isolated theropod teeth from the Upper Jurassic of the Lusitanian Basin, Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 43, 257-291.

Malafaia E., Gasulla J.M., Escaso F., Narváez I., Sanz J.L., Ortega F., 2020. A new spinosaurid theropod (Dinosauria: Megalosauroidea) from the upper Barremian of Vallibona, Spain: Implications for spinosaurid diversity in the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Cretaceous Research* 106, 104221.

Marsh, O.C., 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. The American Journal of Science and Arts Series 3 21, 417–423.

Marsh, O.C., 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. American Journal of Science, Series 3 16, 411–416.

Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundil, R., Chemale, F., 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. Proceedings of the National Academy of Sciences 113, 509–513.

Martin-Chivelet, J., López-Gómez, J., Aguado, R., Arias, C., Arribas, J., Arribas, E., Aurell, M., Bádenas, B., Benito, M. I., Bover-Arnal, T., Casas-Sainz, A., Castro, J., Coruña, F., Guillén, G.A., Fornós, J., Fregenal-Martínez, M., García-Senz, J., Garófano, D., Gelabert, B., Vilas, L., 2019. The Late Jurassic-Early Cretaceous Rifting. En: Quesada, C., Oliveira, J. T. (eds.). The Geology of Iberia: A Geodynamic Approach. The Alpine Cycle. Springer. Regional Geology Reviews 3, 169–249

Martín-Closas, C., Alonso-Millán, A., 1998. Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). Revista de la Sociedad Geológica de España 11, 253–269.

Martínez, M.M., Full, M.R.J., Koehl, M.A.R. 1998. Underwater punting by an intertidal crab: a novel gait revealed by kinematics of pedestrian locomotion in air versus water. Journal of Experimental Biology 201, 2609–2623.

Marty, D., 2008. Sedimentology, taphonomy, and ichnology of Late Jurassic dinosaur tracks from the Jura carbonate platform (Chevenez-Combe Ronde tracksite, NW Switzerland): Insights into the tidal-flat palaeoenvironment and dinosaur diversity, locomotion, and palaeoecology. PhD dissertation, Univ. Fribourg in GeoFocus, 21, 278 p.

Marty, D., Falkingham, P. L., Richter, A., 2016 Dinosaur Track Terminology: A Glossary of Terms in Dinosaur Tracks: The Next Steps (eds. Falkingham, P. L., Marty, D., Richter, A.) 399–402 (Indiana Univ. Press).

Marzluff, J.M., Heinrich, B., 1992. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. Animal Behaviour 42, 755–770.

Mas, J. R., Alonso, A., Guimerà, J., 1993. Evolución tectonosedimentaria 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. ISSN 2255-1379

Mas, R., Benito, M.I., Arribas, J., Serrano, A., Guimera, J., Alonso, A., Alonso-Azcarate, J., 2002a. La Cuenca de Cameros: desde la extensión finijurásica-eocretácica a la inversión terciaria – implicaciones en la exploración de hidrocarburos. Zubía 14, 9-64.

Mas, R., Segura, M., Salas, R., Fregenal-Martínez, M.A., Sanz, J.L., García, A., Meléndez, M.N., Chacón, B., García-Hidalgo, J., Ortega, F., Gil, J., Martín-Chivelet, J. 2002b. The Iberian basin. En: Gibbons, W., Moreno, T. (eds.). *The Geology of Spain*. The Geological Society, London, pp.284-288.

Mas, R., Benito, M.I., Arribas, J., Serrano, A., Guimerà, J., Alonso, Á., Alonso-Azcárate, J., 2003. Geological Field Trip 11-The Cameros Basin: From Late Jurassic-Early Cretaceous Extension to Tertiary Contractional Inversion-Implications of Hydrocarbon Exploration, AAPG International Conference and Exhibition. Total, Barcelona (Spain), 1-52.

Mas, R., García, A., Salas, R., Meléndez, A., Alonso, A., Aurell, M., Bádenas, B., Benito, M.I., Carenas, B., García-Hidalgo, J.F., Gil, J., Segura, M., 2004. Segunda fase de rifting: Jurásico Superior-Cretácico Inferior. En: Vera, J.A. (ed.) *Geología de España*. SGE-IGME, Madrid, pp. 503-510.

Mas, R., Arribas J., Miranda, J., Najarro, M., Benito, M.I., Arribas, M.E., le Pera, E., 2009. Fluvial architecture and provenance evolution at the ending sedimentary record of a rift basin (Early Cretaceous, Cameros Basin, N Spain). *Abstracts of the 27th IAS Meeting of Sedimentology (Alghero-Italia)*, 598.

Mas, R., Benito, M.I., Arribas, J., Alonso, A., Arribas, M.E., Lohmann, K.C., González-Acebrón, L., Hernán, J., Quijada, E., Suárez, P., Omodeo, S., 2011. Evolution of an intra-plate rift basin: the Latest Jurassic-Early Cretaceous Cameros Basin (Northwest Iberian Ranges, North Spain). En: Arenas, C., Pomar, L., Colombo, F. (eds.). *Post-Meeting Field trips, 28th IAS Meeting (Zaragoza-Espana)*. *Geoguías* 8, 117-154.

Mata, M.P., Casas, A.M., Canals, A., Gil, A., Pocovi, A., 2001. Thermal history during Mesozoic extension and Tertiary uplift in the Cameros Basin, northern Spain. *Basin Research* 13, 91-111.

Mateus O, Estraviz-López D., 2022. A new theropod dinosaur from the early cretaceous (Barremian) of Cabo Espichel, Portugal: Implications for spinosaurid evolution. *PLoS One*. 17(2),e0262614.

Mateus, O., Araujo, R., Natario, C., Castanhinha, R., 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the Early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa* 2827, 54-68.

Matsukawa, M., Hamuro, T., Mizukami, T., 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. doi: 10.1006/cres.1997.0075.

Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Morales, L.A., Díaz-Delgado, R., 2021. Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. *Scientific Reports* 11, 4103.

Mazzeta, G.V., Blanco, R.E., 2001 Speeds of dinosaurs from the Albian-Cenomanian of Patagonia and sauropod stance and gait. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 2, 235-246.

McAllister, J. A., 1989. Dakota Formation tracks from Kansas: implications for the recognition of tetrapod subaqueous traces; pp. 343–348 in D. D. Gillette and M. G. Lockley (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

McAllister, J.A., Kirby, J., 1998. An occurrence of reptile subaqueous traces in the Moenkopi Formation (Triassic) of Capitol Reef National Park, south central Utah, USA. *Journal of Pennsylvania Academy of Science*, 71 (Suppl. and Index), 174-181.

McCrea, R. T., Pemberton, S.G., Currie, P.J., 2004. New ichnotaxa of mammal and reptile tracks from the Upper Paleocene of Alberta. *Ichnos* 11(3-4), 323–339.

Melchor, R. N., 2015. Application of vertebrate trace fossils to palaeoenvironmental analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 439, 79-96.

Miller, R.C., 1922. The significance of the gregarious habit. *Ecology* 3, 122–126.

Milner, A.R.C., Kirkland, J.I., 2007. The case for fishing dinosaurs at the St. George Dinosaur Discovery Site at Johnson Farm. *Survey Notes of the Utah Geological Survey* 39, 1–3.

Milner, A. R., Lockley, M. G., Kirkland, J. I., Harris, J. D., 2006. A large collection of well-preserved theropod dinosaur swim tracks from the Lower Jurassic Moenave Formation, St. George, Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 37, 315-328.

Milner, A. R. C., Lockley, M. G., 2016. Dinosaur Swim Track Assemblages: Characteristics, Contexts, and Ichnofacies Implications. In: Falkingham P.L., Marty D., Richter A., eds. *Dinosaur Tracks: The Next Steps*. Bloomington and Indianapolis, IA: Indiana University Press, 152-178.

Moklestad, T., Caneer, T., Lucas, S. G., 2018. The “Lost Tracks” at Dinosaur Ridge, Colorado, from the base of the Cretaceous (Late Albian-Early Cenomanian) Mowry Shale Member of the Benton Formation, show a swimming (?) ornithopod affected by a current. *Bulletin* 79, 503-511.

Moratalla, J.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 Doctoral Universidad Autónoma, Madrid, 729 pp.

Moratalla, J. J., Sanz, J. L., 1997. Cameros Basin Megatracksite. En: Currie, P.J., Padian, K. (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, 87–90.

Moratalla, J.J., Hernán, J., 2005. Field trip guide to the La Rioja fossil tracksites. International symposium of dinosaurs and other vertebrates paleoichnology. Fumanya-Esperaza, 31 pp.

Moratalla, J. J., 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., Melero-Domínguez, I., Jiménez-García, S., 1988. Yacimientos paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios). Gobierno de la Rioja, Consejería de Educación, Cultura y Deportes; Iberduero, Sección de Mineralogía y Paleontología, 95 pp.

Moratalla, J.J., Sanz, J.L., Jiménez, S., 1996. Nuevos yacimientos en Aldeanueva de Cameros y Trevijano. *Estrato, Revista riojana de arqueología* 7, 111-113.

Moratalla, J.J., Marugán-Lobón, J., Martín-Abad, H., Cuesta, E., Buscalioni, A.D., 2017. A new trackway possibly made by a trotting theropod at the Las Hoyas fossil site (Early Cretaceous, Cuenca Province, Spain): Identification, bio-dynamics, and palaeoenvironmental implications. *Palaeontologia Electronica* 20.3.59A, 1-14; 10.26879/770.

Moreno, K., Valais, S.D., Blanco, N., Tomlinson, A.J., Jacay, J., Calvo, J.O., 2012. Large theropod dinosaur footprint associations in western Gondwana: Behavioural and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(1), 73-83.

Morris, W. J. 1981. A New Species of Hadrosaurian Dinosaur from the Upper Cretaceous of Baja California: ?*Lambeosaurus laticaudus*. *Journal of Paleontology*, 453-462.

Mossman, D.J., Sarjeant, W.A.S., 1983. The footprints of extinct animals. *Scientific American* 248(1), 74–85.

Mudroch A., Richter, U., Joger U., Kosma R., Ide ' O., Maga, A., 2011. Didactyl Tracks of Paravian Theropods (Maniraptora) from the ?Middle Jurassic of Africa. *PLoS ONE* 6(2): e14642. doi:10.1371/journal.pone.0014642

Muñoz-Jiménez, A., Casas-Sainz, A.M., 1997. The Rioja Trough (N Spain): tectosedimentary evolution of a symmetric foreland basin. *Basin Research* 9, 65-85.

Mustoe, G. E., 2019. Lower Eocene Footprints from Northwest Washington, USA. Part 1: Reptile Tracks. *Geosciences* 9(7), 321.

Myers, T.S., Fiorillo, A.R., 2009. Evidence for gregarious behaviour and age segregation in sauropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274, 96–104.

Myhrvold, N.P., Sereno, P.C., Baumgart, S.L., Formoso, K.K., Vidal, D., Fish, F.E., Henderson, D. M., 2022. Spinosaurids as ' subaqueous foragers' undermined by selective sampling and problematic statistical inference. *bioRxiv*.



# N

Navarro, O., Moratalla, J.J., 2018. Swimming reptile prints from the Keuper facies (Carnian, Upper Triassic) of Los Gallegos new tracksite (Iberian Range, Valencia province, Spain). *Journal of Iberian Geology*, doi.org/10.1007/s41513-018-0068-0.

Navarro-Lorbés, P., Torices, A., 2018. Preliminary analysis of theropod teeth from “El Horcajo”, Lower Cretaceous, La Rioja, Spain. In: Amayuelas, E., Bilbao-Lasa, P., Bonilla, O., del Val, M., Errandonea-Martin, J., Garate-Olave, I., García-Sagastibelza, A., Intxauspe-Zubiaurre, B., Martinez-Braceras, N., Perales-Gogenola, L., Ponsoda-Carreres, M., Portillo, H., Serrano, H., Silva-Casal, R., Suarez-Bilbao, A., Suarez-Hernando, O. (Eds.), *Life finds a way, Libro de Resúmenes del XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología/Abstract Book of the XVI Meeting of Young Researchers in Paleontology*, pp. 83-86. Zumaia.

Navarro-Lorbés, P., Ruiz, J., Díaz-Martínez, I., Isasmendi, E., Sáez-Benito, P., Viera, L., Pereda-Suberbiola, X., Torices, A., 2021a. Fast-running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Scientific reports*, 11(1), 23095. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02557-9>

Navarro-Lorbés, P., Valle-Melón, J.M., Rodríguez, A., Moratalla, J.J., Ferrer-Ventura M., San Juan-Palacios, R., Torices, A., 2021b. Digital preservation of a new endangered swimming dinosaur tracksite from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain). *Abstract book of the XVIII Conference of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*: 125.

Nesbitt, S.J., Barrett, P.M., Werning, S., Sidor, C.A., Charig, A.J., 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biology Letters*, 9(1), 20120949.

Norell, M.A., Clark, J.M., Chiappe, L.M., Dashzeveg, D., 1995. A nesting dinosaur. *Nature* 378(6559), 774-776.

Novas, F. E., 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13(4), 400-423.



Olsen, P.E., 2010. Fossil great Lakes of the Newark Supergroup- 30 years later. En: Benimoff, A.I., (ed.), Field trip guidebook, New York State Geological Association 83rd annual meeting, College of Staten Island, 101-162.

Olsen, P.E., Kent, D.V., Sues, H., Koeberl, C., Huber, H.P., Montanari, A., Rainforth, E.C., Fowell, S.J., Szajna, M.J., Hartline, B.W., 2002. Ascent of Dinosaurs Linked to an Iridium Anomaly at the Triassic-Jurassic Boundary. *Science* 296, 1305-1307.

Omodeo-Salé, S., Guimerà, J., Mas, R., Arribas, J., 2014. Tectono-stratigraphic evolution of an inverted extensional basin: the Cameros Basin (north of Spain). *International Journal of Earth Sciences* 103, 1597-1620.

Ortega, F., Escaso, F., Sanz, J.L., 2010. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 467, 203-206 [10.1038/nature09181](https://doi.org/10.1038/nature09181).

Osborn, J.F., 1912. Integumento of the iguanodont dinosaur Trachodon. *American Museum of Natural History Memoir, new series*, 1(3): 33-54.

Ostrom, J.H., 1967. Peabody paleontologists assist new dinosaur track park. *Discovery (New Haven)* 2(2), 21- 24.

Ostrom, J.H., 1968. The Rocky Hill dinosaurs. Guidebook 6th Anniversary of the New England Intercollegiate Geological Conference C-3, 1-12.

Ostrom, J.H., 1972. Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 11, 287-301.

Ostrom, J.H., 1985. Social and unsocial behavior in dinosaurs. *Field Museum of Natural History Bulletin* 55 (9), 10-21.

Owen, R., 1841. Report on British fossil reptiles, Part II. Reports of the British Association for the Advancement of Science, London: 60-65.

Owen, R., 1842. Report on british fossil reptiles. Part II. Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science 11, 60-204.

# P

Paik, I.S., Kim, H.J., Baek, S., Seo, Y., 2020. New evidence for truly gregarious behavior of ornithopods and solitary hunting by a theropod. *Episodes* 43, 1045-1052.

Payton, C.E., 1977. *Seismic Stratigraphy: Applications to Hydrocarbon Exploration*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 26, 516 pp.

Pei, R., Pittman, M., Goloboff, P.A., Dececchi, T.A., Habib, M.B., Kaye, T.G., Larsson, H.C.E., Norell, M.A., Brusatte, S.L., Xu, X., 2020. Potential for powered flight neared by most close avialan relatives, but few crossed its thresholds, *Current Biology* 30(20), 4033-4046.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.105>.

Pereda-Suberbiola X., Ruiz-Omeñaca J.I., Canudo J.I., Torcida F., Sanz J.L., 2012. Dinosaur faunas from the Early Cretaceous (Valanginian-Albian) of Spain. En: Godefroit P. editor. *Bernissart Dinosaurs and early Cretaceous terrestrial ecosystems*. Bloomington Indiana University Press, 379-407.

Pérez-García, A., Bardet, N., Fregenal-Martínez, M., Martín-Jiménez, M., Mocho, P., Narváez, I., Torices, A., Vullo, R., Ortega, F., 2020. Cenomanian vertebrates from Algora (central Spain): New data on the establishment of the European Upper Cretaceous continental faunas. *Cretaceous Research* 115, 104566.

Pérez-Lorente, F., 1990. Excavaciones sobre icnitas de dinosaurio en Enciso e Igea (La Rioja). *Estrato: Revista riojana de arqueología* 2, 47-50.

Pérez-Lorente, F., 1993. Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubía* 5, 189-228.

Pérez-Lorente, F., 1996. Pistas terópodos en cifras. *Zubía* 14, 37-55.

Pérez-Lorente, F., 1999. Trabajos de restauración, mantenimiento y limpieza en los yacimientos de la Era del Peladillo 5, La Virgen del Campo y Las Losas. *Estrato: Revista riojana de arqueología* 10, 85-90.

Pérez-Lorente, F., 2001. *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Fundación Patrimonio Paleontológico de la Rioja, 227 pp.

Pérez-Lorente, F., 2015. *Dinosaur Footprints & Trackways of La Rioja*. Indiana University Press, Series: Life of the Past, 376 pp.

Pérez-Lorente, F., Jiménez-Vela, A., 2006. Barranco de Valdegutiérrez: un nuevo gran yacimiento de huellas de dinosaurio en La Rioja (España). *Zubía* 18-19, 9-20.

Pérez-Lorente, F., Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Fernández-Ortega, A., 1985. Nuevos datos Icnológicos del Cretacio inferior de la Sierra de Cameros (La Rioja, España). *Paleontologia i evolución* 19, 3-18.

Pérez-Lorente, F., Cuenca-Besos, G., Aurell, M., Canudo, J.I., Soria, A.R., Ruiz-Omeñaca, J.I., 1997. Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithopods. *Ichnos* 5, 109-120.

Pérez-Lorente, F., Romero-Molina, M.M., Requeta, E., Blanco, M., Caro, S., 2001. Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. Instituto de Estudios Riojanos (ed.), Logroño. *Ciencias de la Tierra* 24, 102 pp.

Petti, F.M., Petruzzelli, M., Conti, J., Spalluto, L., Wagensommer, A., Puglia, M.L., Puglia, R., Montrone, G., Sabato, L., Tropeano, M., 2018. The use of aerial and close-range photogrammetry in the study of dinosaur tracksites: Lower Cretaceous (upper Aptian/lower Albian) Molfetta ichnosite (Apulia, southern Italy). *Palaeontologia Electronica* 21, 1-19.

Pienkowski, G., Gierlinski, G., 1987. New finds of dinosaur footprints in Liassic of the Holy Cross mountains and its paleoenvironmental background. *Prezegl'd Geologiczny* 4, 199-205.

Piñuela, L., 2000. Icnitas de Dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, Morfología e Interpretación. Memoria de Estudios Avanzados. Universidad de Oviedo, 63 pp.

Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Romano, M.A., Ruiz-Omeñaca, J.I., 2016. First Record of Gregarious Behavior in Robust Medium-Sized Jurassic Ornithopods: Evidence from the Kimmeridgian Trackways of Asturias (N. Spain) and Some General Considerations on Other Medium-Large Ornithopod Tracks in the Mesozoic Record. *Ichnos* 23, 298 - 311.

Pittman, J.G., Gillette, D.D., 1989. The Briar Site: a new sauropod dinosaur tracksite in Lower Cretaceous beds of Arkansas, USA. En: Lockley, M.G., Gillette, D.D. (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Review, New York, 313-332.

Platt, N.H., 1989. Continental sedimentation in an evolving rift basin: the Lower Cretaceous of the western Cameros Basin (northern Spain). *Sedimentary Geology* 64, 91-109.

Platt, N.H., 1990. Basin evolution and fault reactivation in the western Cameros Basin, Northern Spain. *Journal of the Geological Society* 147, 165-175.

Platt, N.H., Meyer, C.A., 1991. Dinosaur footprints from the Lower Cretaceous of northern Spain: their sedimentological and palaeoecological context. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* 86, 321-333.

Pol, D., Mancuso, A.C., Smith, R.M., Marsicano, C.A., Ramezani, J., Cerda, I.A., Otero, A., Fernandez, V., 2021. Earliest evidence of herd-living and age segregation amongst dinosaurs. *Scientific Reports* 11, 20023.

# Q

Quijada, I.E., 2014. Evolución sedimentaria y paleogeografía de los sistemas costeros siliciclásticos y carbonático-evaporíticos del Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros oriental). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 316 pp.

Quijada, I.E., Suárez-González, P., Benito, M.I., Mas, R., 2013. New insights on stratigraphy and sedimentology of the Oncala Group (eastern Cameros Basin): implications for the paleogeographic reconstruction of NE Iberia at Berriasian times. *Journal of Iberian Geology* 39, 313-334.

# R

Rainforth, E.C., Lockley, M.G., 1996. Tracks of diminutive dinosaurs and hopping mammals from the Jurassic of North and South America in *The Continental Jurassic* (ed. Morales, M.) 265-269 (Museum of Northern Arizona Bulletin 60).

Rainforth, E.C., Manzella, M., 2007. Estimating speeds of dinosaurs from trackways: a re-evaluation of assumptions. *Contributions to the paleontology of New Jersey (II) in Field Guide and Proceedings 41-48, XXIV Annual Conference and Field Trip, East Stroudsburg* (Geological Association of New Jersey).

Rajkumar, H. S., Mustoe, G.E., Khaidem, K.S., Soibam, I., 2015. Crocodylian Tracks from Lower Oligocene Flysch deposits of the Barail Group, Manipur, India. *Ichnos* 22, 122-131.

Rauhut, O. W. M., Canudo, J. I., Castanera, D., 2019. A reappraisal of the Early Cretaceous theropod dinosaur *Camarillasaurus* from Spain. in *Abstract Book of the 17th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EAVP) 96, Brussels*.

Razzolini, N.L., Vila, B., Castanera, D., Falkingham, P.L., Barco, J., Canudo, J.I., Manning, P.L., Galobart, À., 2014. Intra-Trackway Morphological Variations Due to Substrate Consistency: The El Frontal Dinosaur Tracksite (Lower Cretaceous, Spain). *PLoS ONE* 9(4), e93708.

Razzolini, N.L., Oms, O., Castanera, D., Vila, B., Santos, V.F., Galobart, À., 2016. Ichnological evidence of Megalosaurid Dinosaurs Crossing Middle Jurassic Tidal Flats. *Scientific Reports* 6, 31494.

Reisz, R.R., Evans, D.C., Roberts, E.M., Sues, H.-D., Yates, A.M., 2012. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph *Massospondylus*. PNAS 109, 2428–2433.

Reisz, R.R., Huang, T., Roberts, E.M., Peng, S., Sullivan, C., Stein, K., Leblanc, A.R., Shieh, D., Chang, R., Chiang, C., Yang, C., Zhong, S., 2013. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains. Nature 496, 210-214.

Remondino, F., Rizzi, A., Girardi, S., Petti, F. M., Avanzini, M., 2010. 3D Ichnology-recovering digital 3D models of dinosaur footprints. The Photogrammetric Record 25(131), 266–282.

Requeta, L.E., Hernández-Medrano, N., Pérez-Lorente, F., 2006-07. La Pellejera: descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento icnológico de La Rioja (España). Zubía monográfico 18-19, 21-114.

Riguetti, F., Citton, P., Apesteguía, S., Zacarías, G. G., Pereda-Suberbiola, X., 2021. New ankylosaurian trackways (cf. Tetrapodosaurus) from an uppermost Cretaceous level of the El Molino Formation of Bolivia. Cretaceous Research, 124, 104810.

Roach, B.T., Brinkman, D.L., 2007. A reevaluation of cooperative pack hunting and gregariousness in *Deinonychus antirrhopus* and other nonavian theropod dinosaurs. Peabody Museum of Natural History Bulletin 48(1), 103–138.

Roca, E., Guimerà, J., Salas, R., 1994. Mesozoic extensional tectonics in the southeast Iberian Chain. Geological Magazine 131, 155-168.

Rodríguez-Miranda, Á., Valle-Melón, J.M., 2021. Documentación geométrica de las huellas de dinosaurio nadador en Laguna de Cameros (La Rioja). <http://hdl.handle.net/10810/53971>

Romer, A.S., 1966. Vertebrate paleontology. University of Chicago Press, Chicago. 468 pp.

Romero-Molina, M.M., Pérez-Lorente, F., Rivas-Carrera, P., 2003. Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: Pérez-Lorente, F. (ed.) Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España. Instituto de Estudios Riojanos 26, 13-32.

Romilio, A., Tucker, R.T., Salisbury, S.W., 2013. Reevaluation of the Lark Quarry dinosaur tracksite (late Albian-Cenomanian Winton Formation, central-western Queensland, Australia): no longer a stampede? Journal of Vertebrate Paleontology 33, 102-120.

Romilio, A., Hacker, J. M., Zlot, R., Poropat, G., Bosse, M., Salisbury, S. W., 2017. A multidisciplinary approach to digital mapping of dinosaurian tracksites in the Lower Cretaceous (Valanginian-Barremian) Broome Sandstone of the Dampier Peninsula, Western Australia. PeerJ 5, e3013.

Ruckstuhl, K.A., 1999. To synchronise or not to synchronise: a dilemma for young bighorn males? *Behaviour* 136, 805–818.

Ruckstuhl, K.A., Neuhaus, P., 2001. Behavioral synchrony in ibex groups: effects of age, sex and habitat. *Behaviour* 138, 1033–1046.

Ruiz, J., Torices, A., 2013. Humans running at stadiums and beaches and the accuracy of speed estimations from fossil trackways. *Ichnos* 20, 31–35.

Ruiz, J., Mansilla, F., Lopez, V., Arsuaga, J.L., 2017. Walking at Laetoli: speed and behaviour of track-maker hominins in Sixth Biennial Conference of the East African Association of Palaeoanthropology and Palaeontology (EAAPP) p. 32–33 (EAAPP, Addis Ababa).

Ruiz-Omeñaca, J.I., Cruzado-Caballero, P., Infante, P., Moreno-Azanza, M., 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Kaupia* 14, 59–63.

## S

Sacristán-Horcajada, S., Mas, R., Arribas, M.E., 2012. Marine influence in the third depositional sequence (lower-middle Berriasian) of the mainly continental synrift sedimentary record in the western Cameros Basin, (N Spain). En: Missoni, S., Gawlick, H.J. (Editores), 29th IAS Meeting of Sedimentology, Schludming, 515.

Sahney, S., Benton, M.J., 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 759–765.

Salas, R., Casas, A., 1993. Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy and crustal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian basin. *Tectonophysics* 228, 33–55.

Salas, R., Alonso, A., Aurell, M., Carbó, A., Casas, A., Gómez, J.C., Guimerà, J., Martín-Closas, C., Mas, R., Meléndez, A., Meléndez, G., Meléndez, N., Rivero, LL. Andserra-Kiel, J., 1992. Sequence stratigraphy and subsidence analysis of the Jurassic and Cretaceous in the Iberian Basin (Iberian Range) Spain. En: Sequence Stratigraphy of European Basins. CNRS-IFP Dijon, France: Abstracts volume, 211.

Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Alonso, A., 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). En: Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.F.H., Crasquin-Soleau, S. (eds.) Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 186, 145–185.

Salinas, F.J., Mas, J.R., 1990. Estudio sedimentológico y tectosedimentario de la cubeta de Cervera del Río Alhama (La Rioja) durante la sedimentación del Grupo Urbión (Cretácico Inferior). *Estudios Geológicos* 46, 245-255.

Samathi, A., Sander, P.M., Chanthasit, P., 2021. A spinosaurid from Thailand (Sao Khua Formation, Early Cretaceous) and a reassessment of *Camarillasaurus cirugedae* from the Early Cretaceous of Spain. *Historical Biology* 33, 3480 - 3494.

Sánchez-Hernández B., Benton M.J., 2014. Filling the ceratosaur gap: A new ceratosaurian theropod from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 59(3), 581-600.

Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T., Knötschke, N., 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441, 739-741.

Sander, P.M., Christian, A.S., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M., Gunga, H., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschoft, H., Rauhut, O.W., Remes, K., Tütken, T., Wings, O., Witzel, U.D., 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86, 117-155.

Santesteban, C., Suñer, M., Vila, B., 2009. El yacimiento de icnitas de dinosaurios de Cañada Paris, Alpuente, Valencia. *Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas: Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 301-309.

Santos, V.F., Moratalla, J.J., Royo-Torres, R., 2009. New Sauropod Trackways from the Middle Jurassic of Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica* 54 (3), 409-422.

Sanz, J. L., Moratalla, J. J., 1985. Traza icnológica de un dinosaurio iguanodóntido en el cretácico Inferior de Cornago (La Rioja, España ). *Estudios Geológicos* 41(1-2), 85-92. <https://doi.org/10.3989/egeol.85411-2693>

Sanz, J. L., Moratalla, J. J., 1992. Icnitas aviformes en el yacimiento del Cretácico Inferior de Los Cayos (Cornago, La Rioja, España). *Zubía* 10, 153-160.

Scheel, D., Packer, C., 1991. Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behaviour* 41, 697-709.

Schudack, M., 1987. Charophytenflora und fazielle Entwicklung der Grenzsichten mariner Jura/Wealden in der Nordwestlichen Iberischen Ketten (mit Vergleichen zu Asturien und Kantabrien). *Palaeontographica Section B* 204, 108 pp.

Scott, J.J., 2005. Taphonomy of modern and ancient vertebrate traces in the marginal sediment of saline, alkaline and freshwater lakes, Baringo-Bogoria Basin, Kenya Rift Valley. Tesis Doctoral. University of Saskatchewan, 611 pp.



Seeley, H.G., 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43, 165-171.

Sellers, W.I., Manning, P.L., 2007. Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2711-2716.

Sereno, P.C., 2005. Stem Archosauria-Taxon-Search. TaxonSearch Database for Suprageneric Taxa & Phylogenetic Definitions.

Sereno, P. C., Martínez, R. N., Alcober, O. A., 2012. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(sup1), 83-179.

Sereno, P. C., Myhrvold, N., Henderson, D.M., Fish, F.E., Vidal, D., Baumgart, S.L., Keillor, T.M., Formoso, K.K., Conroy, L.L., 2022. *Spinosaurus* is not an aquatic dinosaur. *eLife* 11, e80092. <https://doi.org/10.7554/eLife.80092>

Serrano, F.J., Chiappe, L.M., 2021. Independent origins of powered flight in paravian dinosaurs? *Current Biology* 31(8), R370-R372. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.058>.

Shen, S., Crowley, J.L., Wang, Y., Bowring, S.A., Erwin, D.H., Sadler, P.M., Cao, C., Rothman, D.H., Henderson, C.M., Ramezani, J., Zhang, H., Shen, Y., Wang, X., Wang, W., Mu, L., Li, W., Tang, Y., Liu, X., Liu, L., Zeng, Y., Jiang, Y., Jin, Y., 2011. Calibrating the End-Permian Mass Extinction. *Science* 334, 1367-1372.

Sopeña, A., Gutiérrez-Marco, J.C., Sánchez-Moya, Y., Gómez, J.J., Mas, R., García, A., Lago, M. (coord.), 2004. Cordillera Ibérica y Costero-Catalana. En: Vera, J.A. (ed.) *Geología de España*. SGE-IGME, Madrid, pp. 465-527.

Sprague, A.J., Hamilton, D.J., Diamond, A.W., 2008. Site safety and food affect movements of semipalmated sandpipers (*Calidris pusilla*) migrating through the upper Bay of Fundy. *Avian Conservation and Ecology* 3, 4.

Struhsaker, T.T., 1981. Polyspecific associations among tropical rain-forest primates. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 57, 268-304.

Suárez-González, P., Quijada, I.E., Benito, M.I., Mas, J.R., 2013. Eustatic versus tectonic control in an intraplate rift basin (Leza Fm, Cameros Basin). Chronostratigraphic and paleogeographic implications for the Aptian of Iberia. *Journal of Iberian Geology* 39, 285-312.

Suárez-González, P., Quijada, I.E., Benito, M.I., Mas, R., 2015. Sedimentology of ancient coastal wetlands: Insights from a Cretaceous multifaceted depositional system. *Journal of Sedimentary Research* 85, 95-117.

Sutherland, W.J., 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

# T

Tereschenko, V. S., 2008. Adaptive features of protoceratopoids (Ornithischia: Neoceratopsia). *Paleontological Journal*, 42(3), 273-286.

Thomson, T.J., Lovelace, D.M., 2014. Swim track morphotypes and new track localities from the Moenkopi and Red Peak formations (lower-middle Triassic) with preliminary interpretations of aquatic behaviors. In Lockley, M.G., Lucas, S.G. (Eds). *Fossil footprints of western North America: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 62, 103-128.

Thomson, T.J., Droser, M.L., 2015. Swimming reptiles make their mark in the Early Triassic: Delayed ecologic recovery increased the preservation potential of vertebrate swim tracks. *Geology*, 43(3), 215-218.

Thulborn, R.A., 1981. Estimated speed of a giant bipedal dinosaur. *Nature* 292, 273-274.

Thulborn, R.A., 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 38, 227-256.

Thulborn, R.A., 1984 Preferred gaits of bipedal dinosaurs. *Alcheringa* 8, 243-252.

Thulborn, R.A., 1990. *Dinosaur Tracks*, 410 p. (Chapman and Hall).

Thulborn, R.A., 2013. Lark Quarry revisited: a critique of methods used to identify a large dinosaurian track-maker in the Winton Formation (Albian-Cenomanian), western Queensland, Australia. *Alcheringa* 37, 312-330.

Thulborn, R.A., Wade, M., 1979. Dinosaur stampede in the Cretaceous of Queensland. *Lethaia* 12, 275-279.

Thulborn, R.A., Wade, M., 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 21, 413-517.

Thulborn, R. A., Wade, M., 1989. A footprint as a history of movement. En: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (eds.). *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 51-56

Tidwell, V., Carpenter, K., 2005. *Thunder-lizards. The sauropodomorph dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.

Tischer, G., 1966. Uber die Wealden-Ablagerung und die tektonik der ostlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). En: Beuther, A., Dahm, H.,

Kneuper-Haak, F., Mensink, H., Tischer, G., Brinkmann, R., De Lôme, D., Lötgers, H. (eds.). Der Jura und Wealden in Nordost-Spanien. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 44, 123-164.

Torcida, F., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérez, G., Urién, V., 2001. Primera cita de huellas de saurópodos en Burgos (España). En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense (ed.), Actas I Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, Salas de los Infantes, Burgos, 427-434.

Torcida Fernández-Baldor, F., Díaz-Martínez, I., Huerta, P., Contreras-Izquierdo, R., Izquierdo Montero, L.A., Montero Huerta, D., Urién-Montero, V., 2012. Estudio previo del yacimiento de icnitas de dinosaurios de Las Sereas (Cuenca de Cameros, Jurásico Superior-Cretácico Inferior). En: Huerta-Hurtado, P., Torcida Fernández-Baldor, F., Canudo-Sanagustín, J.I. (eds.). Actas V Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, 197-204.

Torcida Fernández-Baldor, F., Díaz-Martínez, I., Huerta, P., Montero Huerta, D., Castanera, D., 2021. Enigmatic tracks of solitary sauropods roaming an extensive lacustrine megatracksite in Iberia. Scientific Reports, 11(1), 16939.

Torices, A., Valle-Melón, J.M., Elorriaga-Aguirre, G., Navarro-Lorbés, P., Rodríguez-Miranda, A., 2020. Multiscale geometric 3D recording of palaeontological heritage in La Rioja (Spain): regional context, sites, tracks and individual fossils. Journal of Iberian Geology 46, 465-474. doi: 10.1007/s41513-020-00132-1

Torices, A., Valle-Melón, J.M., Elorriaga-Aguirre, G., Navarro-Lorbés, P., Rodríguez-Miranda, Á., 2020. Multiscale geometric 3D recording of palaeontological heritage in La Rioja (Spain): regional context, sites, tracks and individual fossils. Journal of Iberian Geology 46, 465-474.

Torres, J. A., Viera, L.I., 1994. "*Hypsilophodon foxii* (Reptilia, Ornithischia)" en el Cretácico inferior de Igea (La Rioja, España). Munibe Ciencias Naturales. Natur zientziak 46, 3-41.

Torres, J. A., Viera, L.I., 1997. Nuevo dinosaurio para el registro paleontológico de La Rioja. Estrato 8, 117-152. Logroño.

Trapman, T. H., 2018. Stable Isotope Analysis Of Theropod Teeth From The Kem Kem Beds, North Africa-Niche Differentiation Among Large Predatory Dinosaurs (Master's thesis).

Tristram, H.B., 1859. On the ornithology of northern Africa. Ibis 1, 277-301.

Tykoski, R.S., Rowe, T., 2004. Ceratosauria. En: Weishampel, D., Dodson, P., Osmólska, H. (eds.). The Dinosauria. Second edition. Berkeley, University of California Press, 47-70.

# V

Vahl, W.K., van der Meer, J., Weissing, F.J., van Dullemen, D., Piersma, T., 2005. The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behaviour Ecology* 16, 845–855.

Valenzuela, M. 1988. Estratigrafía, sedimentología y paleogeografía del Jurásico de Asturias. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, 748 pp.

Van Wagoner, J.C., Posamentier, H.W., Mitchum, R.M., Vail, P.R., Sarg, J.F., Loutit, T.S., Hardenbol, J., 1988. An overview of the fundamentals of sequence stratigraphy and key definitions. En: Wilgus, C., Hastings, B.S., Kendall, C.G., Posamentier, H.W., Ross, C.A., Van Wagoner, J.C. (eds.), *Sea Level Changes: An Integrated Approach*. SEPM Special Publication 42, 39–46.

Vaughn, R., Würsig, B., Packard, J., 2010. Dolphin prey herding: prey ball mobility relative to dolphin group and prey ball sizes, multispecies associates, and feeding duration. *Marine Mammal Science* 26, 213–225.

Viera, L.I., Torres, J.A., 1992. Sobre “Dinosaurios coelurosaurios gregarios en el yacimiento de Valdebrajes (La Rioja, España)”. Nota de réplica y crítica. *Revista española de Paleontología* 7(1), 97–99.

Viera, L. I., Torres, J. A., 1995a. Análisis comparativo sobre dos rastros de Dinosaurios Theropodos. Forma de marcha y velocidad. *Munibe* 47, 53–56

Viera, L.I., Torres, J. A., 1995b. Presencia de *Baryonyx walkeri* (Saurischia, Theropoda) en el Weald de La Rioja (España). Nota previa. *Munibe* 47, 57–61.

Viera, L.I., Torres, J.A., 2013. La Rioja de los Dinosaurios: un ecosistema de hace 120 millones de años. 136 p. (Sociedad de Ciencias Aranzadi).

Viera, L.I., Aguirrezaba, L.M., 1982. EL Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de Dinosaurios (I). *Munibe* 34, 245–270.

Viera, L.I., Torres, J.A., Aguirrezabala, L.M., 1984. El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de Dinosaurios (III). *Munibe* 36, 3–22.

Vila, B., Oms, O., Galobart, À., 2005. Manus-only titanosaurid trackway from Fumanya (Maastrichtian, Pyrenees): further evidence for an underprint origin. *Lethaia*, 38(3), 211–218.

Vila, B., Castanera, D., Marmi, J., Canudo, J. I., Galobart, À., 2015. Crocodile swim tracks from the latest Cretaceous of Europe. *Lethaia*, 48(2), 256–266.

Vilas, L., Alonso, A., Arias, c., García, A., Mas, J. R., Rincón, R., Meléndez, N., 1983. The Cretaceous of the Southwestern Iberian Ranges (Spain). *Zitteliana* 10, 245-254.

Vullo, R., Allain, R., Cavin, L., 2016. Convergent evolution of jaws between spinosaurid dinosaurs and pike conger eels. *Acta Palaeontologica Polonica* 61(4), 825-828.

## W

Wang, S. C., Dodson, P., 2006. Estimating the diversity of dinosaur. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 13601-13605.

Weems, R.E., 1987. A Late-Triassic footprint fauna from the Culpeper Basin Northern Virginia (U.S.A). *Transactions of the American Philosophical Society* 77, 1-79.

Weems, R.E., 1992. A re-evaluation of the taxonomy of Newark Supergroup saurischians dinosaur tracks, using extensive statistical data from a recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia. *Virginia Division of Mineral Resources Publication* 119, 113-126.

Weems, R.E., 2003. Plateosaurus foot structure suggests a single trackmaker for *Eubrontes* and *Gigandipus* footprints. En: LeTourneau, P.M. y Olsen P.E. (eds.), *The Great Rift Valleys of Pangea in eastern North America, volume 2: Sedimentology, Stratigraphy, and Paleontology*, New York, Columbia University Press, 293-313.

Weems, R.E., 2006. Locomotor speeds and patterns of running behavior in non-maniraptoriform theropod dinosaurs. *Bulletin - New Mexico Museum of Natural History and Science* 37, 379-389.

Whyte, M.A., Romano, M., 2001. A dinosaur ichnocoenosis from the Middle Jurassic of Yorkshire, UK. *Ichnos* 8, 223-234.

Winkler, D.A., Gomani, E.M., Jacobs, L.L., 2000. Comparative taphonomy of an Early Cretaceous Sauropod Quarry, Malawi, Africa. *Paleontological Society of Korea Special Publication* 4, 99-114.

Woodward, H.N., Freedman Fowler, E.A., Farlow, J.O., Horner, J.R., 2015. *Maiasaura*, a model organism for extinct vertebrate population biology: a large sample statistical assessment of growth dynamics and survivorship. *Paleobiology* 41(4), 503-527.

# X

Xing L. D., Lockley, M. G., Zhang, J. P., Milner, A.R.C., Klein, H., Li, D.Q. Persons IV, W.S., Ebi, J.F., 2013. A new Early Cretaceous dinosaur track assemblage and the first definite non-avian theropod swim trackway from China. *Chinese Science Bulletin* 58, 2370-2378. doi: 10.1007/s11434-013-5802-6

Xing, L., Lockley, M.G., Romilio, A., Klein, H., Zhang, J., Chen, H., Zhang, J., Burns, M.E., Wang, X., 2018. Diverse sauropod-theropod-dominated track assemblage from the Lower Cretaceous Dasheng Group of Eastern China: Testing the use of drones in footprint documentation. *Cretaceous Research* 84, 588-599.

Xing, L., Klein, H., Lockley, M. G., Wu, X. C., Benton, M. J., Zeng, R., 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.

# Y

Yates, A.M., 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* 77, 9–55.

Yip, E.C., Powers, K.S., Aviles, L., 2008. Cooperative capture of large prey solves scaling challenge faced by spider societies. *PNAS* 105, 11818–11822.

Yoon, H.S., Lee, Y., Jung, S., Kong, D., Kim, S., Son, M., 2021. A juvenile ornithopod tracksite from the Lower Cretaceous Haman Formation, South Korea. *Cretaceous Research*, 104877.

# Z

Zanno, L.E., Makovicky, P.J., 2011. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (1), 232-237.

Ziegler, P.A., 1988. Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys. AAPG Memoir 43. CD-ROM.

Zug, G. R., 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan 142, 1-98