

NUEVOS DATOS SOBRE EL YACIMIENTO ICNÍTICO DE LAS CUESTAS I (SANTA CRUZ DE YANGUAS, SORIA, ESPAÑA)

[New dates from Las Cuestas I tracksite (Santa Cruz de Yanguas, Soria, España)]

Carlos PASCUAL-ARRIBAS (*)

Nieves HERNÁNDEZ-MEDRANO (**)

(*): IES. Margarita de Fuenmayor. Moisés Calvo, 37. 42100. Ágreda (Soria). Correo-e: capascual-1@telefonica.net

(**): Jorge Vigón, 37. 26003. Logroño (La Rioja). Correo-e: mnhernandez@terra.es

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2010-05-07) (FECHA DE ADMISIÓN: 2010-06-25)
BIBLID [0211-8327 (2010) 46 (2); 121-157]

RESUMEN: El yacimiento icnítico de Las Cuestas I es uno de los más extensos en el Grupo Oncala. En él se aprecian casi 600 huellas de dinosaurios terópodos, ornitópodos y saurópodos, así como de posibles cocodrilos. De todas ellas, las más abundantes son las de saurópodos, las cuales son, mayoritariamente, de anchura interna de rastro estrecha, encuadrándose en el icnogénero *Parabrontopodus* y en otro icnogénero/s nuevo/s todavía sin definir. Las huellas ornitópocas se asocian al icnogénero *Iguanodontipus*, mientras que las de terópodos, dada su mala preservación, no se relacionan con icnogéneros concretos. En función de los hallazgos se considera que el lugar fue frecuentado por saurópodos diplodocoideos y macronarios, ornitópodos de la familia Camptosauridae o iguanodóntidos de tamaño medio y terópodos miembros de las familias Megalosauridae y/o Ceratosauridae.

Palabras clave: Cuenca de Cameros, saurópodos, *Iguanodontipus*, terópodos, cocodrilos, Berriasiense.

ABSTRACT: Las Cuestas I tracksite is one of the largest in Oncala Group. Almost 600 theropod, ornithopod and sauropod dinosaur tracks can be appreciated, as well as possible crocodile ones. Amongst them, the most abundant ones are those belonging to sauropods, which are mostly narrow trackway internal width, framed in the ichnogenus *Parabrontopodus* and another new ichnogenus not defined yet. Ornithopod footprints are related to *Iguanodontipus* ichnogenus,

while those ones of theropods are not related to any specific ichnogenus due to their poor preservation. According to the findings, it is considered that the place was frequented by sauropods belonging to Diplodocoidea family and macronaria clade, by ornithopods of Camptosauridae family or medium sized iguanodontihides and theropods members of Megalosauridae and/or Ceratosauridae family.

Key words: Cameros Basin, sauropods, *Iguanodontipus*, theropods, crocodiles, Berriasian.

INTRODUCCIÓN

Las primeras investigaciones icnológicas en el Grupo Oncala comenzaron en los años 80 a cargo del Grupo de Ciencias Aranzadi (AGUIRREZABALA & VIERA, 1980, 1983) en los alrededores de las localidades de Bretún y Santa Cruz de Yanguas (Soria). En ellas, se describen los primeros yacimientos de huellas de dinosaurios en la provincia de Soria (La Matecasa, El Corral de la Peña, Fuente Lacorte, etc.). En el caso de uno de ellos, Las Cuestas, señalan que aunque el afloramiento es el más extenso de la zona, sin embargo, su contenido icnológico es muy pobre, por lo que apenas especifican datos del mismo.

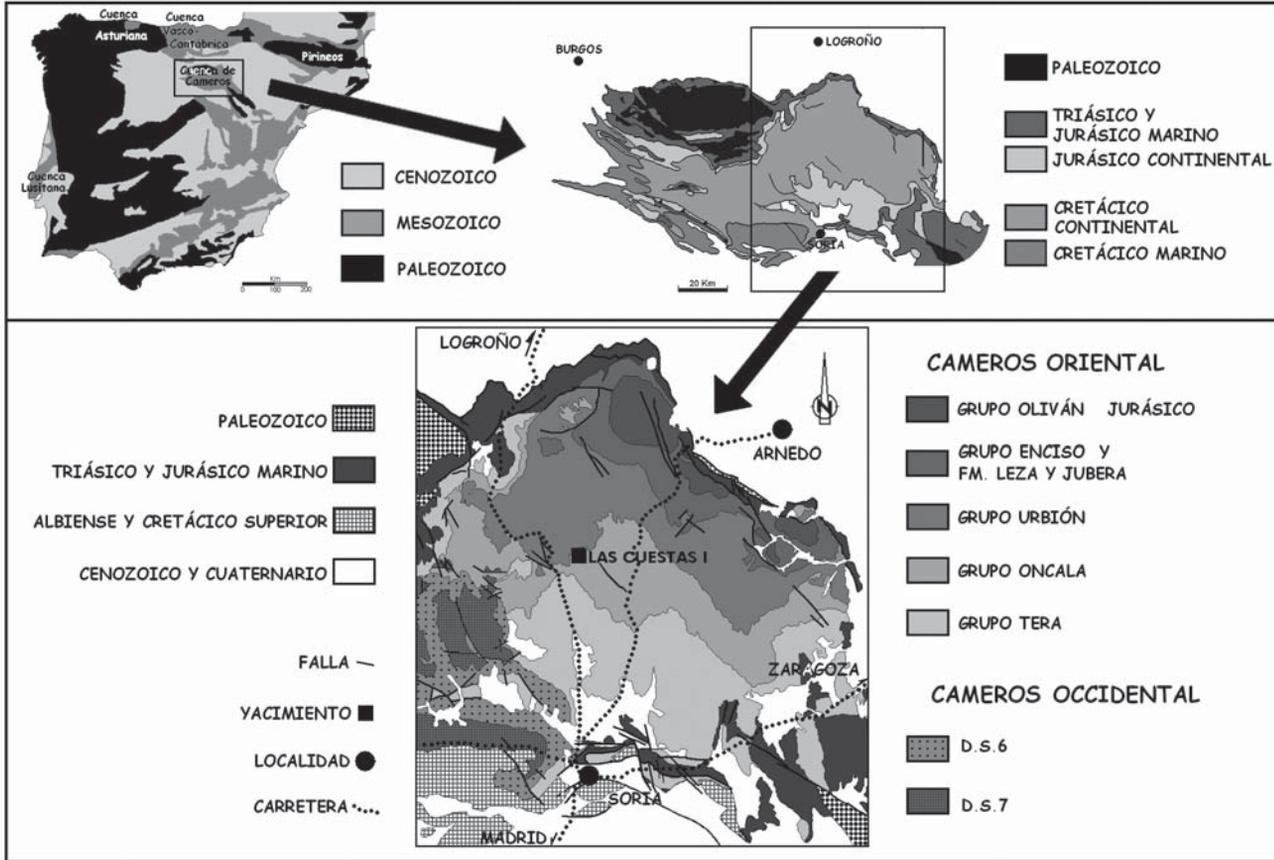
Transcurridos los años, debido a la fuerte erosión a que se ve sometido el yacimiento, con capas muy inclinadas, se ha producido la limpieza natural de algunas zonas, por lo que su revisión ha permitido constatar la existencia de una riqueza icnítica mucho mayor de la esperada, acorde con su extensión.

El objeto de esta comunicación es dar a conocer los nuevos hallazgos, mostrar la planimetría general del yacimiento y señalar las características más importantes de los distintos tipos de huellas, así como relacionarlos con sus posibles autores.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El yacimiento de Las Cuestas I se encuentra situado a 2,1 km, aproximadamente, de la localidad de Santa Cruz de Yanguas (Soria), en la margen derecha del arroyo Morillo [Mapa Topográfico Nacional a escala 1:50.000 n.º 280] a pocos metros, aguas abajo, de la unión de los arroyos del Acebo y de las Gamenosas (figura 1).

En el mismo, se pueden diferenciar dos sectores (figura 2): uno superior, más extenso, con forma triangular, el cual se encuentra erosionado y recubierto de derrubios; y otro inferior, pentagonal, irregular, mucho más despejado. Ambas partes contienen icnitas de dinosaurios, pero sólo la inferior, dada la falta de limpieza total que requieren, es apta para poder ser estudiada, parcialmente. Junto a este yacimiento, existe otro (Las Cuestas II), alargado, con muchos más restos de denudación, cuya parte superior linda con éste y en el que también se observan abundantes huellas.



Las huellas se disponen sobre tres niveles de limolitas grises, algo azuladas, arenosas, a veces, algo carbonatadas, que presentan fuerte inclinación hacia el N-NO. Su disposición es la siguiente (de abajo a arriba):

a) Nivel I. Tiene un espesor de más de 5 cm y está formado en el muro por finas capas de limolitas arenosas de color gris oscuro y en el techo por areniscas limosas ligeramente carbonatadas y grises. Hacia la mitad del nivel pueden verse manchas de óxidos de hierro y restos de vegetales en mal estado de conservación, así como grietas de desecación. En el techo hay un rastro de saurópodo y varias huellas de terópodos y, posiblemente, también de ornitópodos. En las capas intermedias también se ven algunas huellas muy mal conservadas.

b) Nivel II. Encima del anterior aparecen 8-10 cm de limolitas grises en capas, generalmente, de pequeño espesor. Se pueden ver gran cantidad de grietas de desecación en el techo. Es el nivel con mayor número y variedad de rastros del yacimiento (huellas de terópodos, ornitópodos, saurópodos y, posiblemente, unas pocas de cocodrilo).

c) Nivel III. Posee una potencia de 6-7 cm y está constituido por limolitas arenosas con abundantes grietas de desecación en el techo. Es el único nivel en el que aparecen, en la parte norte, marcas de oleaje (ripple marks). Representa el segundo nivel en importancia del yacimiento por el número de huellas que posee. Sólo se han encontrado en él icnitas de ornitópodos y saurópodos.



Figura 2. Yacimiento icnítico de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria).

d) En los límites del yacimiento pueden apreciarse varias capas (unos 50 cm de espesor total) de limolitas arenosas con abundantes óxidos de hierro y grietas de desecación. La falta de afloramientos adecuados no ha permitido saber si contienen huellas.

e) Por encima de las capas anteriores, existen otras más arenosas y claras (color hueso) en las que se han recogido restos de vegetales (figura 3).

Estos sedimentos parece que se depositaron en llanuras arenosas-fangosas (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992; GÓMEZ FERNÁNDEZ & MELÉNDEZ, 1994). De ellos, las limolitas grises con huellas se acumularían en aguas tranquilas de ambientes lacustres relacionados con desembocaduras fluviales. La presencia de grietas de desecación y de ripples en el mismo nivel da idea de cómo se alternaban grandes períodos de sequía con otros de inundación.

Dichos materiales forman parte de la unidad "J₃₃^{2cm}: Calizas en lajas y margas" de CÁMARA RUPELO & DURÁNTEZ ROMERO (1981), que se sitúa dentro de la Subunidad IVb de la Aloformación Huérteles (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992; GÓMEZ FERNÁNDEZ & MELÉNDEZ, 1994), perteneciente al Grupo Oncala (TISCHER, 1966). Su edad es Berriasiense (MARTÍN I CLOSAS & ALONSO MILLÁN, 1998; SCHUDACK & SCHUDACK, 2009), de acuerdo con la de la unidad sedimentaria de relleno de la Cuenca de Cameros en la que se encuentra (S3-Titónico-Berriasiense; MAS

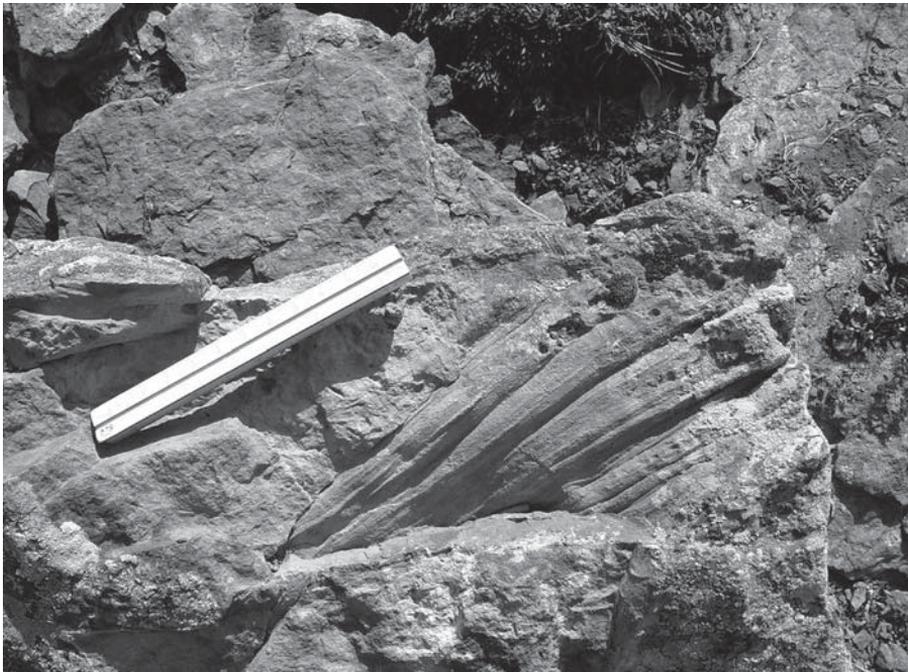


Figura 3. Restos vegetales en los niveles superiores del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria).

HUELLAS TRIDÁCTILAS RELACIONADAS CON ORNITÓPODOS (Tabla I)

Este conjunto de huellas (figura 5) agrupa a icnitas tridáctilas de tamaño medio a grande (entre 27,7 x 28,45 cm y 41,5 x 42,3 cm), aunque posiblemente existan mayores ya que su mala conservación no permite diferenciarlas claramente de las de terópodos. Se caracterizan por tener una longitud semejante a su anchura, lo que hace que su envolvente sea subcircular (ROMERO *et al.*, 2003). Corresponden a los rastros LCU-I-R1, 4, 5, 6, 10, 15, 41, 43, 51, 53 y posiblemente 30 y 50; en la mayor parte de los casos, se trata de subhuellas y sólo algunas huellas son reales.

Los pocos rastros con huellas verdaderas están formados por icnitas tridáctilas de dedos cortos y relativamente anchos, con terminación redondeada, aunque, en ocasiones, la marca de una posible uña en el dedo III les da cierta apariencia acuminada. Sólo se observa una almohadilla por dedo y otra más amplia en el talón. En algunas huellas (LCU-I-R4), por el apoyo de parte del metatarso, el talón aparece más alargado y ancho, y con dos escotaduras (lateral y medial) casi simétricas a ambos lados. En ningún caso el apoyo es lo suficientemente amplio como para considerarlas semiplantígradas (REQUETA LOZA *et al.*, 2008).

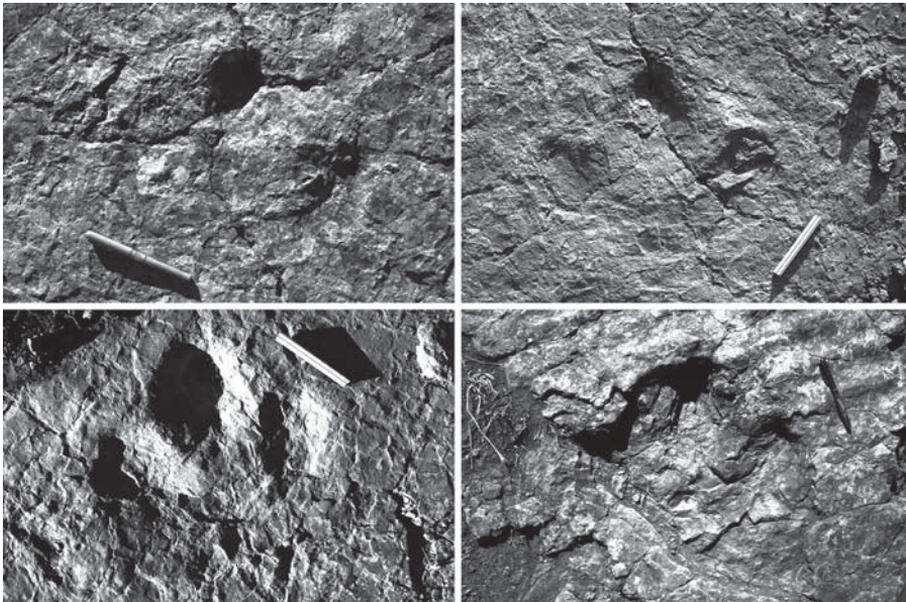


Figura 5. Huellas de ornitópodos del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria), mostrando diferentes estados de preservación. En el ángulo inferior derecho una huella verdadera de *Iguanodontipus* destruye los ripple marks sobre la que pisó un ornitópodo.

TABLA I. HUELLAS DE ORNITÓPODOS																
Huella	L(cm)	A(cm)	O(°)	II°III°IV(°)	(L-/A/A)	P(cm)	z(cm)	z/L	Ap (°)	Lr(cm)	Ar(cm)	Ar/A	h(cm)	z/h	v _i (km/h)	pf (cm)
LCU-I-1	28,5	30,3	-1,4	33-39-72	-0,06	81,7	163,4	5,73	171,4	43	3,5	0,12	168	0,97	3,49	2
LCU-I-4	35,8	36	-15	30-33-63	0,07	88	165,5	4,63	147,5	66	14,9	0,41	211	0,78	2,74	6,9
LCU-I-5	37,8	39,4	-1	29,3-33,3-62,7	-0,04	90,6	184,3	4,88	157	60,3	7,7	0,19	223	0,83	3,06	2,9
LCU-I-6	-	-	-	-	-	74,4	145,5	-	176,8	-	-	-	-	-	-	2
LCU-I-10	27,7	28,45	-6	20-30-52	-0,026	88,5	175,2	6,32	168,5	43,2	5,4	0,19	163	1,07	4,03	2,75
LCU-I-15	36,4	35,78	-1	12,5-33,5-46	0,017	78	155,4	4,27	149	54	9,22	0,26	215	0,72	2,41	4,25
LCU-I-30	-	26	-	28-30-58?	-	91,5	184	-	176	34,5	3	0,11	-	-	-	1,5
LCU-I-41	28,13	29,7	-10	20-25-45	-0,05	84,25	166,8	5,92	164,3	37	5,2	0,17	166	1,01	3,67	1,3
LCU-I-43	36,6	39,4	-12	34,4-65,4	-0,07	89,1	177,9	4,86	161	56	10,6	0,27	216	0,82	2,99	2,1
LCU-I-47	36,5	38,7	-15,7	30-30-60	-0,06	99,2	194,5	5,33	148,8	62,3	14,3	0,37	215	0,9	3,49	2,5
LCU-I-50	32,2	30,7	-11,5	18-22-40	0,05	60,5	116	3,60	147	46	9	0,29	190	0,61	3,49	2,7
LCU-I-51	30,5	30,3	-5	32-39-71	0,006	85,5	167	5,47	180	30	0,5	0,016	180	0,93	3,35	3
LCU-I-53	41,5	42,3	-4	33-33-63	-0,02	102	209	5,04	171	55,9	3,8	0,09	207	0,85	3,38	-

Tabla I. Huellas de ornitópodos.

Las señales de los dedos tienen longitudes semejantes. La del III se tuerce ligeramente hacia el eje de marcha, aunque en algún caso ocurre al contrario, situación observada también en otros yacimientos de la misma aloformación (SANZ PÉREZ *et al.*, 1999; PASCUAL ARRIBAS *et al.*, 2002). Las aberturas entre los dedos son amplias (hasta 72°) cuando se miden sobre las líneas que unen la parte más proximal de la huella con las más distales (método usado cuando no se marcan bien los dígitos), y de valor medio (desde 40° hasta unos 55°) si utilizamos las direcciones de los mismos (método usado cuando las impresiones son claras). Los valores de los ángulos interdigitales II^III y III^IV difieren poco (entre 3° y 7°), lo que hace que el aspecto de las huellas sea bastante simétrico.

La marca del dedo III es, generalmente, más profunda que las de los otros dos, especialmente que la del dedo IV. Su proyección hacia delante es de tipo medio (7-10 cm), representando, aproximadamente, un 28% de la longitud de la huella. En los casos en los que se marca bien, el extremo proximal del mismo se sitúa en la parte media de la huella de tal modo que la relación III/L es = 0,5.

Las subhuellas muestran impresiones muy ligeras de los dedos y no se aprecian almohadillas. El talón resulta muy amplio, no observándose en ningún caso las dos ligeras escotaduras de algunas huellas verdaderas. Así mismo, la profundidad se reduce mucho, a veces sólo se imprimen las partes distales de los dedos II y III. Sin embargo, el resto de sus características son semejantes a las de las verdaderas (figura 6).



Figura 6. Subhuella de ornitópodo integrante del rastro 43 del yacimiento de Las Cuestas I. Puede observarse que las grietas de desecación no se ven afectadas por la impresión de la subhuella.

Hemos de reseñar el hecho de que en algunos casos una misma icnita es en parte huella verdadera y en parte subhuella. Esta circunstancia queda patente en aquellos rastros formados por huellas muy poco profundas, en las que a causa de la mayor presión sobre el sedimento de las partes distales de los dedos II y III, éstos lograron perforar la superficie de marcha (FORNÓS *et al.*, 2002) y alcanzar el nivel subyacente donde se formaba la subhuella (figura 7). Es el caso de LCU-I-R1, por ejemplo. En él se puede seguir cada pisada por las marcas distales de estos dos dedos, mientras que el resto de la huella, una suave depresión, apenas es perceptible (sólo observable con buena luz rasante). En otras ocasiones (caso del rastro LCU-I-R43), a consecuencia de un grado de humedad muy desigual en el sedimento, se pueden distinguir subhuellas con perímetro continuo y claro, junto a otras con contorno posterior muy poco nítido o casi nulo.

Común a huellas y subhuellas es su disposición alternante y su orientación hacia el eje de marcha (entre -1° y $-15,7^\circ$; valor medio de $-9,4^\circ$), formando rastros estrechos (ángulo de paso de unos 162° de media), rectilíneos (excepto en un caso –rastro LCU-I-R15, que es sinuoso–), cuyos pasos y zancadas son más bien cortos (valores medios de 85,6 y 169,9 cm, respectivamente). Ello supone que la zancada equivalga a unas 5 veces la longitud de la icnita (media $z/L = 5,09$).

Aplicando las relaciones de ALEXANDER ($h = 4 L$; 1976), THULBORN ($h = 5,9 L$; 1990) y MORATALLA ($h = 3,91 L + 10,94$; 1993) para el cálculo de la altura aceptable, se advierte que en el primer caso h oscila entre 110,8 y 166 cm; en el segundo entre 163,4 y 244,9 cm; y en el tercero entre 119,2 y 173,2 cm. Los valores más parecidos corresponden a los obtenidos con las relaciones de ALEXANDER (1976) y MORATALLA (1993), por lo que podemos considerar que los autores de estas huellas eran de talla media y en algún caso, pequeña. En cuanto al desplazamiento se estima que marchaban lentamente, a bajas velocidades (2,41-4,03 km/h; media 3,28 km/h).

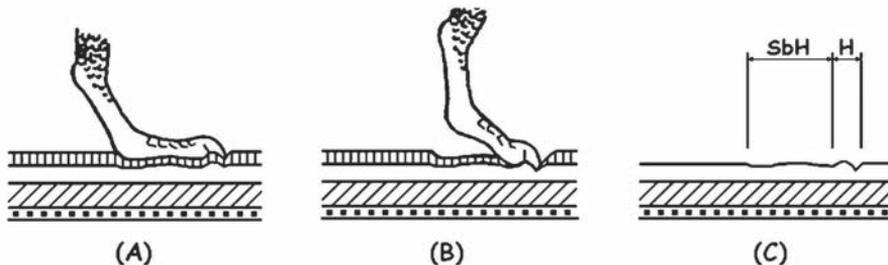


Figura 7. Dibujo esquemático del proceso de formación de huellas mixtas (huella verdadera+subhuella). (A) Formación de una huella verdadera en la capa superior y de una subhuella en la inferior. (B) Perforación de la capa superior y creación de huella verdadera parcial en la inferior. (C) Erosión de la capa superior, dejando al descubierto una huella mixta.

HUELLAS TRIDÁCTILAS RELACIONADAS CON TERÓPODOS (TABLA II)

Otro conjunto de huellas tridáctilas, en el que se integran 18 rastros, está formado por icnitas que tienen una longitud claramente superior a su anchura. Su envolvente es una elipse (ROMERO *et al.*, 2003). Forman parte de los rastros LCU-I- R2, 3, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 21, 24, 26, 27, 36, 40, 42, 44, 46 y 52.

Se muestran también como huellas verdaderas y como subhuellas. La mayoría de los rastros y huellas aisladas están constituidos por icnitas de tamaño medio-grande (25,5 a 47,6 cm de longitud) dentro de un amplio abanico de medidas (la diferencia de longitud entre las mayores y menores es de 22,1 cm). Junto a ellas aparecen también huellas pequeñas (de 19,7 cm a 22,4 cm). Son muy poco numerosas y su morfología apenas proporciona datos a consecuencia de las malas condiciones del sedimento en el momento de ser pisado (en este caso, muy blando).

Las de mayor tamaño (35,5 x 31 cm a 47,5 x 35,1 cm) exhiben marcas de dedos largos, relativamente anchos (en parte, debido a que muchas de ellas son subhuellas), con terminación algo acuminada, sin presencia evidente de marcas de uñas o en todo caso pequeñas, sin almohadillas claramente definidas y con talón alargado y redondeado, a veces con una escotadura postero-medial (figura 8). Son fuertemente mesaxónicas. En todos los casos, la proyección del dedo III es superior a la obtenida en las huellas de ornitópodos y la parte proximal del mismo se encuentra muy cerca del talón. Ello ocasiona que la superficie plantar sea muy exigua. Las improntas de los dedos se disponen,



Figura 8. Subhuella terópoda correspondiente al rastro 21 del yacimiento de Las Cuestas I.

TABLA II. HUELLAS DE TERÓPODOS																	
Huella	L(cm)	A(cm)	O(°)	II'III'IV(°)	(L.-A/A)	P(cm)	z(cm)	z/L	Ap (°)	Lr(cm)	Ar(cm)	Ar/A	h(cm)	z/h	v _i (km/h)	pf (cm)	
LCU-I-2	37,1	28	-15,8	30-35-65	0,325	94,6	175	4,72	143	67	15,2	0,41	182	0,96	3,56	3,2	
LCU-I-3	44,3	34,3	-13,5	20-25-45	0,29	123	237	5,35	164	53,5	12,3	0,36	217	1,09	4,82	3	
LCU-I-7	44,25	36	-14	20-30-53	0,24	115,3	234	5,29	161	63	12	0,33	217	1,08	4,72	2,9	
LCU-I-8	37	28	-9	12-20-32	0,32	89,6	176	4,76	164	34	4,2	0,15	181	0,97	3,6	-	
LCU-I-9	35,5	31	-10	20-40-60	0,14	115	247,7	6,98	160	47	8,2	0,26	174	1,42	6,7	0,7	
LCU-I-11	19,7	12,9	-15	26-34-60	0,52	55,7	100,5	5,10	179	13,5	-	-	88,6	1,13	3,28	1,3	
LCU-I-12	35,6	29,8	-4	-	0,19	106,3	214	6,01	167	52	7,43	0,25	174	1,23	5,22	2,6	
LCU-I-13	36	30,25	-7	20-30-47	0,19	118	230	6,39	160	50	11,3	0,37	176	1,3	5,83	2,9	
LCU-I-21	47,6	35,1	-10,7	23-28-50,75	0,36	117,8	227	4,77	153,7	59,3	13,1	0,37	233	0,97	4,1	3,1	
LCU-I-24	46,5	32,6	-7	11,3-28,5-40	0,41	105,6	201,3	4,33	152,7	55,7	11,3	0,34	228	0,88	3,46	2,8	
LCU-I-26	22,4	14,1	-8	20-25,3-45,3	0,59	73	147,1	6,58	175	16,5	1,3	0,09	101	1,46	5,33	0,5	
LCU-I-27	41,3	31,7	-	20-25-45	0,30	113	220	5,32	150	62,7	13,8	0,43	202	1,09	4,61	2,7	
LCU-I-36	25,5	18,5	-16	20-25-45	0,38	105,2	210,5	8,25	174	-	-	-	115	1,83	8,32	2,5	
LCU-I-40	31	29,9	-7	-	0,036	88,8	173	5,58	162,5	45,2	6,22	0,21	152	1,14	4,32	3,6	
LCU-I-42	37,4	27,5	-11	-	0,36	80,2	165	4,41	154,8	47,2	5,5?	0,2	183	0,9	3,2	2,5	
LCU-I-44	38,7	31,2	-	-	0,24	109,5	219,5	5,52	158	-	-	-	190	1,16	4,97	2	
LCU-I-46	43,8	32,8	-1,6	18-20-38	0,33	98,2	189,5	4,34	149,5	55,2	12,6	0,38	215	0,88	3,35	3	
LCU-I-52	38,25	30,6	-20	25-38-63,7	0,25	106,5	213,5	5,58	172	39,6	3,9	0,13	187	1,14	4,79	2,6	

Tabla II. Huellas de terópodos.

generalmente, de manera asimétrica (valores medios de los ángulos interdigitales II[^]III y III[^]IV comprendidos entre 11,3°-20° y 20°-40°, respectivamente).

Forman rastros estrechos, de paso y zancada relativamente largos (pasos entre 80,2 cm y 117 cm; zancadas entre 165 cm y 247,7 cm), en los que el ángulo de paso no es muy elevado y que puede estimarse por término medio en 158,28°. Los valores de h (altura acetabular), deducidos siguiendo los criterios de ALEXANDER (1976) y THULBORN (1990), alcanzan valores entre 142 a 190 cm y 174 a 232,8 cm, respectivamente, lo que nos indica que estos animales eran de talla media-grande.

El empleo de la relación de ALEXANDER (1976) en el cálculo de la velocidad de desplazamiento nos indica que ésta era lenta (4,72 km/h), probablemente a causa de las malas cualidades del sedimento que pisaban (blando en este caso, como lo atestiguan las grandes rebabas que se aprecian en casi todas las huellas y subhuellas).

Las pocas huellas pequeñas halladas se caracterizan por poseer marcas de dedos largos y delgados, en parte, a causa del barro caído a su interior (obliteración); con gran relación L/A y existencia de un talón estrecho que en ocasiones se alarga, quizás por el apoyo del metatarso. Los hipex son casi simétricos. En un caso (LCU-I-R26) parece apreciarse lo que podría ser la impresión del dedo I, dirigida ligeramente hacia atrás. No se observan almohadillas ni marcas de uñas dada la mala conservación de las mismas y las condiciones en que se formaron. Las pisadas, de tamaño comprendido entre 19,7 x 12,9 cm y 22,4 x 14,1 cm, tienden a pisar la línea media del rastro, lo que hace que el ángulo de paso sea superior a 170° (175° a 179°).

Si analizamos sus pasos y zancadas, vemos que son relativamente largos (z/L entre 5,10 y 6,58) estando comprendidos entre 55,7-73 cm y entre 100,5-147,1 cm, respectivamente. Ello nos indica que este tipo de dinosaurios eran de porte grácil (z/h entre 1,13 y 1,46).

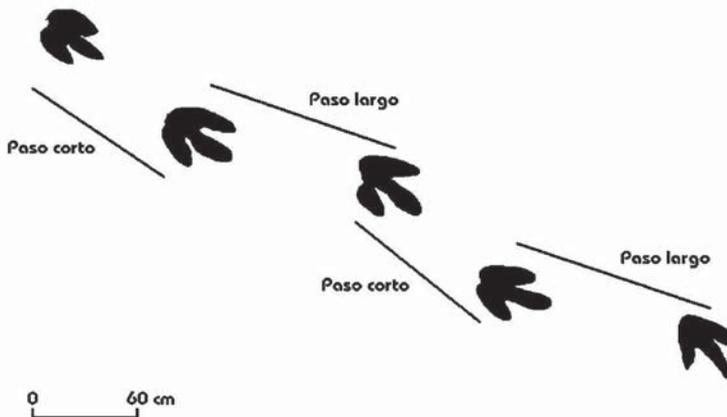


Figura 9. Rastro LCU-I-24 en el que pueden observarse alternancia de pasos cortos y largos.

Existe un tercer grupo formado por huellas tridáctilas, alargadas, que se presentan como grandes huecos en los que apenas se pueden reconocer rasgos morfológicos, a no ser el de alguno de los dedos (LCU-I-P11B). Dada su mala preservación, difícilmente se puede decir nada, excepto que forman rastros muy estrechos, con zancadas muy cortas.

Se da el caso curioso y anecdótico de que el rastro LCU-I-R24 está formado por 5 huellas con una diferencia del 10% entre la longitud de los pasos derechos e izquierdos (figura 9). Este rastro se continúa varios metros más adelante con otro par de pisadas y, después de otro tramo cubierto de derrubios, vuelven a aparecer de nuevo otras icnitas en la misma línea y de características similares. En todos los casos, es palpable la misma diferencia entre los pasos izquierdos y derechos. Esta alternancia de pasos largos y cortos se ha relacionado, en unos casos, con posible cojera del autor de las huellas (LOCKLEY *et al.*, 1994a), y en otros, con lateralidad (diestros y zurdos). Las roturas de los huesos de sus extremidades posteriores (hecho habitual según ha podido constatarse en Cameros gracias al hallazgo de un fémur fracturado de terópodo en las cercanías de Igea, La Rioja) son causa suficiente para ocasionar este tipo de anomalía, ya conocida en otros yacimientos cameranos (por ejemplo, Valdeté; MORA-TALLA, 1997). En nuestro caso, la falta de anomalía en la forma de las huellas no permite saber cuál de estas dos posibilidades es la correcta.

Fuera de estos grupos de huellas claramente más largas que anchas, existe otro formado por huellas ligeramente más largas que anchas, de apertura de dedos más amplia que en los casos anteriores y que resulta difícil de asignar a terópodos u ornitópodos (figura 10). Este tipo de improntas, generalmente subhuellas, se caracterizan por tener muy marcada la del dedo III, mientras

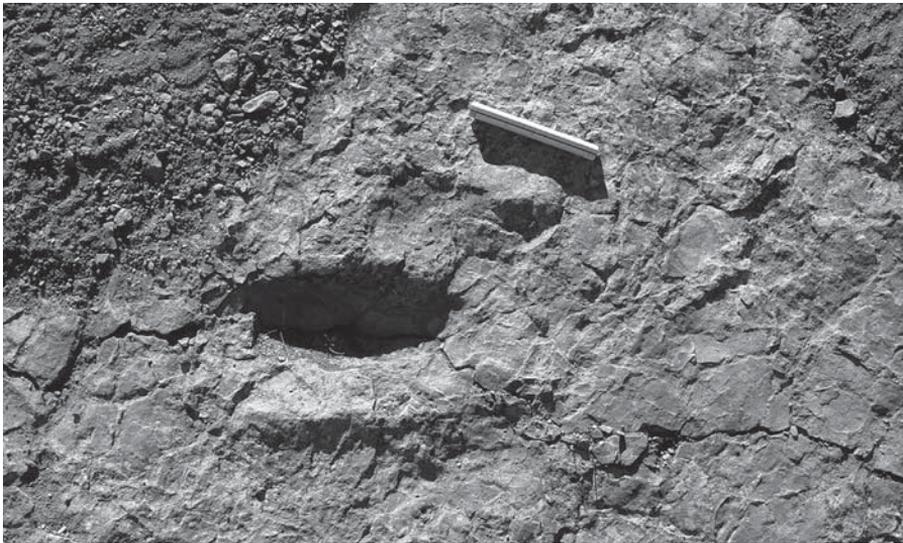


Figura 10. Subhuella del rastro LCU-I-36C.

apenas lo hacen las de los dedos II y IV, cuyas longitudes son muy inferiores. Los rastros que forman (por ejemplo, LCU-I-R36C) son muy estrechos (AP del orden de 170° - 180°), con pasos y zancadas largos.

HUELLAS DE CUADRÚPEDOS RELACIONADAS CON SAURÓPODOS (TABLA III)

Aparecen en los tres niveles del yacimiento. En el nivel I hay sólo un rastro (LCU-I-R19) sobre una superficie de limolitas grises azuladas, muy erosionada, con grietas de desecación (mud cracks). En el nivel II intermedio (el más extenso), también con numerosas grietas de desecación, el número de rastros es muy

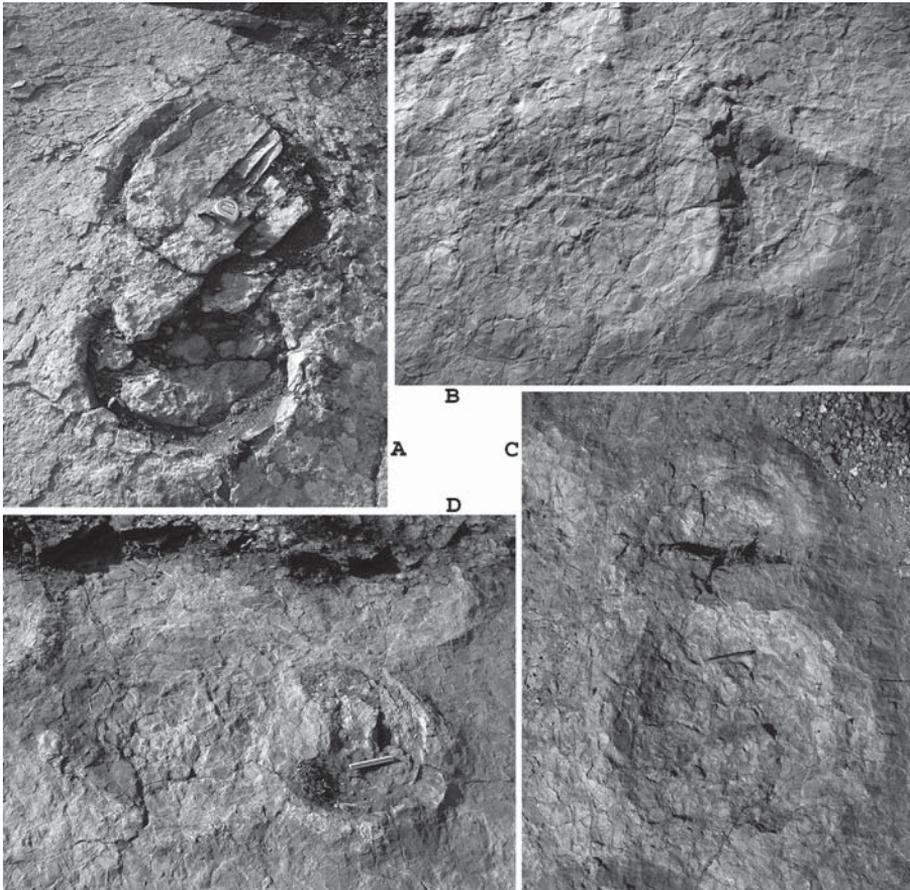


Figura 11. Pares pie-mano de huellas y subhuellas de saurópodos en el yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria). A) Par pie-mano del rastro LCU-I-37. Se ve un contramolde de pie rellenando la huella. B) Subhuellas del rastro LCU-I-20. C) Subhuellas en el rastro LCU-I-17. D) Subhuellas del rastro LCU-I-39, cuyo parecido con las del rastro LCU-I-17 es evidente, no descartándose que pueda ser una continuación del mismo.

TABLA III. HUELLAS DE SAURÓPODOS															
Huella	L(cm)	A(cm)	IH	pf(cm)	O(°)	P(cm)	z(cm)	z/L	h(cm)	GA(cm) (GA/h)	Ar(cm)	Lr(cm)	Ap(°)	D(°)	v _i (km/h)
LCU-I-14-p	73	52,5	2,38	10	+30	126,7	202	2,76	292	348,7 (1,19)	29	155	98	4	2,59
LCU-I-14-m	31,5	51		6	+6	150	217	2,76			55	225?	85		
LCU-I-16-p	65	45,7	2,30	6	+28	110	195	3,0	260	247 (0,95)	23	103	125	11,3	2,81
LCU-I-16-m	32	40		6	+22,5	122,5	192,5	2,96			29	99,5	115		
LCU-I-17-p	57,71	51,14	2,64	5,5	+19,14	100,83	190,8	3,31	230,84	242,75 (1,05)	21,57	102,83	133,8	8,62	3,13
LCU-I-17-m	28,00	39,87		6	+14,43	118,88	191,8	3,32			32,63	107,48	108,83		
LCU-I-18-p	48	36,25	2,84	3,5	+18,6	91,75	162,3	3,38	192	201,4 (1,05)	16	74,28	132,33	14,28	2,95
LCU-I-18-m	21	28,5		5	+11,6	100,8	163,75	3,41			33	87,14	105		
LCU-I-19-p	68,4	54,55	4,76	7	+27,5	118,25	225	3,29	273,6	390,4 (1,43)	18,33	88,9	144,28	12,69	3,35
LCU-I-19-m	23,0	34,08		7	+16	128,67	231,2	3,38			37,78	96,11	112,25		
LCU-I-20-p	52,14	43,63	2,76	3,25	+9,28	87,29	157,33	3,01	208,56	195,5 (0,94)	14,62	73	139,86	5,75	2,56
LCU-I-20-m	25	33		3,75	+16,14	96	156,5	3,00			27,85	84,57	111		
LCU-I-22-p	50,2	42,75	2,89	2		90,6	172,7	3,44	200,8						3,1
LCY-I-22-m	22	36		2		97,75	166,7	3,32							
LCU-I-23-p	55	42,75	-	2	+24	98	-	-	220	-	-	-	-	5	2,8?
LCU-I-23-m	23,8	36		2	+20	105	173	3,14			28	90	110		
LCU-I-25-p	52,86	43,36	2,86	1,5	+26,6	88,75	162	3,06	211,44	204 (0,96)	17,16	85,75	132,8	8	2,63
LCU-I-25-m	24,36	32,86		2,25	+13,3	97,25	161,5	3,05			26	82,75	115,2		
LCU-I-28-p	48,5	38	2,65	2,5	+15,3	96,5	175	3,61	194	212 (1,09)	16,5	78	134	7,5	3,31
LCU-I-28-m	20	34,7		3,5	+21	102	165	3,40			29,6	94	108		
LCU-I-29-p	49,75	41,44	2,27	10	+17	108,57	179,33	3,60	199	241,5 (1,21)	28,88	117,6	114,14	12,75	3,35
LCU-I-29-m	24,9	35,89		11	+28	119,33	178,6	3,59			35,88	117,5	97,75		
LCU-I-31-p	57,66	48	3,27	5	28,15	89,5	178	3,09	230,64	184,6 (0,80)	14,15	81,25	145	14,8	2,77
LCU-I-31-m	23,33	36,3		5	31,7	110,5	186	3,23			30,1	88,6	115	12	
LCU-I-32-p	49	39,6	2,38	2	+14,5	89,1	170,8	3,48	196	-	10,15	67,4	142	8,1	3,13
LCU-I-32-m	23,7	34,4		3	+7,3	96,7	158,7	3,24			28,6	86,8	108		
LCU-I-33-p	51,94	41,7	2,70	3	+18	100	184,3	3,55	207,76	-	14,8	78,5	138	12	3,31
LCU-I-33-m	23,14	34,6		3	+20	110,8	186,5	3,59			26,2	87,7	112		
LCU-I-34-p	59	43	2,89	3	+10,7	97,3	171,5	2,91	236	-	21,7	89,5	124,5	12,4	2,56
LCU-I-34-m	25,3	34,8		3	+11,7	105,3	158	2,68			31,4	99,6	100,2		
LCU-I-35-p	54,0	42,4	2,79	3	+9,5	94,5	178,5	3,31	216	212 (0,98)	23,7	95,1	120,5	17,2	3,02
LCU-I-35-m	26,0	31,5		5	+10	115,95	179,9	3,33			29,5	94,2	109,5		
LCU-I-37-p	72,7	54,5	3,1	12	+31,8	130,7	218,4	3,00	290,8	282,7 (0,97)	35,0	138,6	115,7	24,1	2,9
LCU-I-37-m	29,2	43,2		10	+29	181,9	218,5	3,00			73,1	185,8	74,0		
LCU-I-38-p	56,6	47,6	2,88	4	+26,5	109,2	199,3	3,52	226,4	247,2 (1,09)	24,8	99,5	125	11,2	3,42
LCU-I-38-m	23,5	39,8		4	+20,5	122,2	198,1	3,50			37,2	111,5	105,5		
LCU-I-39-p	62	53,9	2,35	4	+29	98,1	187,5	3,02	248	-	18,2	97,3	136,7	5,7	2,77
LCU-I-39-m	29,7	48		4	+16	117,8	207	3,34			36,5	114	112		
LCU-I-45-p	49,54	35,69	2,33	3	+22,3	88,61	154,75	3,1	198,16	213 (1,31)	19,57	80	122	12,86	2,63
LCU-I-45-m	23,31	32,75		5	+10	99,07	154,82	3,1			29,78	80,22	102,1		
LCU-I-48-p	56,5	41,6	2,1	4	+15,6	105,7	190,1	3,36	226	246,8 (1,09)	23,62	99,75	131,62	-	3,17
LCU-I-48-m	28,4	39,25		4	+16	114,2	191,3	3,38			31,16	109,45	106,8		

Tabla III. Huellas de saurópodos.

superior, elevándose a 16 (LCU-I-R16, 17, 18, 20, 22, 23, 25, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 35, 39 y 45), siendo abundante el número de huellas aisladas. En el nivel III aparecen otros 4 rastros (LCU-I-R14, 37, 38 y 48), así como pares de huellas e icnitas aisladas, sobre limolitas, con menos grietas de desecación que en las capas anteriores y algunas rizaduras de corrientes. En todos los niveles, la erosión irregular de las capas ha ocasionado que varios rastros vean interrumpida su continuidad (figura 4).

Una observación detallada de los niveles ha permitido constatar que los rastros de los niveles superiores no se continúan en los inferiores expuestos como subhuellas (excepto en el LCU-I-R37; PASCUAL *et al.*, 2008). Aunque, en un caso, se ve que la terminación de uno de ellos (LCU-I-R48) coincide con la aparición

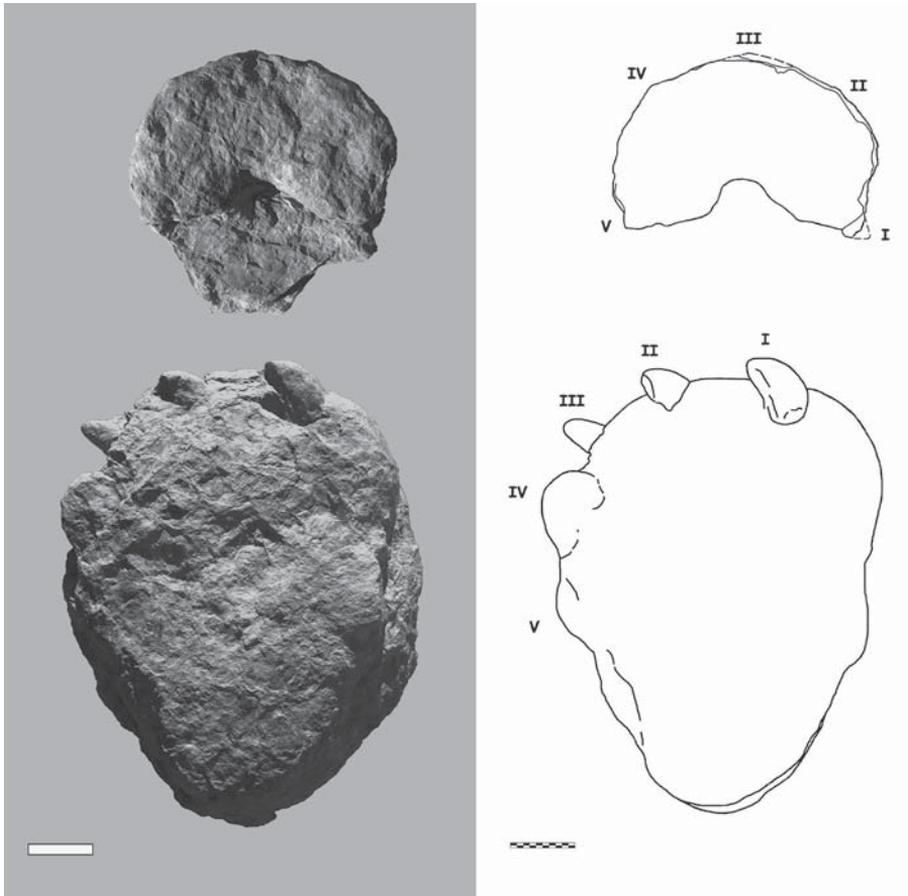


Figura 12. Contramoldes de un par pie-mano procedente del rastro LCU-I-37. Pueden observarse en el del pie las uñas de los tres primeros dedos y las callosidades de los otros dos. En el contramolde de la mano se insinúan las posiciones de las terminaciones de los cinco dedos. Barra y escala: 10 cm.

de otro en el nivel inferior (LCUI-R45), pero se puede comprobar que, claramente, sigue una dirección diferente y posee huellas algo más pequeñas.

Las icnitas atribuidas a este grupo de dinosaurios presentan variedad de tamaños, aunque todas ellas muestran la misma morfología, sea cual sea su localización. Esta circunstancia motiva el que se describan sus características generales conjuntamente, destacándose algunas peculiaridades que permiten diferenciar grupos entre ellas.

Todos los rastros están constituidos por impresiones alternantes de pares pie-mano. Las de las manos, de forma semicircular (figura 11), son elongadas transversalmente, con profundidad escasa (2-6 cm), ligeramente superior en su parte anterior, aunque en el único rastro con huellas grandes (huellas de pies de hasta 72 cm de longitud; LCU-I-R37; PASCUAL *et al.*, 2008), su profundidad alcanza los 10 cm. Rodeando su borde externo, se observan amplias rebabas de pequeña altura (1-3 cm). No se distinguen, en general, señales de dedos ni de almohadillas, salvo en un caso (LCU-I-R37; PASCUAL *et al.*, 2008) en el que están las marcas distales de I y esporádicamente de otros dedos. La recuperación de un contramolde (LCU-I-R37-26m; PASCUAL *et al.*, 2008) ha permitido comprobar la posición del resto de los dedos (figura 12).

Las huellas de los pies son de forma ovalada a triangular (figura 11), más largas que anchas, con profundidad también pequeña (2-6 cm), aunque, como en el caso de las manos, en el rastro LCU-I-R37 su profundidad alcanza unos 12 cm. Hay que señalar que, en ocasiones, la profundidad de algunas llega a ser casi nula en su parte posterior (caso de subhuellas; figura 11B). Se encuentran, así mismo, rodeadas de anchas rebabas, que perfilan vagamente, a veces, las mismas. No presentan señales de dedos ni de almohadillas en su interior, a excepción de algunas de las huellas del rastro LCU-I-R37 (PASCUAL *et al.*, 2008) en las que se aprecian las impresiones de las uñas de los dedos I, II y III, así como las marcas de posibles callosidades correspondientes a los dedos IV y V. Estas características se han visto reflejadas en varios contramoldes de pie que han sido recogidos como pertenecientes al citado rastro y que constituyen magníficas réplicas del pie (PASCUAL *et al.*, 2008). Las improntas de las uñas son alargadas (10-12 cm) y anchas (5-7 cm). Su longitud y profundidad disminuye del I al III, observándose que se dirigen hacia fuera del rastro (figura 12).

El tamaño medio de las impresiones de manos oscila entre 20 x 34,7 cm y 32 x 40 cm) siendo bastante homogéneo en cada rastro. Su variabilidad viene ocasionada por la sobreimpresión parcial o proximidad de otras huellas cercanas (por ejemplo, LCU-I-25-2m es deformada por sobreimpresión parcial de LCU-I-24-3). En otros rastros, el cambio de dirección ocasiona impresiones anormales en algunas de sus huellas, no conservándose las dimensiones. Se ha podido comprobar que el cambio de profundidad de algunas huellas, dentro de un mismo rastro, va asociado al cambio en su tamaño respecto al de las demás.

Las huellas de los pies son superiores en tamaño a las de las manos, poseen medidas que varían ampliamente desde 72,7 x 54,5 cm a 48 x 36,3 cm, manteniéndose la forma y proporción entre las mismas ($L/A = 1,19$ a $1,39$) en

cada rastro. En algunos casos, su tamaño resulta difícil de estimar ante la falta de perfiles claros (caso de subhuellas), a consecuencia de su pequeña y desigual profundidad, máxima en su parte distal y mínima en su parte proximal (figura 13).

El índice de heteropodia (IH) calculado como relación entre la superficie de la huella del pie y la de la mano, $(L_{px}A_p)/(L_{mx}A_m)$, varía entre 2,3 y 4,7, aunque la mayoría oscila entre 2,5 y 3. Cuando las huellas se conservan relativamente bien, la utilización del método de DUTUIT & OUAZZOU (1980) ofrece resultados de IH similares (2,5-3,2). Si se analizan los rastros en función de la longitud de los pies se comprueba que el IH no es regular. Aun así, se aprecian dos series de valores de L_p que mantienen sus IH muy semejantes. En cada serie IH suele aumentar con el tamaño de la huella. En la primera, IH varía entre 2,10 y 2,38 (LCU-RI-14-16-29-32-39-45-48); mientras, en la segunda, IH oscila entre 2,65 y 3,27 (LCU-I-R17-18-20-22-25-26-31-33-34-35-37-38) (figura 14). Sólo en un caso (huellas del rastro LCU-I-R19) el IH alcanza valores elevados (media: 4,7).



Figura 13. Par pie-mano del rastro LCU-I-29. La mayor presión de la mano proporciona una huella profunda de la misma, mientras la del pie apenas se observa, siendo máxima su profundidad en su parte anterior y mínima en su parte posterior. Anchura de la cinta métrica: 5 cm.

Los dos tipos de impresiones (de manos y pies) se orientan hacia fuera del rastro (rotación positiva; LEONARDI, 1979). Aunque normalmente las huellas de las manos suelen estar algo más giradas que las de los pies en los rastros de anchura interna estrecha, no ha sido posible observar esta particularidad en las huellas de los rastros de Las Cuestas I, existiendo también huellas de pies que están dirigidas más hacia fuera del rastro que las de las manos. Dentro del primer grupo se encontrarían los rastros LCU-I-R20-28-29-31-33-34-35-48, mientras en el segundo se observa en LCU-I-R14-16-17-18-19-23-25-32-37-38-39-40.

Las huellas se agrupan siempre en rastros de anchura interna estrecha o vía estrecha (la línea media toca la parte lateral interna de las icnitas o es secante a ellas) (FARLOW, 1992), excepto en LCU-I-R37 (PASCUAL *et al.*, 2008) y quizás en LCU-I-R14 y LCU-I-R29 (sólo en zonas puntuales que no permiten ver bien si es común o no en todo el rastro), que son de tipo ligeramente intermedio (PTR del 48%; ROMANO *et al.*, 2007) (figura 15).

Generalmente, los rastros son rectos, pero en ocasiones se perciben pequeños cambios de dirección (máxima desviación: 12°; LCU-I-R37) que no ocasionan "off tracking" (ISHIGAKI & MATSUMOTO, 2009) o son tan leves que no se aprecian claramente. Es de destacar que en el rastro LCU-I-R37, después de un pequeño giro hacia el NW, su parte final es sinuosa.

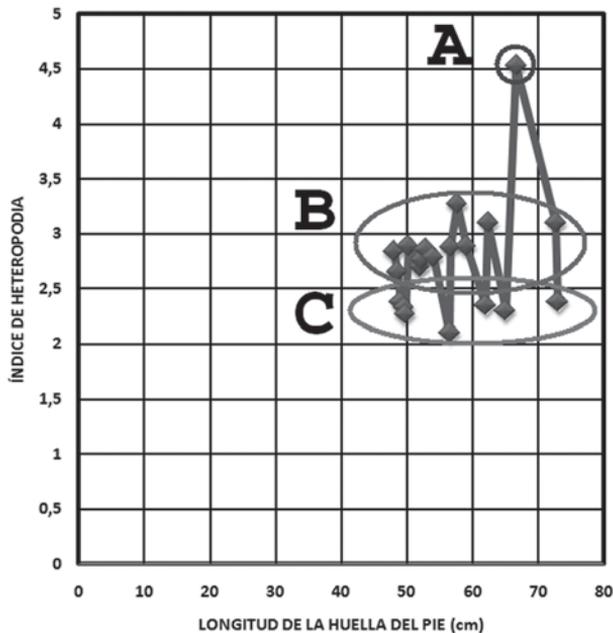


Figura 14. Variación del IH en función del tamaño de las huellas de los pies. Las huellas del rastro 19(A) tienen un IH muy diferente al resto, por lo que se considera que pertenecen a una icnoespecie diferente a las restantes. El resto de los rastros se agrupan en dos bandas con IH bastante parecidos: (B) IH entre 2,5 y 3; (C) IH alrededor de 2,3.

Cada huella de pie se encuentra a escasa distancia de la de la mano correspondiente (distancia interpar), a no ser que se haya producido una irregularidad en la trayectoria del rastro, como por ejemplo el cambio de dirección. En estas circunstancias los pies pueden llegar a tocar las huellas de las manos o por el contrario estar a mucha distancia de ellas (ejemplo, LCU-I-R37).

Los rastros se encuentran claramente separados unos de otros. Sólo en unos pocos casos la distancia existente entre ellos es pequeña y sus

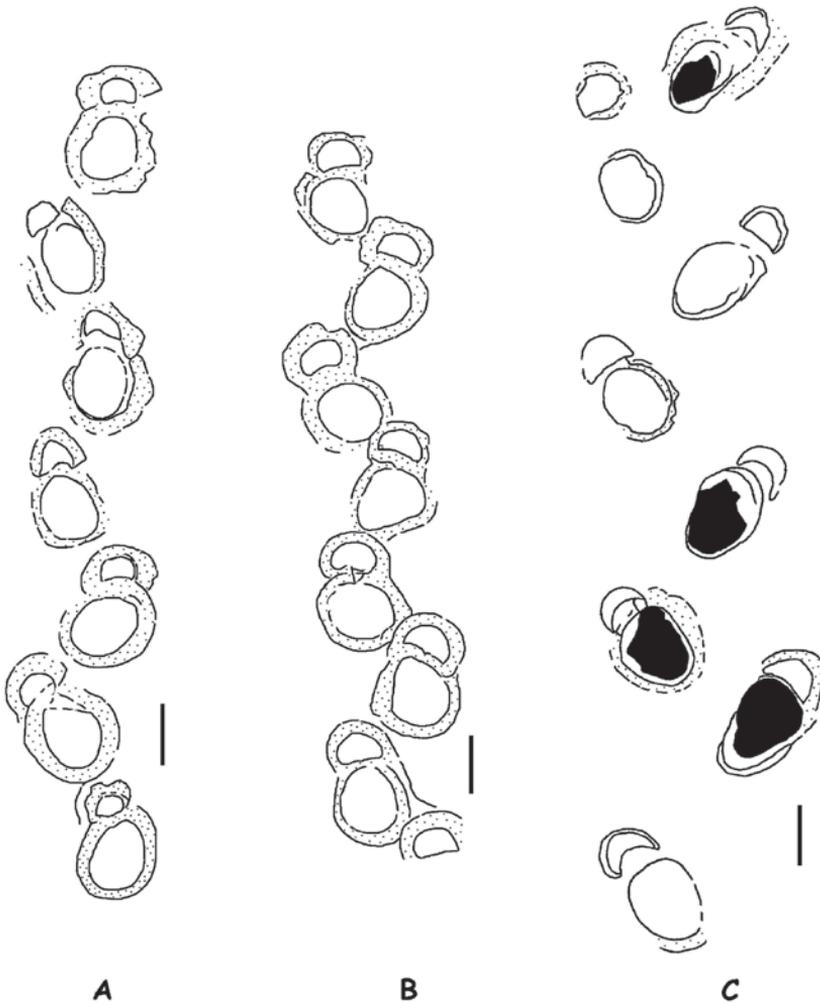


Figura 15. Huellas de saurópodos en el yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria). A) Rastro (parcial) LCU-I-19 formado por huellas con gran IH (1:4,5); B) Rastro LCU-I-17, estrecho y con huellas de bajo IH; C) Rastro (parcial) LCU-I-37, ligeramente ancho y con IH de tipo intermedio. Barra gráfica: 60 cm.

direcciones paralelas (figura 4, rastros LCU-I-R31, 33, 34 y 35; LCU-I-R17 y 18; LCU-I-R16 y 48).

Los pasos de los pies y manos alcanzan valores muy amplios: entre 87,29 cm y 130,7 cm en el caso de las huellas de los pies y entre 96,5 cm y 181,9 cm en las de las manos. Esta extensa variabilidad es una consecuencia del amplio rango observado en el tamaño de los autores de las huellas. Por la misma circunstancia, los valores de las zancadas son muy diversos, oscilando entre 154,75 cm y 225 cm, en el caso de las huellas de los pies, y entre 154,8 cm y 231,2 cm, en el de las de las manos. Cuando los rastros no presentan irregularidades, se comprueba que las zancadas de pies y manos son semejantes, mientras los pasos de los pies son menores que los de las manos. Las mayores variaciones en los pasos de un mismo rastro se corresponden con los cambios de dirección o con el estrechamiento de los mismos, pudiendo llegar a medir menos de la mitad de un paso normal. Cuando se relaciona la variación de la zancada respecto al tamaño de la huella se ve que oscila, normalmente, entre 3 y 3,5, tanto en el caso de huellas de pies, como en el de las manos; siendo escasas las ocasiones en que adquieren valores inferiores o superiores (2,76-3,59).

Los ángulos de paso de pies y manos adquieren valores acordes con lo esperado para huellas de saurópodos. En el caso de las de los pies, los mismos oscilan entre 98° y 145° (media 129,22°), mientras entre los de las manos varían entre 74° y 115,3° (media 105,63°). Se observa claramente que el AP de los pies es superior al de las manos y que los valores extremos están relacionados con la existencia de pasos y zancadas anómalos (cambios de dirección, disminución de la velocidad...).

La disposición de las huellas en forma de rastros de vía estrecha (anchura interna estrecha) da lugar a que tanto las anchuras de rastro como las amplitudes de rastro sean pequeñas (Ar medias de 20,57 cm para los pies y 36,36 cm para las manos; Lr medias de 95 cm para los pies y 100,89 cm para las manos). Sin embargo, la diferencia de Lr en los rastros de pies y de manos es pequeña, cuando por lo general, en los rastros de vía estrecha, las huellas de las manos son más exteriores que las de los pies.

El cálculo de la altura acetabular (h) se ha efectuado siguiendo el método de ALEXANDER (1976) ya que los valores obtenidos con este método concuerdan más con la distancia glenoacetabular (GA) obtenida tanto directamente como con el método de FARLOW *et al.* (1989) (CASANOVAS *et al.*, 1997). Los valores obtenidos indican que estos animales tenían caderas entre 1,92 m y 2,92 m sobre el suelo y que las distancias glenoacetabulares variaban entre 184,6 cm y 390,4 cm; lo que supone que los coeficientes GA/h (SANTOS, 2003) deducidos alcancen valores entre 0,80 y 1,46. Dentro de esta variación se pueden diferenciar tres grupos que se relacionan bien con los tres creados en el caso del IH: a) GA/h de 1,46; b) GA/h entre 0,94-1,09; c) GA/h entre 1,19-1,29. Los valores de GA y h nos indican que los saurópodos causantes de estas huellas eran de tamaño medio-grande.

La similitud de valores de GA obtenidos a través de la medida directa en los rastros y mediante la aplicación de las relaciones de FARLOW *et al.* (1989) para los tres posibles tipos de andar de estos reptiles (pasos alternantes, alternante evolucionado y amblar) nos indica que el mismo era amblar (el pie y la mano de un mismo lado se apoyan a la vez, tal como lo hacen, hoy día, los elefantes).

Como consecuencia de estas estimaciones, las velocidades de desplazamiento deducidas a través del uso de la relación de ALEXANDER (1976) oscilan entre 2,56 km/h y 3,46 km/h, es decir, valores muy bajos, propios de saurópodos que se desplazaban lentamente, andando.

OTRAS HUELLAS

Dirigidas de norte a sur aparecen, en dos zonas distintas del nivel II, una serie de marcas que podrían pertenecer a cocodrilos. En el primer caso, la huella mejor conservada mide 8 x 19 cm y el paso se estima en 47 cm (figura 16). En el segundo caso, las dos posibles icnitas miden 10 x 19 cm y el paso es algo menor (40 cm). La profundidad de las pisadas es de unos 2 cm en las mejor conservadas (las primeras) y luego disminuye de profundidad. Se observan posibles marcas de dedos dispuestas en forma de abanico. En una



Figura 16. Probable huella de mano de cocodrilo en el yacimiento de Las Cuestas I. Pueden observarse las marcas de dedos cortos y de terminación acuminada. Referencia: 10 cm.

de ellas parecen mostrarse las señales de 5 dedos. Los correspondientes a I y V se oponen (ángulo de 180°). Todas ellas son de dedos semigruesos, con terminación acuminada. Los pares de huellas se disponen con orientación hacia fuera de los posibles rastros. En los dos casos los detalles disminuyen en la 2.^a pisada y luego no parece haber más icnitas. En la primera zona parece haber otra huella antes de la 1.^a, en un hueco de las mismas dimensiones que las demás, pero sin detalles. Si fuera así, habría que pensar en cocodrilos que estaban introduciéndose en el agua (disminución de detalles en manos y desaparición después de las mismas). Toda esta capa está cubierta por grietas de desecación.

En el nivel intermedio se ha cartografiado un rastro (LCU-I-49) con subhuellas pequeñas cuyas características apenas son apreciables por lo que no pueden ser asignadas a ningún tipo concreto de reptil. La mayoría de las subhuellas no permiten ver detalles adecuadamente. Sólo una muestra 4 marcas que parecen corresponder a terminaciones de dedos gruesos y a un posible talón bastante amplio y redondeado.

DISCUSIÓN

El yacimiento de Las Cuestas I es uno de los yacimientos icníticos del Grupo Oncala (Cuenca de Cameros) con mayor número de huellas (592 huellas, hasta el momento). Se caracteriza por la variedad de las mismas (terópodos, ornitópodos, saurópodos y de cocodrilo) y por el elevado número de subhuellas que ha proporcionado.

Se han cartografiado 54 rastros, preponderando las huellas de saurópodos, las cuales, en gran parte, están asociadas a huellas de ornitópodos (ver figura 4).

HUELLAS DE ORNITÓPODOS

Este tipo de icnitas, en general, han sido relacionadas con iguanodóntidos, tanto en Norteamérica como en Europa. Son de tamaño medio y sus características morfométricas son semejantes a las que poseen las asignadas al icnogénero *Iguanodontipus* (SARJEANT *et al.*, 1998). La falta de rastros con huellas verdaderas bien conservadas sólo permite asociarlas a este icnogénero (figura 17), sin saber si corresponden con las de una de las dos icnoespecies existentes (*I. burrey*, *I. billsarjeanti*) o forman parte de una nueva (PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2009).

Dada la longitud de las huellas, el autor de las mismas debió ser un ornitópodo de tamaño medio, muy diferente de los grandes iguanodóntidos graviportales. El registro óseo de este tipo de reptiles durante el Berriasiense es escaso. La presencia en la Península Ibérica, durante el tránsito del Jurásico Superior al Cretácico Inferior, de restos de ornitópodos de tamaño medio pertenecientes a la familia Camptosauridae (MATEUS & ANTUNES, 2001; ANTUNES

& MATEUS, 2003; PEREDA SUBERBIOLA *et al.*, 2006) y la existencia en Europa de representantes de iguanodóntidos, también de tamaño medio (NORMAN, 1980; PAUL, 2008), hace pensar que las huellas de Las Cuestas I fueran ocasionadas por este tipo de reptiles (géneros *Camptosaurus*, *Draconyx*, Iguanodóntidos de pequeño tamaño) (PASCUAL *et al.*, 2009).

Opinión semejante es la propuesta por PÉREZ-LORENTE *et al.* (1997) para las huellas ornitópoda del yacimiento de Las Cerradicas (Galve, España), también de longitud media (unos 25 cm de longitud), cuya autoría podría ser un ornitópodo tipo *Camptosaurus dispar* o *Iguanodon atherfieldensis* [= *Mantellisaurus atherfieldensis* (HOOLEY, 1925), en PAUL (2008)].

Este tipo de huellas es el más común en la Cuenca de Cameros durante el intervalo Titónico-Berriasiense, siendo numerosos los yacimientos del grupo Oncala que las contienen (PASCUAL-ARRIBAS *et al.*, 2009).



Figura 17. Rastro de subhuellas de ornitópodo ICU-I-R41.

HUELLAS DE TERÓPODOS

El yacimiento de Las Cuestas I es uno de pocos yacimientos de Cameros en los que las huellas de terópodos no son las predominantes frente a otros tipos (PÉREZ-LORENTE, 2003, 2005). Además, adolecen de estar muy mal preservadas (figura 18). Ello dificulta la labor de clasificación de las mismas.

En él sobresalen las de tamaño medio-grande cuyo aspecto se asemeja al de las huellas que, en la Cuenca de Cameros, MORATALLA (1993) incluye en el icnogénero *Bueckeburgichnus* (no *Bueckeburgichnus* sensu LOCKLEY *et al.*, 2000); a las encuadradas en el morfotipo VI descrito por FUENTES VIDARTE (1996) en el Cameros soriano; al tipo TE-7 de HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.* (2008); así como a las huellas del yacimiento de Valdegén I (Grupo Oncala, Villar del Río, Soria) estudiadas por HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.* (2006). Fuera de la Cuenca de Cameros, pero en la Península Ibérica, PIÑUELA SUÁREZ (2000) define un



Figura 18. Rastro de huellas de terópodo LCU-I-R24.

morfotipo CM en Asturias, cuyas características se asemejan a las huellas de estudio. Así mismo, podemos contemplar en numerosos yacimientos de Asturias, Portugal y de otras partes de Europa, huellas parecidas bajo la etiqueta de *Megalosauripus* sensu LOCKLEY *et al.* (2000) o *Megalosauropus* sensu KAEVER & LAPPARENT (1974). Sin embargo, la falta de detalles en las huellas no permite decantarse por ninguna de estas posibilidades, si bien podemos relacionarlas, como las del yacimiento de Valdegén I, con *Megalosauripus*.

El resto de las huellas de terópodos, por lo general, menores en tamaño, están erosionadas o mal preservadas por lo que tampoco permiten observar detalles relevantes de ellas, impidiendo que puedan ser clasificarlas adecuadamente. En el Grupo Oncala, se parecen a las huellas del morfotipo IV de FUENTES VIDARTE (1996) y TE-3 de HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.* (2008), existentes en yacimientos como los de La Losa I, La Revilleja o Rebollares III, no atribuidas a ningún icnogénero concreto.

En cuanto al autor de las mismas, resulta su atribución mucho más problemática. Apenas hay restos terópodos de referencia en el Berriasiense. La mayoría de ellos se localizan en capas de edades anteriores o posteriores a ésta. Así, en la Península Ibérica, géneros que han proporcionado restos se confinan en el Jurásico Superior de Portugal: *Ceratosaurus* (MATEUS & ANTUNES, 2000a), *Torvosaurus* (MATEUS & ANTUNES, 2000b), *Lourinbanosaurus* (MATEUS, 1998), *Allosaurus* (PÉREZ MORENO *et al.*, 1999) y *Aviatyrannis* (RAUHUT, 2003). En España, los restos son mucho más escasos. Del Jurásico Superior y del tránsito Jurásico-Cretácico se han citado: dientes de *Megalosaurus* y de Allosauroidea (ROYO-TORRES *et al.*, 2009), así como restos aislados de Dromaeosauridae, Ceratosauria, Allosauroidea y Coelurosauria (CANUDO & RUIZ-OMEÑACA, 2003).

MORATALLA (1993) asocia las huellas de *Bueckeburgichmus* a *Megalosaurus* (BUCKLAND, 1824), *Barionyx* (CHARIG & MILNER, 1986), *Ceratosaurus* o *Allosaurus*. LOCKLEY *et al.* (2000) relacionan las huellas de *Megalosauripus* con Megalosauridae, sin precisar.

Por nuestra parte, dada la secuencia sedimentaria en que se sitúa el yacimiento (Titónico-Berriasiense) creemos que los autores de las huellas de Las Cuestas I deben estar relacionados con terópodos que vivieron al final del Jurásico Superior en la Península Ibérica. En este período de tiempo, la fauna Ibérica era una mezcla de elementos europeos, norteamericanos y endémicos, cuya presencia puede justificarse tanto por dispersión, como por evolución vicariante y endemismo (CANUDO, 2009). Por ello, las huellas más grandes y mejor conservadas las relacionamos con miembros de las familias Megalosauridae y/o Ceratosauridae (preferentemente esta última, dado el tamaño de las icnitas).

En cuanto a las huellas menores, poco se puede decir de ellas dado el mal estado de preservación que muestran. Pudieron ser originadas por las especies anteriormente mencionadas aunque de ontogenia más juvenil; pero también es posible que lo fueran por terópodos de menor tamaño, mucho más gráciles. Dada la morfología de las mismas y las cualidades de sus rastros, creemos más probable la segunda opción. En este caso, dado el registro óseo

existente para este período de tiempo, los autores de estas huellas habría que buscarlos en representantes del Infraorden Coelurosauria.

HUELLAS DE SAURÓPODOS

Este tipo de huellas son las últimas en ser reconocidas y citadas en la Cuenca de Cameros, no haciéndose mención de ellas hasta finales de los años ochenta (CASANOVAS *et al.*, 1989). Dentro del Grupo Oncala, fueron reconocidas por primera vez por FUENTES VIDARTE (1996). Hoy en día llegan a ser más numerosas que las de ornitópodos (HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.*, 2008).

Todas las huellas de saurópodos de Las Cuestas I presentan una morfología muy similar, variando sólo sus valores morfométricos y el tipo de rastro.



Figura 19. Rastro de saurópodo de vía estrecha, LCU-I-R17.

Generalmente, forman rastros de vía estrecha (FARLOW, 1992) (figura 19), aunque en algunos casos (rastro LCU-I-R37 y quizás 14 y 29) se pueden considerar de vía intermedia (ROMANO *et al.*, 2007). Este hecho no influye mucho, en este caso, a la hora de agruparlos, pues, como señala HENDERSON (2006), existe la posibilidad de que saurópodos de más de 12 t de peso y centro de masas alejado de la cintura pelviana produjeran rastros de vía ancha, mientras los de menor envergadura ocasionaran rastros estrechos.

Gran parte de los icnogéneros de huellas de saurópodos están íntimamente relacionados con el tipo de vía que muestran sus huellas. *Breviparopus* y *Parabrontopodus* son representantes de los rastros de vía estrecha (FARLOW, 1992; LOCKLEY *et al.*, 1994b), mientras *Brontopodus* lo es de los de vía ancha (FARLOW, 1992). Muestras de ambos tipos de rastros existen en el Grupo Oncala, donde se han definido dos icnoespecies nuevas: *Parabrontopodus distercii* (MEIJIDE-FUENTES *et al.*, 1999, 2001) y *Brontopodus oncalensis* (FUENTES VIDARTE *et al.*, 2004). En este caso, las semejanzas con las huellas de Las Cuestas I debemos buscarlas entre los icnogéneros del primer tipo.

El rastro mejor conservado (LCU-I-R37; PASCUAL *et al.*, 2008), perteneciente al 2.º grupo de IH, posee huellas que se asemejan mucho a *Parabrontopodus* (LOCKLEY *et al.*, 1994b), pero el índice de heteropodia es menor y sus huellas aparecen en rastros de vía intermedia. Aunque el IH es del orden del de las huellas de *Breviparopus*, el tamaño de los pies, su forma, la presencia de marcas de uñas en cuatro dedos, así como la morfología de las huellas de las manos son diferentes. Por estos motivos se ha considerado perteneciente a un nuevo icnogénero (PASCUAL *et al.*, 2008), todavía por definir.

Dentro de la Cuenca de Cameros, las huellas más parecidas a las de Las Cuestas I (especialmente a las del 2.º grupo IH) son las del yacimiento riojano de Las Navillas (Grupo Enciso) (CASANOVAS *et al.*, 1995). Aunque han sido incluidas en el icnogénero *Breviparopus*, la forma general y el IH son semejantes. Desgraciadamente son huellas producidas sobre sedimento muy blando, por lo que muchos de sus caracteres no pueden compararse con las huellas sorianas.

En el Grupo Oncala, las huellas del 2.º grupo de IH se asemejan, por la forma, a las que contiene el nivel XIII del yacimiento de Miraflores I (LATORRE MACARRÓN *et al.*, 2006). En este caso, la diferencia de IH se debe al desmoronamiento hacia el interior de las rebabas, sobre todo en las huellas de las manos. También comparten forma y tipo de rastro (ligeramente intermedio; ROMANO *et al.*, 2007) con las huellas del yacimiento de Salgar de Sillas (*Parabrontopodus distercii* de MEIJIDE-FUENTES *et al.*, 2001; Morfotipo IV de CASTAÑERA *et al.*, 2010). La mayor diferencia, en este caso, se debe al gran tamaño de estas últimas. La falta de detalles en estas huellas no permite una mayor comparación.

El rastro LCU-I-R19 tiene un índice de heteropodia entre 4-5 (1.º grupo de IH) y muestra huellas en rastro de anchura interna estrecha, propio de icnogéneros que proliferaron en el Jurásico Superior, tales como *Parabrontopodus* y

Breviparopus. Aunque la falta de detalles no permite asignarlo a una icnoespecie concreta se puede considerar *Parabrontopodus* sp., pues la forma y tamaño de las huellas es similar a las de este icnogénero. Hay que señalar que este tipo de rastro saurópodo sólo aparece en el nivel inferior, donde no hay más pisadas de este tipo de dinosaurios.

En cuanto a los rastros con IH tipo 3.º pudieran ser una variación del 2.º grupo de IH como consecuencia de aparecer, en muchos casos, como subhuellas; aunque no se descarta que puedan pertenecer a otro icnogénero ya que todas ellas poseen, además de un índice de heteropodia diferente (en torno a 2,3, mientras en el 2.º grupo es de aproximadamente 3), un índice GA/h (SANTOS, 2003) homogéneo (1,19-1,31) y también diferente al del 2.º grupo de IH (entre 0,80-1,09). Por otra parte, la falta de estudios sobre dimorfismo sexual en saurópodos no permite saber si estas variaciones pueden o no asociarse al paso de machos y hembras de una misma especie, por el yacimiento.

La determinación del autor de estas huellas es difícil, como ocurre con los otros tipos de huellas, tanto por el estado de conservación de las huellas como por la falta de restos de estos dinosaurios en el registro fósil en la época en que se formaron. En el caso del rastro LCU-I-R37 su autor se considera integrante del clado Macronaria no Titanosauriforme (PASCUAL *et al.*, 2008), teniendo en cuenta el tipo de anchura interna de rastro que muestran sus huellas y IH de las mismas, así como la preponderancia de los primeros en el tránsito Jurásico-Cretácico y de los segundos en la parte final del Cretácico Inferior (MORATALLA, 2008). Aunque no se tienen datos tan concretos para el resto de los rastros del grupo con IH tipo 2.º se asimilan al mismo tipo de autor.

Las huellas de saurópodos con IH y de GA/h de tipo 3.º podrían relacionarse con un saurópodo del mismo clado que las huellas con IH de tipo 2.º. No se puede saber si fueron ocasionados por saurópodos de la misma especie (hembras, machos) o de diferentes género y/o especie. Tanto en este caso, como en el anterior, no se descarta la posibilidad de que los rastros fueran originados por miembros del nuevo clado Laurasiformes (ROYO-TORRES *et al.*, 2006; ROYO-TORRES, 2009), con saurópodos que no pueden incluirse ni entre los Titanosauriformes, ni relacionarse con *Camarasaurus*, aunque se desconoce cuál es el IH en los mismos y si serían capaces de ocasionar rastros de anchura interna estrecha o ancha.

En el caso del rastro LCU-I-R19, el autor de sus huellas debe corresponder con géneros de saurópodos capaces de crear rastros con anchura interna estrecha (vía estrecha). En general, este tipo de rastros se han relacionado con diplodocoideos (WRIGHT, 2005), cuyas características los hacen candidatos idóneos para formar este tipo de rastros (HENDERSON, 2006), aunque no se descartan otros posibles autores. Hay que resaltar que la relación GA/h (SANTOS, 2003) en este rastro es muy elevada (1,46) lo que apoya, una vez más, su relación con saurópodos de la superfamilia Diplodocoidea.

PALEOAMBIENTE

El predominio en el yacimiento de subhuellas (figura 20) presupone que el ambiente en el que vivieron estos reptiles debió favorecer su formación y conservación, mientras colaboró en la destrucción de las huellas verdaderas. Tales ambientes requieren lugares encharcados, que periódicamente se secan, recibiendo aportes intermitentes de sedimentos muy finos que se depositaban en capas de poco espesor. Cuando estas capas se mantenían suficientemente húmedas, la presión de los autópodos de los dinosaurios originaba al mismo tiempo huellas verdaderas y subhuellas (figura 7). El movimiento



Figura 20. Rastro de huellas mixtas LCU-I-1. Puede verse como sólo se marca bien la parte distal del dedo III y algo peor la del dedo II, mientras la parte de subhuella apenas se aprecia. Casi paralelos, pero en sentido contrario, se ven los rastros de huellas terópodos LCU-I-R2 y 3.

del agua, en ocasiones, ayudaría al desmoronamiento de las recién creadas huellas y en otras a su erosión.

Cuando se analizan las capas, la presencia de abundante materia orgánica en las mismas y el hallazgo, así mismo, de restos de vegetales nos indican que estas zonas debieron estar encharcadas y que en ellas crecía abundante vegetación de la que posiblemente se alimentaban tanto ornitópodos como saurópodos. Al amparo de estos parajes con agua poco profunda, se desarrollaban otros reptiles, como cocodrilos (posibles huellas aisladas) y tortugas (sin huellas en el yacimiento, pero sí en otros de paleoambientes similares, como el de Valles de Valdelalosa) (HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.*, 2008). La presencia de terópodos, documentada por las huellas, en la mayor parte de los casos con direcciones no concordantes con las de los dinosaurios herbívoros, no permite deducir si ocasionalmente pasaron por allí o vivían en los alrededores, alimentándose de ornitópodos, saurópodos pequeños u otros animales.

CONCLUSIONES

El yacimiento de Las Cuestas I se ha revelado como uno de los más importantes de los del Grupo Oncala (TISCHER, 1966), tanto por el número de huellas como por la variedad de las mismas. Aunque preponderan las de saurópodos, no menos importantes son las de ornitópodos y terópodos.

Las huellas de ornitópodos y terópodos presentan poca variedad, considerándose propias del icnogénero *Iguanodontipus* y formas relacionadas con *Megalosauripus*, respectivamente. Los autores de las mismas se asocian a miembros de las familias Camptosauridae-Iguanodontidae y Megalosauridae-Ceratosauridae.

Las huellas de saurópodos, aunque similares en forma, pueden pertenecer quizás a tres icnogéneros, generalmente de vía estrecha: uno relacionado con *Parabrontopodus* y dos nuevos, todavía no definidos. Sus autores pueden pertenecer a géneros de los clados Macronaria o Laurasiformes, y de la superfamilia Diplodocoidea.

La zona pudo estar transitada, además, por cocodrilos, comunes en estos ambientes de llanuras encharcadas que dominaban esta zona de la Cuenca de Cameros en el Berriasiense (PASCUAL *et al.*, 2005).

La gran abundancia de subhuellas observada en el yacimiento es una consecuencia de las especiales condiciones de sedimentación, regida por el depósito de finas capas de limos arenosos en zonas encharcadas, que periódicamente se secaban y en las que crecía abundante vegetación. En estas condiciones, la conservación de subhuellas se ve favorecida respecto a las huellas verdaderas, que con más facilidad eran totalmente destruidas o erosionadas. Esta desproporción en el número de subhuellas frente a la de huellas verdaderas nos indica que las mismas se produjeron, principalmente, cuando el suelo estaba encharcado o con una reducida capa de agua.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León su colaboración, así como a los correctores anónimos del texto por sus sugerencias, que han contribuido a mejorar el 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.
- 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.
- BUCKLAND, W. (1824): Notice on the *Megalosaurus*, or great fossil lizard of Stonesfield. *Trans. Geol. Soc. London*, **2** (1): 390-396.
- CÁMARA RUPELO, P. & DURÁNTEZ ROMERO, O. (1981): *Enciso. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja 280 (23-12)*. Mapa geológico y memoria, 28 pp.
- CANUDO, J. I. (2009): Dinosaurios ibéricos, final del Jurásico y la Formación Morrison. *Zubia*, **27**: 53-80.
- CANUDO, J. L. & RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2003): *Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo aves) en España. In: Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Fundación Patrimonio Paleontológico de la Rioja: Instituto de Estudios Riojanos, pp. 347-374.
- CASANOVAS, M. L.; FERNÁNDEZ, A.; PÉREZ-LORENTE, F. & SANTAFÉ, J. V. (1989): Huellas de dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevilla, La Senoba y de la Virgen del Campo. *I. E. R. Ciencias de la Tierra*, **12**: 1-190.
- CASANOVAS, M. L.; FERNÁNDEZ, A.; PÉREZ-LORENTE, F. & SANTAFÉ, J. V. (1995): Icnitas de terópodos y saurópodos del yacimiento de Las Navillas (La Rioja, España). *In: Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos Yacimientos* (coord. PÉREZ-LORENTE, F.). *Ciencias de la Tierra*, **18**: 33-45.
- CASANOVAS, M. L.; PÉREZ-LORENTE, F. & SANTAFÉ, J. V. (1997): Sauropod trackways from the site El Sobaquillo (Munilla, La Rioja, España) indicate amble walking. *Ichnos*, **5**: 101-107.
- CASTANERA, D.; BARCO, J. L.; CANUDO, J. I. & PASCUAL, C. (2010): Aproximación a la diversidad de morfotipos de icnitas de saurópodo en la Aloformación Huérteles (Berriasiense) en Soria (España). *VIII EJJIP. Enciso (La Rioja)*. *Cidaris*: 91-98.
- CHARIG, A. J. & MILNER, A. C. (1986): *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature*, **324**: 359-361.

- DUTUIT, J. M. & OUAZZOU, A. (1980): Découverte d'une piste de dinosaure sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mém. Soc. Géol. France, Nouv. Sér.* **139**: 95-102.
- FARLOW, J. O. (1992): Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records. *Zubía*, **10**: 89-138.
- FARLOW, J.; PITTMAN, J. G. & HAWTHORNE, J. M. (1989): *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous sauropod footprints from de U.S. Gulf Coastal Plain. In: *Dinosaur tracks and traces* (edits. GUILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G.). Cambridge Univ. Press, pp. 371-394.
- 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.; MEJIDE CALVO, M.; MEJIDE-FUENTES, F. & MEJIDE-FUENTES, M. (2004): Rastro de un dinosaurio saurópodo en el Weald de Soria (España). *Brontopodus oncalensis* nov. icnsp. *Celtiberia*, **98**: 501-515.
- 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. Complut. 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.
- HAUBOLD, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. *Handbuch der Palaeoberpetologie*, **18**: 101-124.
- HENDERSON, D. M. (2006): Burly gaits: centers of mass, stability, and the trackways of sauropod dinosaurs. *J. Vert. Paleont.*, **26**: 907-921.
- HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; PASCUAL-ARRIBAS, C.; LATORRE MACARRÓN, P. & SANZ PÉREZ, E. (2006): Huellas de terópodos y pterosaurios en el yacimiento de Valdegén I (Villar del Río, Soria, España). *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno. Salas de los Infantes, Burgos*: 253-271.
- 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.
- HOOLEY, R. W. (1925): On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov. *Quart. Jour. Geol. Soc.*, **81**: 1-60.
- ISHIGAKI, A. & MATSUMOTO, Y. (2009): "Off-Tracking" - like phenomenon observed in the turning sauropod trackway from the Upper Jurassic of Morocco. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, **8**: 1-10.
- KAEVER, M. & LAPPARENT, A. F. DE (1974): Les traces de pas de dinosaures du Jurassique de Barkhausen (Basse Saxe, Allemagne). *Bull. Soc. Geol. France*, **16**: 516-525.
- LATORRE MACARRÓN, P.; PASCUAL-ARRIBAS, C.; SANZ PÉREZ, E. & HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. (2006): El yacimiento con huellas de saurópodos de Miraflores I, Fuentes de Magaña (Soria, España). *Actas III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes, Burgos*: 273-296.
- LEONARDI, G. (1979): New archosaurian trackways from the Rio do Peixe Basin, Paraíba. Brazil. *Ann. Univ. Ferrara*, **5**: 239-249.

- LOCKLEY, M. G.; FARLOW, J. O. & MEYER, C. A. (1994b): *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide –and narrow– gauge sauropod trackways. *Gaia*, 10: 135-145.
- LOCKLEY, M. G.; HUNT, A. P.; MORATALLA, J. J. & MATSUKAWA, M. (1994a): Limping dinosaurs? Trackway evidence for abnormal gaits. *Ichnos*, 5: 193-202.
- LOCKLEY, M. G. & MEYER, C. (2000): *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press, New York, 323 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.
- MAS, J. R.; ALONSO, A. & GUIMERÁ, J. (1993): Evolución tectosedimentaria de una Cuenca extensional intraplaca: La Cuenca finijurásica-eocretácica de Los Cameros (La Rioja-Soria). *Rev. Soc. Geol. España*, 6 (3-4): 129-144.
- MAS, J. R.; GUIMERÁ, J. & ALONSO, A. (1997): Evolution of mesozoic intraplate extensional basin: the Cameros Basin (North Spain). *Annual Meeting of IGCP Project n.º 369 Comparative Evolution of PeriThethyan Rift Basins*, 1: 33-36.
- MATEUS, O. (1998): *Lourinbanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic Allosauroid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinhã (Portugal). *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*, 37: 111-124.
- MATEUS, O. & ANTUNES, M. T. (2000a): *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. *Livro de Resumos do I Congresso Ibérico de Paleontologia*: 115-117.
- MATEUS, O. & ANTUNES, M. T. (2000b): *Ceratosaurus* (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. *31st International Geological Congress, Abstract Volume, Rio de Janeiro*: 1 p.
- MATEUS, O. & ANTUNES, M. T. (2001): *Draconyx loureiroi*, a new Camptosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Lourinha, Portugal. *Annales Paleontol.*, 87 (1): 61-73.
- MEJIDE-FUENTES, M.; FUENTES VIDARTE, C. & MEJIDE CALVO, M. (1999): Primeras huellas de saurópodos en el Weald de Soria (España). *Parabrontopodus distercii*, nov. ichnoesp. *I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno. Salas de los Infantes, Burgos*: 23.
- MEJIDE-FUENTES, F.; FUENTES VIDARTE, C. & MEJIDE CALVO, M. (2001): Nueva icnoespecie para el Weald de la Comarca de Cameros *Parabrontopodus distercii*. *Actas I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de los Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes (Burgos)*: 407-415.
- 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 Univ. Autónoma. Madrid. Mem. Inédita, 727 pp.
- MORATALLA, J. J. (2008): The story of the Cameros Basin dinosaurs (Lower Cretaceous, Spain) written in their tracks. *Geophysical Research Abstracts*, 10: 2 pp.
- MORATALLA, J.; SANZ, J. L. & JIMÉNEZ, S. (1997): *Dinosaurios en La Rioja. (Guía de yacimientos paleoicnológicos)*. Iberdrola. Narrativa Mira, 115, 175 pp.
- NORMAN, D. B. (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mém. Inst. R. Sci. Natur. Belgique*, 178: 1-97.

- PASCUAL, C.; LATORRE, P. & SANZ, E. (2002): Huellas de ornitópodo en las Fuentes de San Pedro (Soria). *Celtiberia*, **94**: 179-190.
- PASCUAL-ARRIBAS, C.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; LATORRE MACARRÓN, P. & SANZ PÉREZ, E. (2005): Nuevo rastro de icnitas de cocodrilo en la Aloformación Huérteles de la Cuenca de Cameros. Yacimiento del Barranco de Valdelavilla (Valdelavilla, Soria, España). *Stud. Geol. Salmant.*, **41**: 77-91.
- 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.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; LATORRE MACARRÓN, P. & SANZ PÉREZ, E. (2009): El icnogénero *Iguanodontipus* en el yacimiento de "Las Cuestas I" (Santa Cruz de Yanguas, Soria, España). *Stud. Geol. Salmant.*, **45** (2): 105-128.
- PAUL, G. S. (2008): A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, **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 MORENO, B. P.; CHURE, D. J.; PIRES, C.; MARQUES DA SILVA, C.; DOS SANTOS, V.; DANTAS, P.; POVOAS, L.; CACHÃO, M.; SANZ, J. L. & GALOPIN DE CAVALHO, A. M. (1999): On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental species. *J. Geol. Soc. London*, **59**: 449-452.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2003): Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (edit. PÉREZ-LORENTE, F.). Inst. Est. Riojanos, Logroño, 26-29 noviembre 2002. *Ciencias de la Tierra*, **26**: 49-108.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2005): La distribución de yacimientos y de tipos de huellas de dinosaurio en la cuenca de Cameros (La Rioja, Burgos, Soria, España). *Zubía*, **14**: 191-210.
- PÉREZ-LORENTE, F.; 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.
- PÉREZ-LORENTE, F.; ROMERO-MOLINA, M. M.; REQUETA LOZA, E.; BLANCO, M. & CARO, S. (2001a): Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. *Ciencias de la Tierra*, **24**: 102 pp.
- PÉREZ-LORENTE, F. & ROMERO-MOLINA, M. M. (2001b): Icnitas terópodos del Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Zubía*, **19**: 115-138.
- PIÑUELA SUÁREZ, L. (2000): *Icnitas de dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, morfología e interpretación*. Tesina de Licenciatura. Univ. Oviedo. 63 pp.
- RAUHUT, O. W. M. (2003): A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, **46** (5): 903.
- REQUETA LOZA, R. E.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. & PÉREZ-LORENTE, F. (2008): La Pellejera: descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento icnológico de La Rioja (España). *Zubía*, **18-19**: 21-114.

- ROMANO, M.; WHYTE, M. A. & JACKSON, S. J. (2007): Trackway ratio: A new look at trackway gauge in the analysis of quadrupedal dinosaur trackways and its implications for ichnotaxonomy. *Ichnos*, 14 (3-4): 257-270.
- ROMERO, M. M.; PÉREZ-LORENTE, F. & RIVAS, P. (2003): Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (edit. PÉREZ-LORENTE, F.). Inst. Est. Riojanos, Logroño, 26-29 noviembre 2002. *Ciencias de la Tierra*, 26: 13-32.
- ROYO-TORRES, R. (2009): El dinosaurio de Peñarroya de Tastavins (Teruel, España). *Instituto de Estudios Turolenses, Monografías Turolenses*, 6: 548 pp.
- ROYO-TORRES, R.; COBOS, A. & ALCALÁ, L. (2006): A giant european dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314, 5807: 1925-1927.
- ROYO-TORRES, R.; COBOS, A. & ALCALÁ, L. (2009): Diente de un gran dinosaurio terópodo (Allosauroidea) de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Riodeva (España). *Estudios Geológicos*, 65 (1): 91-99.
- SANTOS, V. F. (2003): *Pistas de dinosaurio no Jurássico-Cretácico de Portugal. Considerações paleobiológicas e palaeoecológicas*. Tesis doctoral. Univ. Autón. Madrid (inédita), 366 pp.
- SANZ, 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.
- SCHUDACK, U. & SCHUDACK, M. (2009): Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of de Iberian Chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35: 141-168.
- THULBORN, R. A. (1990): *Dinosaur tracks*. Chapman & Hale, London, 440 pp.
- TISCHER, G. (1966): Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beib. Geol. Jahrb.*, 44: 123-164.
- WRIGHT, J. L. (2005): Steps in understanding sauropod biology: the importance of sauropod tracks. In: *The Sauropods. Evolution and Paleobiology* (edits. CURRY ROGERS, K. A. & WILSON, J. A.). University of California Press, pp. 252-284.