

## EL ICNOGÉNERO *IGUANODONTIPUS* EN EL YACIMIENTO DE “LAS CUESTAS I” (SANTA CRUZ DE YANGUAS, SORIA, ESPAÑA)

*[The Iguanodontipus ichnogener in “Las Cuestas I” tracksite (Santa Cruz de Yanguas, Soria, Spain)]*

Carlos PASCUAL-ARRIBAS (\*)

Nieves HERNÁNDEZ-MEDRANO (\*\*)

Pedro LATORRE-MACARRÓN (\*\*\*)

Eugenio SANZ-PÉREZ (\*\*\*\*)

(\*): IES Margarita de Fuenmayor. Alameda de A. Machado, s/n. 42100 Ágreda (Soria). Correo-e: capascual-1@telefonica.net

(\*\*): Jorge Vigón, 37. 26003 Logroño (La Rioja). Correo-e: nhernandez@ya.com

(\*\*\*): Gran Vía del Marqués del Turia, 84, 2.º. 46005 Valencia. Correo-e: platorremacarron@hotmail.com

(\*\*\*\*): Dpto. de Ingeniería y Morfología del Terreno. Esc. Téc. Sup. de Ingenieros de Caminos, C. y P. Ciudad Univ., s/n. 28040 Madrid. Correo-e: esanz@caminos.upm.es

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2009-03-25) (FECHA DE ADMISIÓN: 2009-05-02)

BIBLID [0211-8327 (2009) 45 (2): 105-128]

**RESUMEN:** El yacimiento de Las Cuestas I (Soria, España) es uno de los mayores del Grupo Oncala. Hasta el momento, se han catalogado en él casi 600 pisadas de ornitópodos, terópodos y, sobre todo, de saurópodos.

Las huellas de ornitópodos son similares a las utilizadas para definir el icnogénero *Iguanodontipus* (Sarjeant *et al.*, 1998) del Berriasiense de Dorset (Inglaterra), por lo que se incluyen en el mismo. Huellas semejantes a las descritas en este yacimiento se pueden ver en muchos otros del Grupo Oncala, tanto conocidos como inéditos.

El análisis de los posibles icnopoyetas, autores de las huellas, indica que pudieron pertenecer a la familia Camptosauridae (*Camptosaurus*, *Draconyx*) o superfamilia Iguanodontoidea, de pequeño tamaño.

Palabras clave: Ornitópodos, *Iguanodontipus*, Berriasiense, Cuenca de Cameros, Soria, España.

**ABSTRACT:** Las Cuestas I (Soria, Spain) is one of the biggest tracksite in Oncala Group. Until the moment, it has been catalogued almost 600, ornithopod, theropod and mainly sauropod tracks.

The ornithopod tracks are similar to those used to define the *Iguanodontipus* ichnogener (Sarjeant *et al.*, 1998) from the Berriasian in Dorset (England), that is why they are also included.

Very similar footprints to those described in this tracksite can be seen a lot of tracksites in Oncala Group, both known and unknown.

The analysis of the potential trackmakers the tracks owners, reveals that they could belong to the family of Camptosauridae (*Camptosaurus*, *Draconyx*) or superfamily Iguanodontoidea, of small size.

Key words: Ornithopods, *Iguanodontipus*, Berriasian, Cameros Basin, Soria, Spain.

## INTRODUCCIÓN

La Cuenca de Cameros constituye un reservorio de importancia mundial de huellas de dinosaurios y de otros reptiles (PÉREZ-LORENTE, 2002). Las más abundantes son las de dinosaurios terópodos (PÉREZ-LORENTE, 2002, 2003; FUENTES-VIDARTE *et al.*, 2005; HERNÁNDEZ-MEDRANO *et al.*, 2008), mientras que las de ornitópodos están mejor representadas en el Grupo Enciso (PÉREZ-LORENTE, 2002, 2003) y las de saurópodos predominan en el Grupo Oncala (HERNÁNDEZ-MEDRANO *et al.*, 2008).

Las huellas ornitópodas de los pies son tridáctilas y sólo en algunos casos se han observado las marcas elipsoidales o bilobuladas ocasionadas por el apoyo de algunos dedos de la mano. Este último es el caso de los yacimientos de El Royo (SANZ-PÉREZ *et al.*, 1999), en Soria; El Frontal de Regumiel de la Sierra (MORATALLA *et al.*, 1994; TORCIDA *et al.*, 2003) y Costalomo de Salas de los Infantes (TORCIDA *et al.*, 2006) en Burgos; y Valdemayor de Cabezón de Cameros (MORATALLA *et al.*, 1992, 1994; MORATALLA, 1993) y La Pellejera, de Hornillos de Cameros (REQUETA *et al.*, 2008) en La Rioja.

En la mayoría de los casos, huellas de este tipo han sido referidas a individuos de la familia Iguanodontidae. Sólo en un trabajo (MORATALLA, 1993) se asignan a dos icnogéneros: *Iguanodontipus* y *Brachyiguanodontipus*. Sin embargo, al haber sido descritos en una tesis doctoral no publicada, tales icnogéneros no se consideran válidos. En otras cuencas sedimentarias de la Península Ibérica y Europa, pisadas semejantes se han asociado a *Iguanodontipus*, icnogénero definido por SARJEANT *et al.* (1998) con huellas del Berriasiense de Paine Quarry y Norman Quarry (Dorset, Inglaterra).

En una reciente revisión del yacimiento de Las Cuestas I (Soria, España) se han encontrado huellas y subhuellas de ornitópodos con características semejantes a las de Dorset. Asimismo, hemos podido constatar que existen icnitas del mismo tipo en otros yacimientos del Grupo Oncala. Por ello, el objetivo de esta comunicación es describir las huellas de este icnogénero en Las Cuestas I, mostrar su variabilidad, tanto en tamaño como en morfología, a consecuencia de la ontogenia y de las condiciones de sedimentación en que se produjeron, así como señalar los posibles icnopoyetas, autores de tales huellas.

## SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Las Cuestas I es un yacimiento icnítico situado en la parte oriental de la Cuenca de Cameros, al O de la localidad de Santa Cruz de Yanguas (Soria) (figura 1), en el margen derecho del arroyo Morillo (coordenadas UTM medias:  $x = 543.788$ ;  $y = 4.656.930$ ), a una altura media de 1.275 m. Forma parte del Grupo Oncala (TISCHER, 1966), más concretamente del tramo J332 cm de "Calizas en lajas y margas" de CÁMARA & DURANTEZ (1981), dentro de la Aloformación Huérteles (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992). Las huellas aparecen en tres capas de escasa potencia (espesor medio de 7 cm) constituidas por niveles de limolitas arenosas grises. En el techo de ellas aparecen grietas de desecación (*mud cracks*) y sólo en la superior, más arenosa y tabular, es posible ver rizaduras de oleaje (*ripples*). En algunos de los niveles finos se ven manchas y nódulos de óxidos de hierro y, en otros, restos vegetales.

La falta de fósiles que permitan una datación precisa impide determinar su edad exacta. CÁMARA & DURANTEZ (1981) consideran que el tramo J332 cm podría estar incluido en el Portlandiense (Jurásico Superior). Sin embargo, SALOMON (1982) y MARTÍN I CLOSAS (1989) estiman una edad Berriasiense superior o medio, respectivamente, en función de su posición estratigráfica, datación

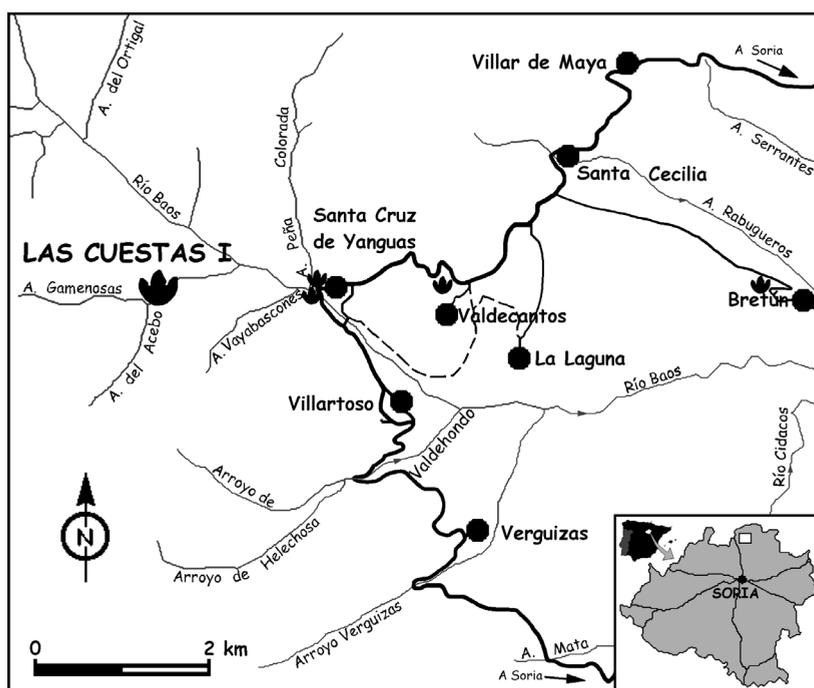


Figura 1. Situación del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria, España). En las cercanías existen otros yacimientos con huellas de oritópodos.

que se sigue manteniendo en estudios posteriores (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992; MARTÍN I CLOSAS & ALONSO-MILLÁN, 1998).

El ambiente en el que se acumularon los materiales de la Aloformación Huérteles fue el de una llanura fangosa, relacionada con abanicos aluviales-lagos salinos de climas áridos y semiáridos (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992; GÓMEZ FERNÁNDEZ & MELÉNDEZ, 1994). En el caso concreto de este afloramiento, las facies lutíticas se depositaron en aguas tranquilas, cercanas a una desembocadura fluvial, con numerosos episodios de exposición aérea que facilitaron la formación de grietas de desecación. Los fangos debieron alcanzar la zona sobre todo en episodios de avenidas, ya que no parece que hubiera una red fluvial bien jerarquizada (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992).

## DESCRIPCIÓN

El yacimiento de Las Cuestas I es uno de los más extensos dentro del Grupo Oncala. No se ha excavado, pero aun así se han podido cartografiar 592 huellas de terópodos, ornitópodos, saurópodos y quizás alguna de cocodrilo en las tres capas que lo componen. De todas ellas, la segunda es la que más huellas contiene, predominando las de saurópodos (PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2008). Es, además, uno de los yacimientos con más huellas de ornitópodos en un Grupo donde los yacimientos con este tipo de icnitas apenas contienen unas pocas huellas, en contraste con las que se pueden observar de terópodos (HERNÁNDEZ-MEDRANO *et al.*, 2008). Así, por ejemplo, entre unas 1.000 huellas presentes en los 24 yacimientos localizados en el arroyo Miraflores, apenas una decena pueden ser relacionadas con seguridad con ornitópodos (PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2005).

Las icnitas atribuidas a ornitópodos (tabla I) corresponden tanto a huellas verdaderas como a subhuellas (reconocibles porque las improntas no destruyen algunas de las estructuras de las capas sobre las que se formaron; por ejemplo, las grietas de desecación). Dada la similitud entre subhuellas de ornitópodos y de terópodos en algunas partes del yacimiento, las hemos diferenciado en función de sus dimensiones relativas (L/A) (LOCKLEY *et al.*, 2008) y a la abertura de sus dedos, mucho mayor en las de ornitópodos que en las de terópodos. La zancada relativa (z/L) difiere poco en ambos casos a causa del elevado ángulo de paso que poseen, quizás debido a una mayor gracilidad de sus icnopoyetas respecto a los clásicos iguanodóntidos, mucho más graviportales, con los que se asocian este tipo de huellas.

Las huellas corresponden únicamente a impresiones de pies. No se han observado improntas de manos, ya sea porque no se formaron o porque su marca no es apreciable al ser mayoritariamente subhuellas. Son tridáctilas, prácticamente de igual longitud que anchura, por lo que su envolvente es subcircular. Su tamaño, de mediano a grande, oscila entre 26 x 26 cm y 41,5 x 42 cm (posiblemente existan huellas mayores, pero su mala conservación no permite diferenciarlas claramente de las de terópodos).

Las icnitas verdaderas (un rastro y varias huellas aisladas), no muy bien conservadas en la actualidad, exhiben marcas de dedos cortos y anchos,

de terminación redondeada a subaguda, y talones redondeados (figura 2). Cuando aparecen completas, se observan dos escotaduras (lateral y medial) en la parte posterior, que separan el talón de los dedos. La prolongación del talón, observada en un caso, presumiblemente se deba al apoyo de parte del metatarso o al desplazamiento hacia delante del pie.

Las impresiones de los dedos sólo revelan una almohadilla por dedo, no apreciándose marcas claras de uñas, aunque, a veces, la terminación subaguda de los dedos (sobre todo del III) parece insinuarlas (muy apreciable en el rastro LCU-I-10). Las marcas de los dedos II y IV son de longitudes que semejan, pero menores que la del III. Este último se proyecta hacia

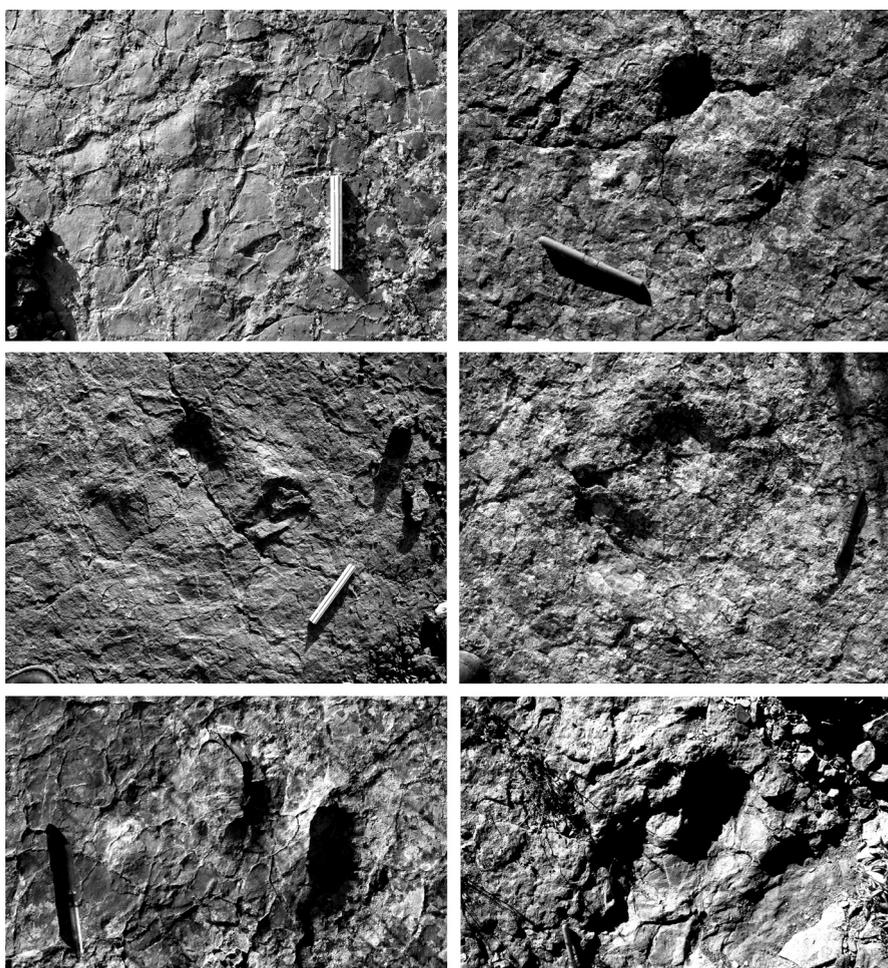


Figura 2. Huellas y subhuellas de *Iguanodontipus* isp., mostrando los diferentes estados de preservación con que aparecen. Yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria).

delante entre 7 cm y 11 cm (según el tamaño de las huellas), lo cual supone aproximadamente un 28% de la longitud de la huella. Por lo general, la profundidad de la señal del dedo III es mayor que la de los otros dos, sobre todo que la del IV. Se observa que aunque la marca del dedo III es bastante homogénea en anchura, desde su parte distal hasta los hipex (semejantes y simétricos) hay una depresión que confiere a su impronta forma de triángulo casi equilátero, cualidad que se advierte en muchos contramoldes asociados a este tipo de huellas, en los que sólo se ve bien el borde externo de los mismos. Es una consecuencia de la presión de los dedos que, además de ocasionar sus improntas, deforman el sedimento circundante. Por esta causa, los contramoldes que se forman a partir de este tipo de huellas adquieren un tamaño superior al de la huella original y no suelen proporcionar detalles anatómicos importantes, pues suelen corresponder a la parte final de relleno del molde, cuando las oquedades de los dedos ya se han colmado o se han erosionado (figura 3).



*Figura 3. Contramolde en arenisca de una huella de ornitópodo. Yacimiento inédito de "Los Bancos" (San Pedro Manrique, Soria).*

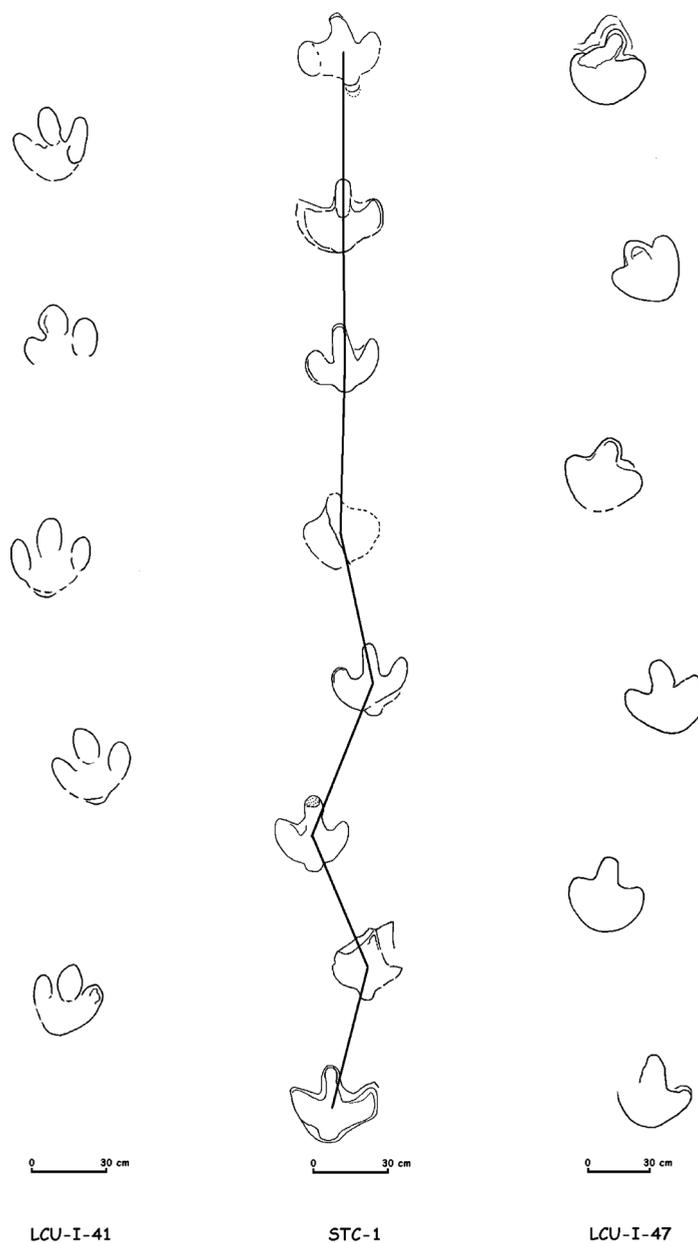


Figura 4. Rastreros de huellas de ornitópodos del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria) (LCU-I-41 y LCU-I-47) y del yacimiento de Santa Cruz (Santa Cruz de Yanguas, Soria) (STC-1).

La disposición de los dedos es bastante abierta y simétrica, con la parte distal del III dirigida levemente hacia el interior del rastro. Esta situación, en alguna ocasión es inversa, haciéndolo hacia el exterior del rastro. No es la primera vez que se observa este hecho. Tanto en el yacimiento de El Royo (SANZ-PÉREZ *et al.*, 1999) como en el de La Hoyuela (PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2002) se han descrito huellas con esta singularidad. Los ángulos interdigitales son amplios ( $65^\circ$  a  $77,5^\circ$ ; media  $71,7^\circ$ ), difiriendo poco los valores de II<sup>^</sup>III y III<sup>^</sup>IV ( $29,5^\circ$  a  $37,5^\circ$  y  $35^\circ$  a  $41^\circ$ , respectivamente; medias de  $33,3^\circ$  y  $38,4^\circ$ , respectivamente) (los mismos se han medido utilizando las líneas que unen la parte más distal de los dedos con la más proximal de la huella, en este caso el centro del talón. El motivo de tal elección radica en la necesidad de poder comparar la abertura de los dedos de las huellas verdaderas con la de las subhuellas, así como con las del holotipo de *Iguanodontipus*).

En el caso de las subhuellas (figura 2), las marcas de los dedos son mucho menos nítidas y el talón, cuando es visible, parece más amplio por desaparición de las dos escotaduras laterales de las huellas reales. Así mismo, la profundidad se reduce sensiblemente. A veces, sólo se imprimen las partes distales de los dedos II y III, siendo este último el que deja una marca más nítida y profunda (unos 2 cm). Este hecho es consecuencia de la orientación del pie hacia el eje de marcha y a la mayor presión ejercida por el dedo III en el suelo al comienzo de la fase K (Fase Ke de THULBORN & WADE, 1984), en la que empieza a levantar la parte posterior del pie y empuja con la anterior para desplazarse. Todas ellas muestran un ligero aumento de tamaño con respecto a las reales (por comparación entre huellas reales y subhuellas de una misma capa y tamaño semejante) (ver tabla D), lo cual nos indica que las subhuellas se formaron a pocos centímetros por debajo de la superficie de marcha (FORNÓS *et al.*, 2002).

Tanto las huellas reales como las subhuellas se orientan hacia el eje del rastro (figura 4) entre  $-1^\circ$  y  $-15,7^\circ$  (valor medio de  $-9,4^\circ$ ), aunque en el caso del rastro LCU-I-10, su valor en algunos momentos es superior. Es de destacar que esta variabilidad no sólo ocurre entre rastros, sino también dentro de los mismos. Todas ellas forman, en general, rastros estrechos con ángulos de paso medios a elevados ( $145^\circ$  a  $180^\circ$ ; media  $162,5^\circ$ ). Se ha observado que frecuentemente las huellas pequeñas y las más grandes poseen un ángulo de paso alto (alrededor de  $170^\circ$ ), mientras que en las de longitud de unos 36 cm este parámetro alcanza un valor menor (en torno a  $152^\circ$ ). Algo parecido sucede con el paso y la zancada: las huellas pequeñas tienen un paso y una zancada relativos superior (2,8 y 5,5, respectivamente) al resto de las huellas (2,4 y 4,9, respectivamente). Como en el caso anterior, esta variabilidad es común entre rastros semejantes de yacimientos del Grupo Oncala y en algunos de Europa (tabla II). Así sucede, por ejemplo, en el yacimiento de Weserbergland (Alemania), donde se ha indicado que hay rastros con pasos y zancadas anormalmente cortos. En este caso, se explica como una consecuencia de las precauciones tomadas por los ornitópodos al desplazarse por sedimentos blandos y resbaladizos (WINGS *et al.*, 2005a, b; RICHTER *et al.*, 2007).

Los valores de la altura acetabular de los icnopoyetas ( $h$ ) varían según el modelo empleado. ALEXANDER (1976) considera  $h$  equivalente a  $4L$ ; THULBORN (1990) lo iguala a  $5,9L$ ; y MORATALLA *et al.* (1988) aplican la relación  $3,91L + 10,94$ , obtenida a partir de medidas en esqueletos de iguanodóntidos, donde  $L$  representa la longitud de la huella del pie. Teniendo en cuenta estas relaciones, la altura del acetábulo varía de la siguiente forma: para ALEXANDER (1976)  $h$  oscila entre 100 y 166 cm; para MORATALLA *et al.* (1988) entre 108,7 y 173,2 cm; y para THULBORN (1990) entre 147,5 y 244,9 cm.

Simulaciones hechas con ordenador por HENDERSON (2003) parecen indicar que la relación de ALEXANDER (1976) es más adecuada que la THULBORN (1990). En este caso, los valores obtenidos con esta relación son más apropiados que los obtenidos con la THULBORN (1990), teniendo en cuenta los posibles icnopoyetas ornitópodos existentes a lo largo del Berriasiense. Tales valores, asimismo, concuerdan bastante bien con los que se obtienen aplicando la relación de MORATALLA *et al.* (1988). Podemos considerar, pues, que los posibles icnopoyetas serían ornitópodos de talla media y su velocidad de desplazamiento (ALEXANDER, 1976), deducida de sus rastros, debió ser baja (2,69 a 6,38 km/h; media 5 km/h). Los valores de  $z/h$  (entre 0,9 y 1,58), todos ellos menores de 2, confirman que caminaban. En general, se observa que la velocidad es mayor en los icnopoyetas pequeños, disminuyendo la misma al aumentar su tamaño. Se hace mínima para un tamaño de pie intermedio y vuelve a aumentar en los de mayor envergadura. Resultados semejantes han sido hallados en rastros de ornitópodos del yacimiento riojano de La Canal (CASANOVAS *et al.*, 1995).

La dirección de los rastros en las diferentes capas es la siguiente:

- Capa inferior: no hay rastros, sólo huellas aisladas.
- Capa media: N-110°, 100°, 152°, 352°, 360°, 90°, 90°, 100°.
- Capa superior: N-138°, 320°.

Como se observa, la dirección preponderante (figura 5) en la capa media es de unos N-90° a N-100°, mientras en la superior es N-138° y N-320° (en ambos sentidos), dirección ésta que se corresponde con la de los rastros saurópodos de ese mismo nivel.

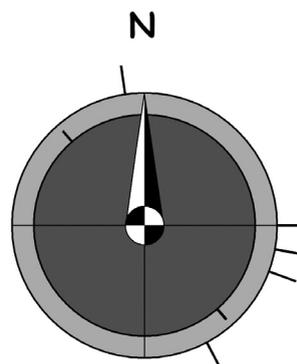


Figura 5. Direcciones de los rastros de ornitópodos del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria). Círculo exterior: nivel II. Círculo interior: nivel III.

## DISCUSIÓN

## TIPO DE HUELLAS

Las huellas de Las Cuestas I se asemejan a otras muchas del Grupo Oncala (AGUIRREZABALA & VIERA, 1980, 1983; FUENTES-VIDARTE, 1996; FUENTES-VIDARTE *et al.*, 2005; SANZ *et al.*, 1997; PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2002; HERNÁNDEZ-MEDRANO *et al.*, 2008) al que pertenece el yacimiento, que han sido asociadas a iguanodóntidos, pero que no han sido asignadas a icnogéneros concretos. Podemos citar, por ejemplo, los yacimientos de Santa Cruz, La Hoyuela, Miraflores I, Fuente Calera, Los Tormos, Valdecantos, Río Ventosa... (figura 6).

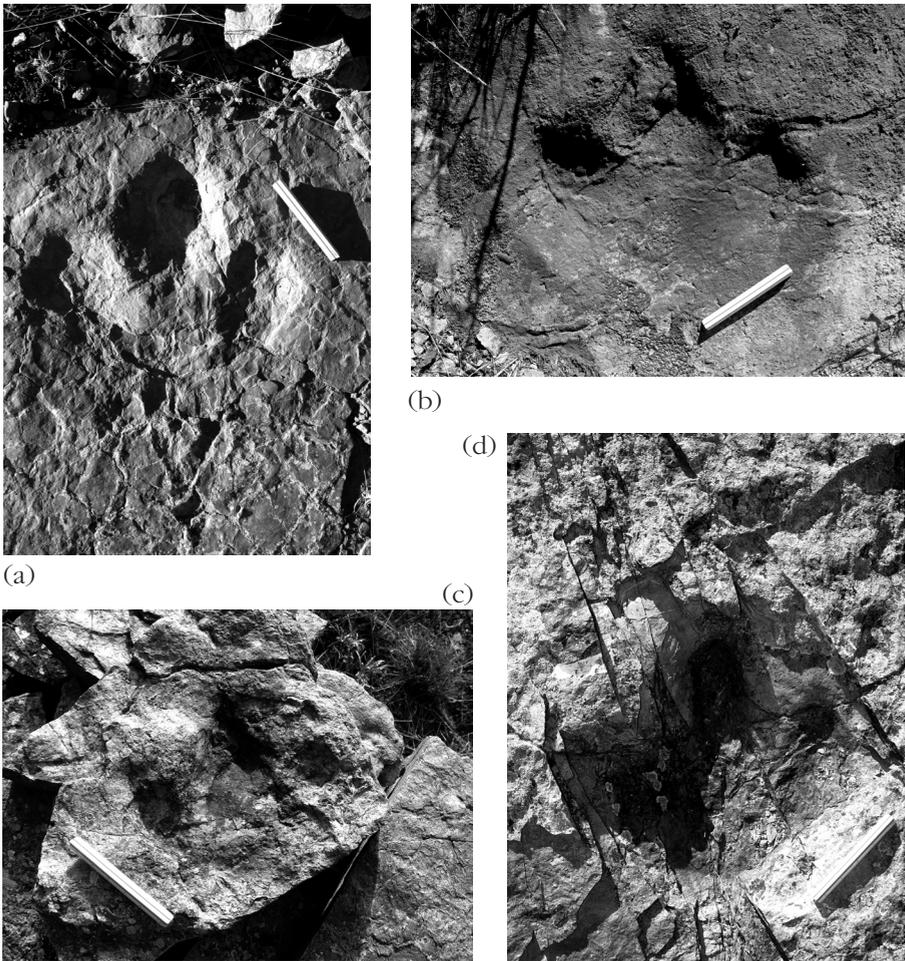


Figura 6. Huellas de ornitópodos en yacimientos del Grupo Oncala: (a) Las Cuestas I; (b) Valdecantos; (c) Río Ventosa; (d) Santa Cruz.

Todos ellos contienen huellas de características morfométricas semejantes a las descritas en el yacimiento de Las Cuestas I, es decir: huellas tridáctilas, equidimensionales, de dedos cortos, anchos y de terminación redondeada, con una sola almohadilla por dedo, talón bastante amplio y redondeado, pasos cortos y ángulo de paso algo elevado (media de unos  $160^{\circ}$ - $165^{\circ}$ ). Así mismo, podemos apreciar en ellos la misma variabilidad de los parámetros señalados anteriormente, como es el caso del ángulo de paso. Así, en el rastro 1 del yacimiento de Santa Cruz (Santa Cruz de Yanguas, Soria; datos inéditos) (figura 4), las huellas se disponen con un ángulo de paso de unos  $145^{\circ}$ , al principio; mientras al final alcanza prácticamente los  $180^{\circ}$ , sin variar apenas el paso. Esto nos muestra que la variabilidad depende no sólo de la velocidad del icnopoyeta, sino también de ciertas peculiaridades del mismo que le permitirían cambiar su anchura de rastro sin modificar su velocidad. La singularidad del yacimiento de Las Cuestas I reside en que posee huellas y subhuellas de ornitópodos de casi todos los tamaños que se pueden observar en el resto del Grupo Oncala.

En el Grupo Tera, aunque hay huellas cuya morfología recuerda a la de Las Cuestas I, su mal estado de conservación y su escasez no permite una comparación adecuada. Sólo en un caso (yacimiento inédito "Molino del tío Manuel", Almarza, Soria) se aprecia que su forma es parecida (figura 7), pero tanto su gran tamaño (45 x 69 cm), como la relación L/A (0,76), excesivamente



*Figura 7. Huella de gran ornitópodo sobre areniscas microconglomeráticas del yacimiento inédito "Molino del tío Manuel" (Almarza, Soria).*

baja, y la abertura muy alta de sus dedos ( $>80^\circ$ ) nos indican que se trata de huellas diferentes. Este tipo de huella constituye, como el caso del contramolde de la Formación Lourinhã, Portugal (MATEUS & MILAN, 2005, 2008) un verdadero problema para la icnología ya que no se conocen icnopoyetas entre los restos de ornitópodos de la época en que se originaron que puedan explicar su existencia. Ello supone que debió haber ornitópodos de gran tamaño al final del Jurásico y principios del Cretácico, todavía sin descubrir, o las huellas fueron ocasionadas por otro tipo de dinosaurio.

Dentro del Grupo Urbión las huellas encontradas hasta ahora eran muy poco abundantes a causa de los ambientes poco propicios en el que se ocasionaron; sin embargo, últimamente, su número se ha elevado considerablemente (DÍAZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2007) permitiendo su comparación con las de otras épocas. Entre ellas, podemos encontrar huellas de ornitópodos de porte similar (por ejemplo, las del yacimiento inédito de "Los Bancos"; San Pedro Manrique, Soria; figura 3) junto con otras mucho mayores, más propias de iguanodóntidos de gran tamaño (por ejemplo, las del yacimiento inédito del Barranco del Huerto, Yanguas, Soria), semejantes a muchas de las que aparecen en los numerosos yacimientos del mundo a partir del Cretácico Inferior, no basal.

Así mismo, presentan cierta semejanza con algunas huellas encuadradas en el icnogénero *Iguanodonipus*, descrito por MORATALLA (1993) con material de la Cuenca de Cameros, y que, como ya hemos mencionado, no se considera válido. En este último caso, las huellas son de mayor dimensión (entre 40-60 cm), poseen siempre dos escotaduras (lateral y medial), a veces muy marcadas, que separan claramente el talón de los dedos. Su edad es más moderna, registrándose sobre todo en el Grupo Enciso. Recientemente MORATALLA (2008a, b), las asocia al icnogénero *Iguanodontipus*, señalando que son las huellas de ornitópodos preponderantes en la Cuenca de Cameros, mientras DÍAZ-MARTÍNEZ *et al.* (2009) las consideran como parte de los cuatro morfotipos de huellas de ornitópodos representativos del Grupo Enciso.

En otras cuencas de la Península Ibérica, se han encontrado huellas de morfología semejante (figura 8) en el Jurásico Superior de Asturias (acantilados de Tereñes, Quintueles y Lucas; GARCÍA RAMOS *et al.*, 2002; morfotipo DM; PIÑUELA SUÁREZ, 2000) y en Porto Escada (Portugal) (MATEUS & ANTUNES, 2001; ANTUNES & MATEUS, 2003). Las huellas asturianas son de tamaño semejante, variando su longitud entre 24 y 38 cm y su anchura entre 25 y 40 cm. Muestran impresiones del dedo III con ligera desviación hacia el eje del rastro de la parte anterior. Son asignadas también al icnogénero *Iguanodontipus*. LOCKLEY *et al.* (2008) las considera anómalas para este período de tiempo, pues no se conoce registro de grandes ornitópodos iguanodóntidos en el Jurásico Superior y las huellas de ese tipo aparecen en el tránsito del Jurásico al Cretácico (LOCKLEY & WHITE, 2001). Por ello, las califican provisionalmente de cf. *Iguanodontipus*. De las huellas portuguesas no se tienen datos salvo su forma y tamaño (similar al de las de Las Cuestas I).

En el Berriasiense ibérico se han citado huellas de ornitópodos en el yacimiento de Las Cerradicas (Galve, Teruel) (PÉREZ-LORENTE *et al.*, 1997), de características semejantes, pero menores y con improntas de manos, en

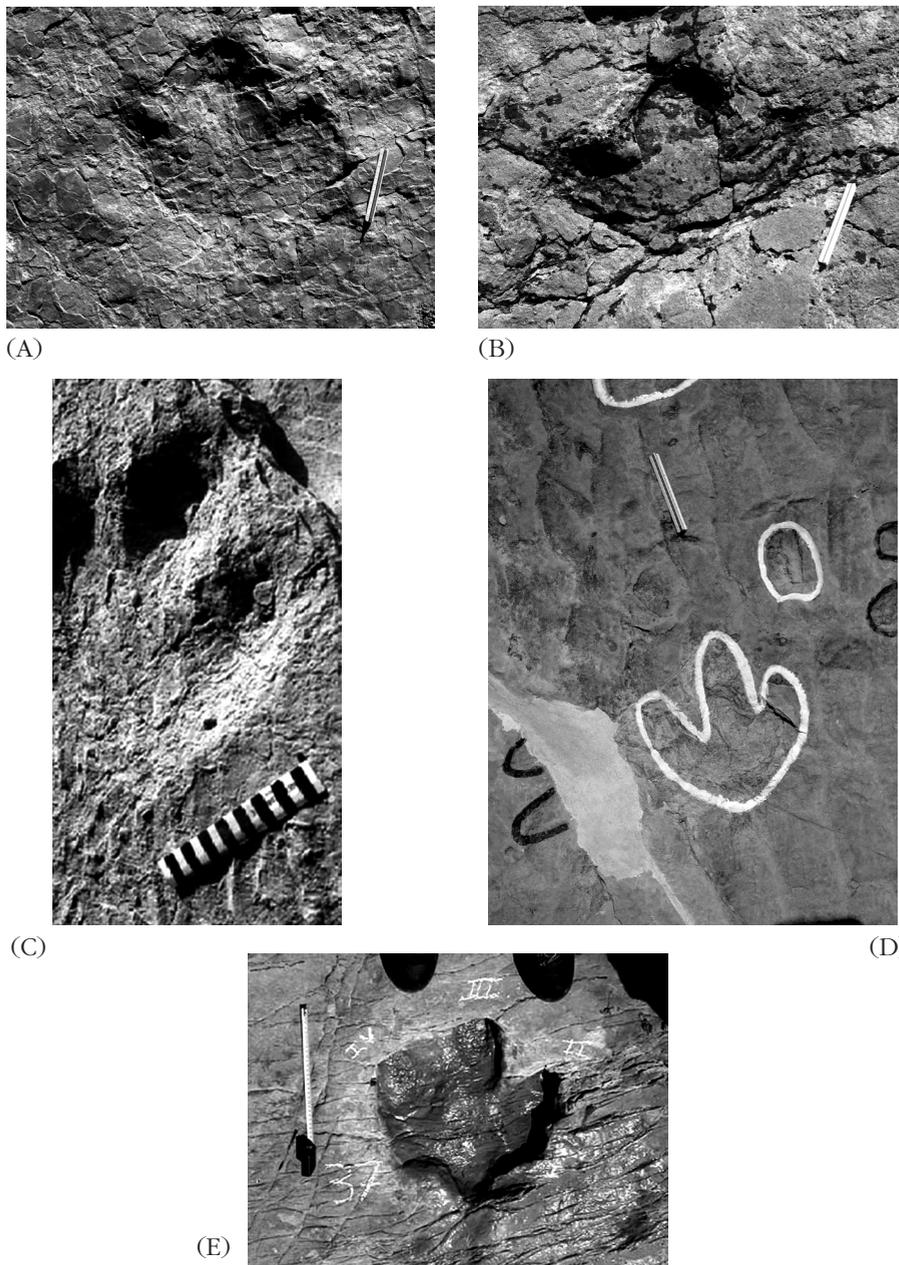


Figura 8. Huellas de ornitópedo en la Península Ibérica relacionadas con *Iguanodontipus*. (A) Huella del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas Soria); (B) Huella de Tereñes (Asturias); (C) Huella en Porto Escada (Portugal) (en ANTUNES & MATEUS, 2003); (D) Huellas del yacimiento de Las Cerradicas (Teruel); (E) Huella de *Iguanodontipus* en Praia Santa (Portugal) (foto del Grupo de Paleontología-Escuela E.B. 2+3 Dr. Joaquim de Barros).

algunos casos. No se pueden comparar bien porque el estado de preservación no es bueno, no ofreciendo detalles adecuados para ello. Quizás sea ésta la causa por la que tampoco, en esta ocasión, se hayan relacionado con un icnogénero determinado.

De edad posterior (Barremiense) son las huellas de Praia Santa (Portugal) (SANTOS, 2003) que, aun siendo mayores, se han atribuido al icnogénero *Iguanodontipus*. Estas pisadas son parecidas en morfología y tamaño (media de unos 36,5 x 35 cm) a las de Las Cuestas I, pero el ángulo de paso es inferior (entre 131° y 150°; media 141,5°). Estas diferencias pueden explicarse por la variabilidad de algunos de los datos morfométricos que parece que se da en este tipo de huellas, como ya se ha comentado anteriormente. Ello no excluye que pudieran pertenecer a icnoespecies diferentes.

Hay que considerar el resto de Europa para encontrar abundantes huellas de morfología y edad semejante (Berriasiense) (figura 9). Las primeras las encontramos en Dorset (Inglaterra) donde SARJEANT *et al.* (1998) definieron el icnogénero *Iguanodontipus*, cuyas improntas se disponen en rastros estrechos, con alto valor del ángulo de paso. Sus características morfométricas son similares (ver tabla II). La existencia de huellas algo diferentes a las del holotipo (SARJEANT *et al.*, 1998) parece apoyar la variabilidad de esta icnoespecie, aunque se ha comentado que esas variaciones pudieran deberse a la mezcla de dos tipos de huellas distintos en el mismo icnogénero (ENSOM, 2002).

Igualmente parecidas a las huellas objeto de estudio, las podemos contemplar en la cantera de Weserbergland, cerca de Münchhagen (Alemania), también asignadas a *Iguanodontipus*. Forman parte de un conjunto de yacimientos en el N de Alemania, entre los que podemos citar el de Münchhagen (LOCKLEY *et al.*, 2005) y el de Obernkirchen (DIEDRICH, 2004), todos ellos con icnitas de este icnogénero. En todos los casos hay rastros en los que las huellas de pies van acompañadas por las improntas de manos. En el último de ellos, su morfología difiere del resto; pero DIEDRICH (2004) justifica esa diferencia morfológica de las huellas de Obernkirchen con respecto a las del holotipo como una consecuencia del desigual contenido en agua del sedimento pisado por los icnopoyetas.

Las huellas de Weserbergland poseen, como las de Las Cuestas I, diversidad tanto en tamaño (variación ontogénica) como en forma, a consecuencia de la naturaleza del sedimento pisado (presencia de huellas verdaderas y subhuellas). Se pueden ver pisadas pequeñas (25 x 27 cm), medianas (39 x 32 cm) y grandes (40 x 42 cm) que se disponen en rastros estrechos de paso y zancada generalmente cortos (49-77 cm, media: 69 cm; 104-156 cm, media: 134 cm, respectivamente) (WINGS *et al.*, 2005a, b; RICHTER *et al.*, 2007). De todas sus características son el paso y la zancada los que muestran mayor diferencia con las huellas de Las Cuestas I. WINGS *et al.* (2005a) achacan esa característica a la existencia de un sedimento blando por el que los dinosaurios se movían con precaución.

Improntas asignadas al icnogénero *Iguanodontipus* han sido citadas en el Aptiense superior de Risleten Quarry (Suiza). MEYER & THURING (2003) crean

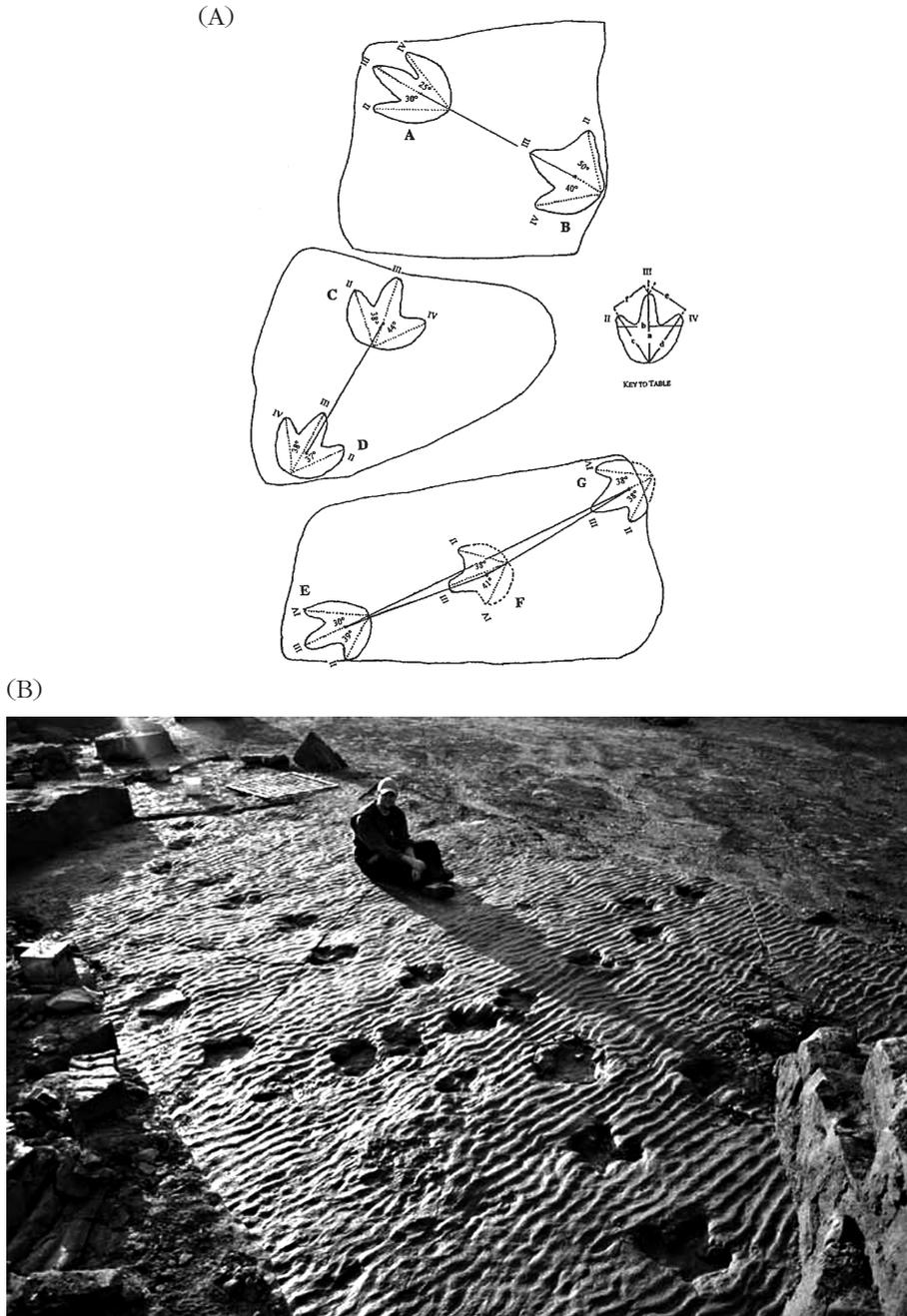


Figura 9. A) Huellas de *Iguanodontipus burreyi* en Dorset, Inglaterra (redibujado de SARJEANT et al., 1998). B) Huellas de *Iguanodontipus* isp. en Wersenbergland, Alemania (foto de Oliver Wings).

con ellas una nueva icnoespecie: *I. billsarjeanti*, caracterizada por su menor tamaño y la presencia de marcas de las manos. Huellas semejantes en tamaño y terminación relativamente subaguda de sus dedos constituyen rastros en Las Cuestas I (por ejemplo, el LCU-10); sin embargo, poseen algunas características diferentes, como es la forma de su talón, bastante más ancho en la icnoespecie suiza y la ausencia de improntas de manos, en las sorianas.

Todos estos datos nos muestran que las huellas de Las Cuestas I tienen gran parecido morfológico y morfométrico con las del icnogénero *Iguanodontipus* (Sarjeant *et al.*, 1998), definido en Inglaterra con huellas de los yacimientos de Paine Quarry y Norman Quarry; y con las huellas del yacimiento de Weserbergland (Alemania), que han sido atribuidas también a este icnogénero (ver tabla II). Así mismo, son semejantes en gran parte con muchas de las huellas encuadradas en este icnogénero en yacimientos de la Península Ibérica y, en general, de Europa. Por ello determinamos las huellas del yacimiento camerano como *Iguanodontipus* isp. La diversidad de tamaños se puede explicar por la ontogenia de sus autores. La variabilidad de algunas cualidades morfométricas observadas en las huellas de Las Cuestas I podría deberse a las características del propio icnopoyeta autor de las mismas, pero no se descarta la posibilidad de que algunas puedan pertenecer a otro icnogénero o icnoespecie. El estudio de algunas huellas atribuidas a iguanodóntidos (DÍAZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2009), no asignadas a *Iguanodontipus*, así como la necesidad de revisar los caracteres del holotipo de este icnogénero, apoyan esta posibilidad y aconsejan, además, no ubicarlas en una icnoespecie concreta. Así mismo, dada la similitud, tanto en forma como en tamaño, de las huellas de Las Cuestas I con muchas otras del Grupo Oncala (Titónico-Berriasiense), agrupamos, provisionalmente, en este icnogénero a todas ellas, a falta de un estudio profundo de las mismas.

## ICNOPOYETAS

En cuanto al autor de las huellas (icnopoyeta), los datos proporcionados por éstas, además de relacionarlo con dinosaurios ornitópodos, nos señalan que debía ser de talla media-grande.

Desde un principio, las huellas de este tipo se relacionaron con iguanodóntidos, dinosaurios muy comunes en Europa y Norteamérica. De ellos, el género *Iguanodon* es el más común. Se sabe que durante el paso del Jurásico al Cretácico hubo un cambio de fauna que afectó, entre otros, a los ornitópodos; época en la que se sitúa el yacimiento de Las Cuestas I. Esta circunstancia y el hecho de que escaseen los restos óseos en ese espacio de tiempo hacen más difícil la asignación de las huellas a un tipo concreto de ornitópodo.

MORATALLA (1993) propone la posible pertenencia a *Ouranosaurus* o *Camptosaurus* de los autores de huellas de ornitópodos en Cameros. Restos óseos de estos últimos se han encontrado en el Jurásico Superior (*C. prestwichii* Hulke, 1880) y en el Berriasiense (*C. hoggii* Norman & Barrett, 2002) de Inglaterra (se duda la inclusión de este último en Camptosauridae, pudiendo pertenecer a Iguanodontidae [PAUL, 2008]). También, recientemente,

han sido citados restos de la familia Camptosauridae en la vecina cuenca Vasco-Cantábrica (PEREDA-SUBERBIOLA, 2006).

PÉREZ-LORENTE *et al.* (1997) proponen, en función del tamaño de las huellas (25 cm de longitud) encontradas en Las Cerradicas (Galve, España), un icnopoyeta del tipo de *Camptosaurus dispar* o *Iguanodon atherfieldensis*, determinado, últimamente, como *Mantellisaurus atherfieldensis* (Hooley, 1925) por PAUL (2008), cuyos pies tienen una longitud similar.

En Asturias, las huellas ornitópodas encontradas en capas del Jurásico Superior han sido relacionadas con iguanodóntidos (GARCÍA-RAMOS *et al.*, 2002), considerando que constituyen una de las pocas pruebas de la existencia de estos ornitópodos en el Jurásico Superior, ya que suelen ser más frecuentes en el Cretácico Inferior.

Basándose en la existencia de la especie *Draconyx loureiroi*, en la Unidad Bombarral del Titónico portugués, MATEUS & ANTUNES (2001) y ANTUNES & MATEUS (2003) asocian la misma a las icnitas ornitópodas encontradas en Porto Escada, yacimiento también situado en la misma unidad.

Por otra parte, tanto SARJEANT *et al.* (1998) como WINGS *et al.* (2005a, b) y RICHTER *et al.* (2007) relacionan las huellas de *Iguanodontipus* de Dorset (Inglaterra) y Weserbergland (Münchehagen, Alemania) con iguanodóntidos. El primero de ellos comparte la opinión de NORMAN (1980) sobre el posible bipedismo de *I. mantelli* (actualmente incluido en el género *Dollodon* [Paul, 2008]) y, dado su menor tamaño, lo considera como icnopoyeta más apropiado para las huellas de *Iguanodontipus*, que los grandes iguanodóntidos. De forma similar, LOCKLEY *et al.* (2005) piensan que las huellas de *Iguanodontipus* de Münchehagen pueden asociarse a iguanodóntidos, y añaden que en el tránsito del Jurásico al Cretácico cambia el tamaño de las icnitas, de tal modo que son escasas las de gran porte durante el final del Jurásico (GARCÍA-RAMOS *et al.*, 2002) y que poco a poco va aumentando el número de ellas a lo largo del Cretácico Inferior. DIEDRICH (2004), por su parte, considera que las huellas de Obernkirchen fueron ocasionadas por iguanodóntidos de tamaño medio.

En la Cuenca de Cameros, como en muchas partes de la Península Ibérica, los restos de ornitópodos más comunes son los de iguanodóntidos (RUIZ-OMEÑACA *et al.*, 1998; ORTEGA *et al.*, 2006). Por ello, son candidatos a icnopoyetas de las huellas que podemos contemplar en la misma. Desgraciadamente, la mayor parte de ellos (ORTEGA *et al.*, 2006) tiene una edad más joven que la del yacimiento de Las Cuestas I. El único iguanodóntido identificado con esta edad, *I. cf. fittoni*, en el Grupo Tera de Salas de los Infantes (MAISCH, 1997), es problemático. Esta especie de edad no muy segura (oscila entre Berriasiense superior a Barremiense, según autores), parece no corresponder con su asignación, por lo que está en reestudio. Además la edad actualmente aceptada para las capas que lo contienen es más antigua que la de la especie señalada. Últimamente, se ha citado la existencia de un gran ornitópedo, quizás iguanodóntido (CONTRERAS-IZQUIERDO *et al.*, 2006), en Paúles de Lara (Burgos) dentro de la Formación Señora de Brezales (Titónico-Berriasiense).

Al analizar los datos anteriores, no queda clara la identidad del icnopoyeta de Las Cuestas I, aunque se pueden delimitar las familias a las que puede pertenecer. Teniendo en cuenta la edad del yacimiento y los restos óseos de ornitópodos aparecidos, tanto en la Península Ibérica como en Europa en el tránsito Jurásico-Cretácico, podemos asociar al autor de las huellas con especies de la familia *Camptosauridae* (*Camptosaurus*, *Draconyx*) o superfamilia *Iguanodontoidea*, de tamaño pequeño.

Un hecho notable a destacar en el yacimiento de Las Cuestas I es la preponderancia de subhuellas de ornitópodos sobre la de huellas verdaderas, situación que también se repite en el caso de las improntas de terópodos y sobre todo de saurópodos. Como no aparecen las huellas verdaderas en capas superiores, es obvio que no se han preservado. En principio, su desaparición pudo producirse desde el mismo momento de su formación o con posterioridad una vez consolidadas parcialmente. Es un hecho común dentro de la Aloformación Huérteles la deposición de finas capas limosas. Esta circunstancia pudo ayudar a que la presión de los pies de los dinosaurios sobre el sedimento se reflejara también en las capas inferiores de forma habitual si éste estaba húmedo.

McALLISTER (1989) al estudiar huellas de la Formación Dakota (EUA) considera que algunas pudieron ocasionarse debajo del agua. En estos casos su forma depende de la profundidad de la misma. Cuando el agua es somera (A), el animal se desplaza como cuando lo hace sobre terreno seco; si la profundidad es grande (B), extiende los dedos hasta tocar el suelo, produciendo arañazos; en caso de no tocar el suelo (C), no produce huellas. Entre estas tres posibilidades hay otras muchas intermedias. Una de ellas es la utilizada por LI *et al.* (2006) para explicar la existencia en un mismo yacimiento de huellas de ornitópodo completas y con sólo la parte delantera impresa. Consideran que el ornitópodo estaba dentro del agua casi flotando. Al desplazarse no apoyaba completamente los pies sino sólo sus partes anteriores. Además, debido a su modo de desplazamiento, en ocasiones, las huellas de los dedos II y III eran más profundas que las del dedo IV. En el caso del yacimiento de Las Cuestas I, hay huellas en las que se observa esta última circunstancia, sin embargo, no parece probable que los ornitópodos que se desplazaron por este yacimiento lo hicieran en estas circunstancias, pues el ambiente era diferente.

Mientras las coreanas se ocasionaron en la orilla de un lago, las del yacimiento camerano se produjeron en una llanura aluvial encharcada, con aguas someras y con frecuentes exposiciones aéreas (presencia de *mud cracks*). Más bien, hemos de pensar que las huellas se ocasionaron en sedimentos muy húmedos cubiertos o no por una somera capa de agua. En estas condiciones los pies ocasionarían huellas en esa capa y subhuellas en la inferior (de poco espesor, como ya se ha indicado). La erosión posterior de la capa superficial o su removilización eliminaron las huellas ocasionadas, quedando sólo las subhuellas en un sustrato inferior más consolidado. La exposición aérea posterior ayudaría a fijar definitivamente las subhuellas.

Rastros	L (cm)	A (cm)	O (°)	II^III^IV (°)	P (cm)	z (cm)	Ap (°)	Lr (cm)	Ar (cm)	v (km/h)
LCU-10	27,7	28,5	-6	33,6-39-72,6	88,5	175,2	168,5	43,2	5,4	6,38
LCU-41	28,1	29,7	-10	29,5-35-64,5	84,3	166,8	164,3	37	5,2	5,78
LCU-1	(28,5)	30,3	-1,4	33-39-72	81,7	163,4	171,4	43	3,5	5,49
LCU-51	30,5	30,3	-5	32-39-71	85,5	167	180	30	0,5	5,26
LCU-50	32,2	30,7	-10	30-35-65	60,5	116	145	47	9	2,69
LCU-4	35,8	36	-9	31-40-71	86,5	165,5	147,5	65	12,7	4,28
LCU-47	36,5	38,7	-15,7	35-40-75	99,2	194,5	148,8	62,3	14,3	5,50
LCU-5	36,6	39,5	-	37,5,40-77,5	90	184,3	157	62	7,2	5,01
LCU-43	36,6	39,4	-12	31-41-72	89,1	177,9	161	56	10,6	4,72
LCU-53	41,5	42,3	-6,5	33-35-68	102	209	171,5	58,4	3,8	5,34
MEDIA	33,4	34,5	-8,4	32,6-38,3-70,9	86,7	171,9	161,5	50,4	7,2	5

Abreviaturas: L - longitud de la huella; A - anchura de la huella; O - Orientación de la huella; II^III^IV - ángulos entre los dedos; P - paso; z - zancada; Ap - ángulo de paso; Lr - anchura de rastro; Ar - Amplitud de rastro; v - velocidad (ALEXANDER, 1976).

Tabla I. Datos morfométricos de los rastros más representativos del yacimiento de Las Cuestas I.

Yacimientos	L (cm)	A (cm)	P (cm)	AP (°)	z (cm)	L/A	z/L
Las Cuestas I	33,4	34,5	86,7	161,5	171,9	0,97	5,14
La Hoyuela	29,8	29,8	87,6	151	166,8	1,00	5,59
Santa Cruz	27,5	28,5	57,8	159,5	112,3	0,97	4,08
Las Cerradicas	21,55	18,33	56,15	162,1	111,67	1,12	5,18
Praia Santa	36,5	35	102,7	141,5	197,7	1,05	5,40
Dorset	26,4	27,2	63,8	168	(127,9)	0,97	(4,85)
	41,8	38,0	94,0	159,2	-	1,1	-
Weserbergland	(25)	(27)	(49)	-	(104)	(0,93)	(4,16)
	(30)	(32)	(69)	-	(134)	(0,94)	(4,47)
	(40)	(42)	(77)	-	(156)	(0,95)	(3,9)
Risleten Quarry	31,2	29,3	66,7	163,1	128,1	1,06	4,11

Abreviaturas: L - longitud de la huella; A - anchura de la huella; P - paso; z - zancada; Ap - ángulo de paso. Los valores entre paréntesis son aproximados o han sido obtenidos a partir de representaciones gráficas.

Tabla II. Datos morfométricos de las huellas de ornitópodos de algunos yacimientos de Europa.

## CONCLUSIONES

El yacimiento de Las Cuestas I, uno de los más extensos (2.000 m<sup>2</sup>) y con mayor número de huellas (hasta el momento, 592) del Grupo Oncala, nos ofrece de huellas de saurópodos, terópodos y ornitópodos, y un par de marcas de posibles manos de cocodrilo. De ellas, las asignadas a ornitópodos poseen características morfométricas que permiten atribuirles al icnogénero *Iguanodontipus* (Sarjeant *et al.*, 1998).

El mayor parecido de las huellas se establece con las del yacimiento Berriasiense de Weserbergland (Baja Sajonia, Alemania) y con las del holotipo de *Iguanodontipus*, tanto por la forma como por el tamaño; incluso, en algunos casos, el paso es semejante (RICHTER, comunicación personal).

Este tipo de huellas está ampliamente representado en yacimientos del Grupo Oncala (Santa Cruz, La Hoyuela, Valdecantos, Río Ventosa, etc.) con similares formas y tamaños.

Dada la asignación a *Iguanodontipus* de numerosos yacimientos de la Península Ibérica y resto de Europa, se convierte en el icnogénero de huellas de ornitópodos más común a la largo de la primera mitad del Cretácico Inferior europeo. En este período, parece que las formas más pequeñas se dan al inicio del Cretácico (Berriasiense), evolucionando con el tiempo hacia el predominio de otras de mayor tamaño.

El autor de las pisadas (icnopoyeta), dada la morfología de las huellas y su tamaño, la falta de impresiones de manos y el registro osteológico durante el Berriasiense, recae sobre un representante de la familia Camptosauridae (*Camptosaurus*, *Draconyx*) o superfamilia Iguanodontoidea, de tamaño pequeño.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado dentro del proyecto de estudio y prospección de yacimientos icnológicos de la provincia de Soria, subvencionado por la Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León.

Queremos agradecer a Félix Pérez Lorente y colegas de la Universidad de La Rioja sus comentarios y sugerencias, así como a los correctores del texto sus observaciones, que han contribuido a la mejora del mismo.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRREZABALA, L. M. & VIERA, L. I. (1980): Icnitas de dinosaurios en Bretún (Soria). *Munibe*, **32**: 257-279.
- AGUIRREZABALA, L. M. & VIERA, L. I. (1983): Icnitas de dinosaurios en Santa Cruz de Yanguas (Soria). *Munibe*, **35** (1-2): 1-13.
- ALEXANDER, R. McN. (1976): Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, **261**: 129-130.
- ANTUNES, M. T. & MATEUS, O. (2003): Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol.*, **2**: 77-95.
- CÁMARA RUPELO, P. & DURANTEZ ROMERO, O. (1981): *Enciso. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja 280 (23-12)*. Mapa geológico y memoria, 28 pp.
- CASANOVAS, L.; EZQUERRA, R.; FERNÁNDEZ, A.; MONTERO, D.; PÉREZ-LORENTE, F.; SANTAFÉ, J. V.; TORCIDA, F. & VIERA, L. I. (1995): El yacimiento de La Canal (Munilla, La Rioja, España). La variación de la velocidad en función del tamaño del pie de los ornitópodos. *Zubía*, **13**: 55-81.

- CONTRERAS-IZQUIERDO, R.; FERNÁNDEZ-BALDOR, F.; HUERTA, P.; MONTERO-HUERTA, D.; PÉREZ-MARTÍNEZ, G. & URIÉN-MONTERO, V. (2006): Un ornitópedo de gran talla en el tránsito Jurásico-Cretácico de Burgos (España). *IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Salamanca. 2006. Libro de Resúmenes*: 69-70.
- DÍAZ-MARTÍNEZ, I.; GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE, E.; IBISATE, R. & PÉREZ-LORENTE, F. (2007): Nuevas aportaciones al registro paleoicnológico en Cabezón de Cameros (La Rioja, España). *Geogaceta*, **42**: 87-90.
- DÍAZ-MARTÍNEZ, I.; PÉREZ-LORENTE, F.; PEREDA-SUBERBIOLA, X. & CANUDO, J. I. (2009): Iguanodon-like footprints from the Enciso Group (Aptian, Lower Cretaceous) of La Rioja (Cameros Basin, Spain). *Darwin-Bernissart meeting, Brussels. Abstracts-guidebook*: 34.
- DIEDRICH, C. (2004): New Important Iguanodontid and Theropod Trackways of the Tracksite Obernkirchen in the Berriasian of NW Germany and Megatracksite Concept of Central Europe. *Ichnos*, **11**: 215-228.
- ENSOM, P. C. (2002): Vertebrate trace fossils in the Purbeck Limestone Group of Southern England. *In: Life and environments in Purbeck times* (edits. MILNER, A. R. & BATTEN, D. J.). Palaeont. Ass., London, Special Papers in Palaeontology, **68**: 203-220.
- FORNÓS, J. J.; BROMLEY, R. G.; CLEMMENSEN, L. B. & RODRÍGUEZ-PÉREZ, A. (2002): Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **180**: 277-313.
- FUENTES-VIDARTE, C. (1996): Icnitas de dinosaurios en Soria (España). *Zubía*, **14**: 57-64.
- FUENTES-VIDARTE, C.; MEIJIDE-CALVO, M.; MEIJIDE-FUENTES, F. & MEIJIDE-FUENTES, M. (2005): El conjunto faunístico de la base del Cretácico Inferior de Soria (Cuenca de Cameros, Grupo Oncala) a través del análisis icnológico. *Celtiberia*, **99**: 367-404.
- GARCÍA-RAMOS, J. C.; LIRES, J. & PIÑUELA SUÁREZ, L. (2002): *Dinosaurios: Rutas por el Jurásico*. Grupo Zeta, La Voz de Asturias, Lugones, España, 204 pp.
- GÓMEZ FERNÁNDEZ, J. C. (1992): *Análisis de la cuenca sedimentaria de Los Cameros durante sus etapas iniciales de relleno en relación con su evolución paleogeográfica*. Tesis doctoral. Univ. Complutense Madrid (inédita), 343 pp.
- GÓMEZ FERNÁNDEZ, L. C. & MELÉNDEZ, N. (1994): Estratigrafía de la "Cuenca de los Cameros" (Cordillera Ibérica Noroccidental. N de España) durante el tránsito Jurásico-Cretácico. *Rev. Soc. Geol. España*, **7** (1-2): 121-139.
- HENDERSON, D. M. (2003): Footprints, trackways, and hip heights of bipedal Dinosaurs testing hip height predictions with computer models. *Ichnos*, **10**: 99-114.
- HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; PASCUAL-ARRIBAS, C.; LATORRE-MACARRÓN, P. & SANZ-PÉREZ, E. (2008): Contribución de los yacimientos de icnitas sorianos al registro general de Cameros. *Zubía*, **23-24**: 79-120.
- HULKE, J. W. (1880): *Iguanodon prestwichii*, a new species from the Kimmeridge Clay founded on numerous fossil remains lately discovered at Cumnor, near Oxford. *Quart. J. Geol. Soc. London*, **36**: 433-456.
- LI, D.; AZUMA, Y.; FUJITA, M.; LEE, Y.-N. & ARAKAWA, Y. (2006): A preliminary record on two new vertebrate track sites including dinosaurs from the Early Cretaceous Hekou Group, Gansu province, China. *J. Paleont. Soc. Korea*, **22** (1): 29-49.

- LOCKLEY, M. G.; GARCÍA-RAMOS, J. C.; PIÑUELA SUÁREZ, L. & AVANZINI, M. (2008): A review of vertebrate track assemblages from the Late Jurassic of Asturias, Spain with comparative notes on coeval ichnofaunas from the western USA: implications for faunal diversity in siliciclastic facies assemblages. *Oryctos*, **8**: 53-70.
- LOCKLEY, M. G. & WRIGHT, J. L. (2001): The trackways of large quadrupedal ornithopods from the Cretaceous: a review. *In: Mesozoic Vertebrate Life. New research inspired by the Paleontology of Philip J. Currie* (edits. CARPENTER, K. & TANKE, D.). Indiana University Press, 577 pp.
- LOCKLEY, M. G.; WRIGHT, J. L. & THIES, S. (2005): Some Observations on the Dinosaur Tracks at Münchehagen (Lower Cretaceous), Germany. *Ichnos*, **11**: 261-274.
- MAISCH, M. W. (1997): The Lower Cretaceous dinosaur *Iguanodon* cf. *fittoni* Lydekker 1889 (Ornithischia) from Salas de los Infantes (Province Burgos, Spain). *N. J. Geol. Paläont., Mon.*, **1997** (4): 213-222.
- MARTÍN I CLOSAS, C. (1989): *Els caròfits del Cretaci inferior de les conques perifèriques del bloc de l'Ebre*. Tesis doctoral. Univ. Barcelona (inérita), 581 pp.
- MARTÍN I CLOSAS, C. & ALONSO MILLÁN, A. (1998): Estratigrafía y Bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Rev. Soc. Geol. España*, **11** (3-4): 253-269.
- MATEUS, O. & ANTUNES, M. T. (2001): *Draconyx loureiroi*, a new Camptosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Lourinha, Portugal. *Ann. Paleontol.*, **87** (1): 61-73.
- MATEUS, O. & MILAN, J. (2005): Ichnological evidence for giant ornithopod dinosaurs in the Late Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Abstract book-International Symposium on Dinosaurs and other vertebrates palaeoichnology (2005)*. Fumanya, Barcelona: pp. 60.
- MATEUS, O. & MILAN, J. (2008): Ichnological evidence for giant ornithopod dinosaurs in the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Oryctos*, **8**: 47-52.
- MCALLISTER, J. A. (1989): Dakota Formation tracks from Kansas: Implications for the recognition of tetrapod subaqueous traces. *In: Dinosaur Tracks and Traces* (edits. GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G.). University Press, Cambridge, pp. 343-348.
- MEYER, C. A. & THÜRING, B. (2003): The first Iguanodontid Dinosaur tracks from the Swiss Alps (Schraffenkalk Formation, Aptian). *Ichnos*, **10**: 221-228.
- 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. Univ. Autón. Madrid (inérita), 729 pp.
- MORATALLA, J. J. (2008): The story of the Cameros Basin dinosaurs (Lower Cretaceous, Spain) written in their tracks. *Geophys. Res. Abstr.*, **10**: EGU2008-A-06390, 2008.
- 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). *Estud. Geol.*, **64** (2): 161-173.
- MORATALLA, J. J.; SANZ, J. L. & JIMÉNEZ, S. (1994): Dinosaur tracks from the Lower Cretaceous of Regumiel de la Sierra (province of Burgos, Spain): inferences on a new quadrupedal ornithopod trackway. *Ichnos*, **3**: 89-97.

- MORATALLA, J. J.; SANZ, J. L.; JIMÉNEZ, S. & LOCKLEY, M. G. (1992): A quadrupedal ornithopod trackway from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain): Inferences on gait and hand structure. *J. Vert. Paleont.*, **12** (2): 150-157.
- MORATALLA, J. J.; SANZ, J. L.; MELERO, I. & JIMÉNEZ, S. (1988): *Yacimientos Paleocitológicos de La Rioja*. Gobierno de La Rioja-Iberduero, 95 pp.
- NORMAN, D. B. (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mém. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique*, **178**: 1-97.
- NORMAN, D. & BARRET, P. (2002): Ornithischian dinosaur from the Lower Cretaceous of England. *Spec. Pap. Paleont.*, **68**: 161-189.
- ORTEGA, F.; ESCASO, F.; GASULLA, J. M.; DANTAS, P. & SANZ, J. L. (2006): Los Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estud. Geol.*, **62** (1-2): 219-240.
- PASCUAL-ARRIBAS, C.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; LATORRE-MACARRÓN, P. & SANZ-PÉREZ, E. (2008): Estudio de un rastro de huellas de saurópodo del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria, España). Implicaciones taxonómicas. *Stud. Geol. Salmant.*, **44** (1): 13-40.
- PASCUAL-ARRIBAS, C.; LATORRE-MACARRÓN, P.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. & SANZ-PÉREZ, E. (2005): Las huellas de dinosaurios de los yacimientos del arroyo Miraflores (Fuentes de Magaña-Cerbón-Magaña, Soria). *Celtiberia*, **99**: 413-422.
- PASCUAL-ARRIBAS, C.; LATORRE, P. & SANZ-PÉREZ, E. (2002): Huellas de ornitópodo en las Fuentes de San Pedro (Soria). *Celtiberia*, **94**: 179-190.
- PAUL, G. S. (2008): A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretac. Res.*, **29**: 192-216.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. (2006): Primera cita de un dinosaurio ornitópodo en el Cretácico Inferior (Berriasiense) del SO de la Cuenca Vasco-Cantábrica (Palencia, España). *Rev. Soc. Geol. España*, **19** (3-4): 219-231.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2002): La distribución de yacimientos y de tipos de huellas de dinosaurio en la cuenca de Cameros (La Rioja, Burgos, Soria, España). *Zubía (Monográfico)*, **14**: 191-210.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2003): Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (edit. PÉREZ-LORENTE, F.). Instituto de Estudios Riojanos. Logroño 26-29 noviembre 2002. *Ciencias de la Tierra*, **26**: 49-108.
- PÉREZ-LORENTE, F.; CUENCA-BESCÓS, G.; AURELL, M.; CANUDO, J. I.; SORIA, A. R. & RUIZ-OMENACA, J. I. (1997): Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithopods. *Ichnos*, **5**: 109-120.
- PIÑUELA SUÁREZ, L. (2000): *Icnitas de dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, morfología e interpretación*. Diploma de Estudios Avanzados. Univ. Oviedo, 63 pp. (Inédito).
- REQUETA, L. E.; HERNÁNDEZ, N. & PÉREZ-LORENTE, F. (2008): La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubía*, **18-19** (Monográfico): 21-114.
- RICHTER, A.; WINGS, O.; RICHTER, U. & KNÖTSCHKE, N. (2007): "Happy feet": A new Lower Cretaceous dinosaur tracksite from Münchehagen, Germany. 67th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology. *J. Vert. Paleont.*, **27** supplement to (3): 134A.

- RUIZ-OMEÑACA, J. I.; CANUDO, J. I. & CUENCA-BESCÓS, G. (1998): Sobre las especies de *Iguanodon* (Dinosauria, Ornithischia) encontradas en el Cretácico Inferior de España. *Geogaceta*, 24: 275-277.
- SALOMON, J. (1982): Les formations continentales du Jurassique supérieur-Crétacé inférieur (Espagne du Nord-Chaînes Cantabrique et NW Ibérique). *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 6: 210 pp.
- SANTOS, V. F. (2003): *Pistas de dinosaurio no Jurássico-Cretácico de Portugal. Considerações paleobiológicas e palaeoecológicas*. Tesis doctoral. Univ. Auton. Madrid (inédita), 366 pp.
- SANZ, J. L.; MORATALLA, J. J.; RUBIO, J. L.; FUENTES VIDARTE, C. & MEJIDE-CALVO M. (1997): *Huellas de dinosaurios de Castilla y León. Burgos y Soria*. Junta de Castilla y León, Diputación de Burgos y Diputación de Soria, 87 pp.
- SANZ-PÉREZ, E.; PASCUAL, C. & BÁREZ, S. (1999): Icnitas de dinosaurio en las facies Weald de "El Royo" (Soria, España). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 95 (1-4): 101-115.
- SARJEANT, W. A. S.; DELAIR, J. B. & LOCKLEY, M. G. (1998): The footprints of *Iguanodon*: A history and taxonomic study. *Ichnos*, 6 (3): 183-202.
- THULBORN, R. A. (1990): *Dinosaur Tracks*. Chapman & Hale, London, 440 pp.
- THULBORN, R. A. & WADE, M. (1984): Dinosaur trackway in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Mem. Queensland Mus.*, 21 (2): 413-517.
- TISCHER, G. (1966): El delta wealdico de las montañas ibéricas occidentales y sus enlaces tectónicos. *Notas y Comunicaciones. I.G.M.E.*, 81: 57-78.
- TORCIDA, F.; IZQUIERDO, L. A.; HUERTA, P.; MONTERO, D.; PÉREZ, G. & URIÉN, V. (2006): El yacimiento de icnitas de dinosaurios de Costalomo (Salas de los Infantes, Burgos, España): Nuevos datos. *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes Burgos. septiembre de 2004*: 313-347.
- TORCIDA, F.; MONTERO, D.; HUERTA, P.; IZQUIERDO, L. A.; PÉREZ, G.; PÉREZ-LORENTE, F. & URIÉN, V. (2003): Rastro ornitópedo de andar cuadrúpedo con marca de cola. Cretácico Inferior (Burgos, España). *In: Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Universidad de La Rioja, pp. 109-118.
- WINGS, O.; BROCHINSKI, A. & KNÖTSCHKE, N. (2005a): New tridactyl dinosaur trackways from the Berriasian of Lower Saxony/Germany. *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy. SVPCA 2005*.
- WINGS, O.; BROCHINSKI, A. & KNÖTSCHKE, N. (2005b): New theropod and ornithopod dinosaur trackways from the Berriasian of Münchehagen (Lower Saxony, Germany). *Kaupia*, 14: 105.