

POSIBLES HUELLAS DE CRÍAS DE TERÓPODO EN EL YACIMIENTO DE VALDEHIJUELOS (SORIA, ESPAÑA)

[Possible baby theropod tracks at the Valdehijuelos tracksite (Soria, Spain)]

Carlos PASCUAL-ARRIBAS (*)

Nieves HERNÁNDEZ-MEDRANO (**)

(*) Real, 65. 42002 Soria (Soria). Correo-e: capascual-1@telefonica.net

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

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2011-05-30) (FECHA DE ADMISIÓN: 2011-07-15)

BIBLID [0211-8327 (2011) 47 (1); 77-110]

RESUMEN: El yacimiento con huellas de dinosaurios de Valdehijuelos (Soria, España) ha proporcionado, en diversas placas aisladas, un número significativo de huellas diminutas de terópodos, junto a otras semejantes de mayor tamaño. Sus características morfométricas y relaciones asociadas las diferencian de las de los icnogéneros *Grallator*, *Anchisauripus* y *Eubrontes*, cuya morfología es relativamente similar y cuyo tamaño, en algunos casos (*Grallator*), es también pequeño. Sin embargo, muestran gran parecido con las huellas de tamaño superior que las acompañan, por lo que se supone que pudieran ser de crías de los autores de las grandes.

Palabras clave: Cuenca de Cameros, Berriasiense, huellas de crías, terópodos.

ABSTRACT: The Valdehijuelos tracksite (Soria, Spain) has provided, in several isolated plaques, a significant number of tiny theropod footprints, between others with bigger size. The associated morphometric characteristics and relationships make them different from those of *Grallator*, *Anchisauripus* and *Eubrontes* ichnogenus, whose morphology is relatively similar and whose size, in some cases (*Grallator*), is also small. However, they appear to be quite similar to the big tracks around so it could be supposed to be the baby of the big trackmakers.

Key words: Cameros Basin, Berriasian, baby tracks, theropods.

INTRODUCCIÓN

Hace unos años, como consecuencia del desarrollo de la concentración parcelaria en la provincia de Soria, se construyeron nuevos caminos agrícolas en la comarca de “Tierras Altas”. En la localidad de La Laguna, en el paraje denominado Valdehijuelos, al abrir uno de estos caminos se cortaron varias capas del Grupo Oncala. Entre los escombros pudimos rescatar una serie de lajas sueltas con huellas de dinosaurio, en un estado de conservación excepcional. En el momento del hallazgo, la zona afectada fue examinada exhaustivamente, pero hoy en día las cunetas del camino se encuentran cubiertas por balasto.

Las huellas encontradas son tridáctilas, claramente terópodas y de tamaño sumamente pequeño (5,73 cm de longitud media) (HERNÁNDEZ MEDRANO *et al.*, 2008a, b). Junto a ellas aparecieron restos de otras huellas tridáctilas incompletas, pero más grandes y de morfología parecida.

Ícnitas de terópodos de dimensiones tan reducidas son muy escasas a escala mundial. Las más pequeñas, hasta ahora, corresponden a hallazgos aislados, no nominados, efectuados en Corea del Sur y Reino Unido (entre 1,27-1,51 cm y 1,78 cm de longitud, respectivamente). Huellas de longitud ligeramente superior fueron encontradas en las formaciones del Cretácico inferior de Corea y China: *Minisauripus chuanzhuensis* (2,5-6 cm; ZHEN *et al.*, 1995), *Minisauripus zhenshuonani* (1,6-2,5 cm; LOCKLEY *et al.*, 2008b) y *Grallator emiensis* (2 cm; ZHEN *et al.*, 1995).

Más abundantes son las ícnitas de tamaño comprendido entre 4-20 cm, como las de los icnogéneros *Grallator* y *Anchisauripus*, del grupo GAE, y *Wildeichnus* (CASAMIQUELA, 1964). Las dos primeras tienen amplia distribución mundial durante el tránsito Triásico superior-Jurásico inferior, siendo especialmente numerosas en la costa este de Norteamérica (HAUBOLD, 1984; OLSEN *et al.*, 1998); *Wildeichnus* pertenece a la formación La Matilde del Jurásico Medio de Argentina. En la Península Ibérica se conocen las huellas pequeñas del Jurásico superior de Asturias, de morfología “grallatoride” (LOCKLEY *et al.*, 2008a) o las registradas en la Cuenca de Cameros en el Grupo Oncala (*Kalobipus bretunensis*, FUENTES VIDARTE & MEJIDE CALVO, 1998) y en el Grupo Enciso [yacimientos de Peñaportillo, VIERA *et al.* (1984), y El Villar-Poyales, CASANOVAS *et al.* (1992, 1993); PÉREZ-LORENTE & ROMERO MOLINA (2001) señalan que las polémicas huellas del yacimiento de Valdebrajes, consideradas por otros como ornitópodas, pudieran ser terópodas, en cuyo caso serían las más pequeñas en este grupo].

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer este singular hallazgo del yacimiento de Valdehijuelos, describir las huellas, reconocer a sus potenciales autores y establecer la posibilidad de que pertenezcan a individuos muy jóvenes (crías) de terópodos.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

El yacimiento de Valdehijuelos se localiza a apenas 450 m de la localidad de La Laguna (Soria) (coordenadas UTM: x = 547.594; y = 4.656.613; altitud = 1.208 m; M.G.N. a escala 1:50.000, n.º 280, Enciso) (Fig. 1). Las huellas aparecen en lajas pequeñas de roca que han sido depositadas en el Museo Numantino de Soria (España) y registradas con las siglas MNS-2005/111-1 a 14.

Gran parte de las placas encontradas en el yacimiento están compuestas por la acumulación de capas limoarenosas, ligeramente carbonatadas, de 1-2 cm de potencia (espesor total de unos 6 cm), excepto la de la base que apenas alcanza 1-2 mm. Es en esta fina capa de la base donde pueden verse las huellas en forma de contramoldes que muestran los más mínimos detalles de los pies que las originaron. Las icnitas se formaron sobre una capa de limo arenoso muy fino y con humedad relativamente alta (no saturada) lo que permitió que, aun con poco peso, los terópodos dejaran improntas bastante fidedignas de la morfología de sus pies. Además, tuvo que transcurrir poco tiempo antes de ser cubiertas por la finísima capa de limo de 1-2 mm, que las preservó de una posterior destrucción. Depósitos en régimen de muy baja energía se producen actualmente en zonas semiáridas, al comienzo de la estación húmeda, durante el encharcamiento y la inundación de las llanuras.

En otras lajas más delgadas, de color más grisáceo, pero con organización interna similar (excepto que carecen de la capita inferior de 1-2 mm), aparecen también icnitas muy pequeñas de dinosaurios, tanto en forma de contramoldes como de huellas verdaderas. Ello hace pensar que pertenecen a niveles diferentes, pero originadas en ambientes semejantes.

Todas las capas con icnitas pertenecen al Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros. Más concretamente, forman parte de la unidad IVb de la Aloformación Huérteles (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992), que se acumuló durante la tercera secuencia de depósito de relleno de la Cuenca (DS3, MAS *et al.*, 2003). Los pocos restos con relevancia bioestratigráfica encontrados hasta ahora apuntan hacia una edad Berriasiense medio-superior (MARTIN I CLOSAS & ALONSO, 1998; SCHUDACK & SCHUDACK, 2009).

El ambiente de depósito corresponde a una llanura tipo playa-lake, frecuentemente encharcada (presencia de ripple marks), situación que alternaba con períodos de gran sequedad (abundancia de grietas de desecación). Muchos de los aportes sedimentarios se producían en las épocas de inundación, pues parece que no existía una red fluvial bien jerarquizada (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992).

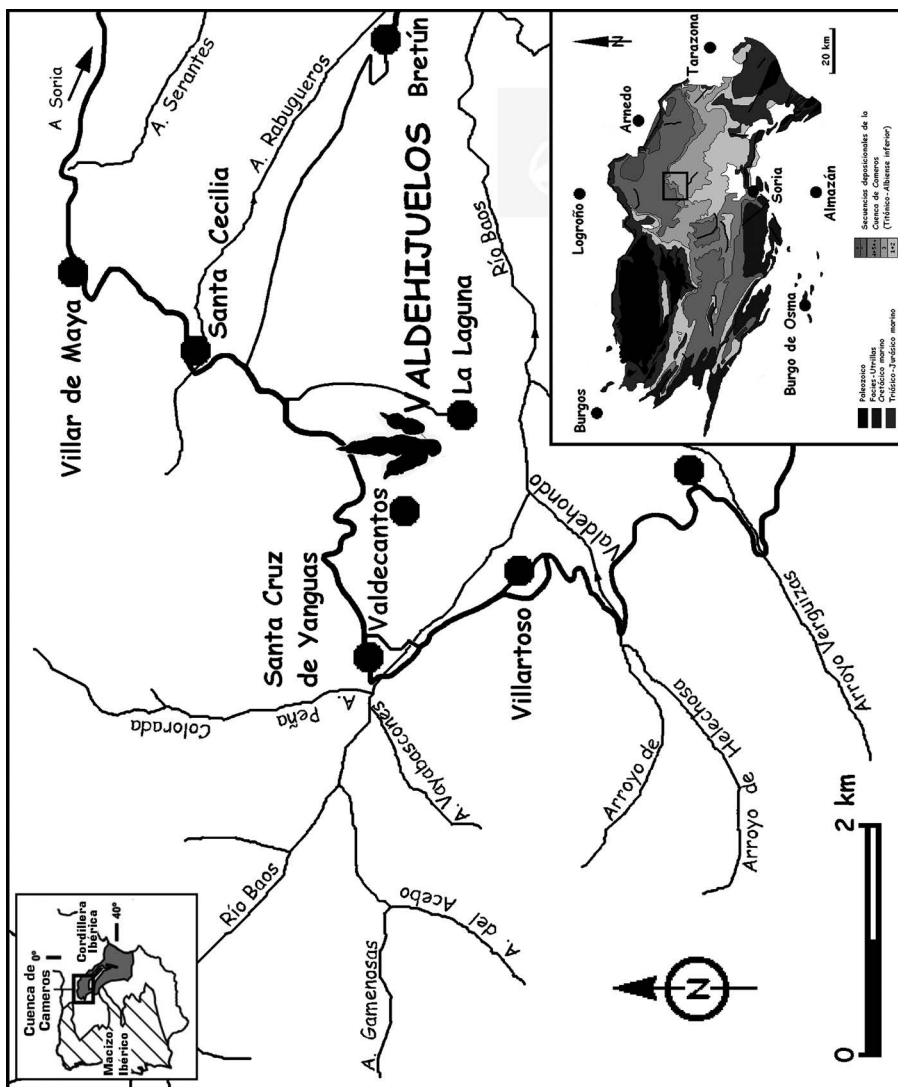


Fig. 1. Localización del yacimiento icnítico de Valdehijuelos (Soria, España).

METODOLOGÍA

Diferenciar los diversos tipos de huellas de terópodos es difícil. Por ello, se ha tratado de precisar elementos en ellas para distinguir grupos con los que definir icnogéneros e icnoespecies. Sin embargo, aun así, el estado de conservación o las condiciones de impresión no permiten hacerlo siempre. Además, no existe unanimidad sobre el valor de los criterios utilizados. Como consecuencia, la comparación entre los tipos de huellas terópodas se complica pues no se utilizan todas esas pautas en sus descripciones. Por este motivo, vamos a utilizar gran parte de los criterios recopilados por LOCKLEY (2000), así como los últimamente señalados por CLARK *et al.* (2005) y MORENO (2005) (Fig. 2):

- Longitud (L) y anchura (A) de pie y la relación derivada (L/A). La relación $(L-A)/A = L/A - 1$ es similar a la anterior (PÉREZ-LORENTE, 1996).
- Longitud total de los dedos (LII, LIII, LIV) y relaciones derivadas (LIII/LII; LIII/LIV).
- Distancia entre las partes distales de los dedos II y IV, excluyendo marcas de las uñas (Fs), longitud de la huella sin contar la uña del dedo III (FL) y relación derivada (Fs/FL).
- Proyección del dedo III total (Te) y sin la uña del dedo III (Ts), así como relaciones derivadas: $(L-Te)/A$, Te/A . Ts/Fs es comparable a Te/A .
- Anchura de los dedos (AII, AIII, AIV).
- Ángulos interdigitales $II \wedge III$, $III \wedge IV$ y divaricación total $II \wedge IV$.
- Ángulo comprendido entre las partes distales de las últimas almohadillas de los dedos II, III y IV ().
- Distancia talón-hipes (K y M son las distancias entre el talón y los hipos medio y lateral, respectivamente) y relaciones derivadas (L/K y L/M). Estas relaciones son comparables al índice de leptodactilia (para ver la relación entre ambas, consultar PÉREZ-LORENTE, 1996).
- Presencia o ausencia de impresiones de almohadillas y relaciones derivadas $III2/IV1$ y $II3/II2$.
- Distancia entre el borde posterior del dedo III y el final del talón (), y relación derivada $/L$.
- Presencia o ausencia de señales de las uñas.
- Forma de los dedos.
- Presencia o ausencia de indentaciones.

Las medidas de longitud se han realizado utilizando un pie de rey, dada la pequeñez de gran parte de las huellas. Algunos valores, como K, M, L/K y L/M... no se plasman en la Tabla I para evitar hacerla demasiado extensa. Sin embargo, se han tenido en cuenta a la hora de clasificar las huellas como propias de terópodos. Los ángulos interdigitales se han determinado a partir de los ejes de las huellas de los dedos.

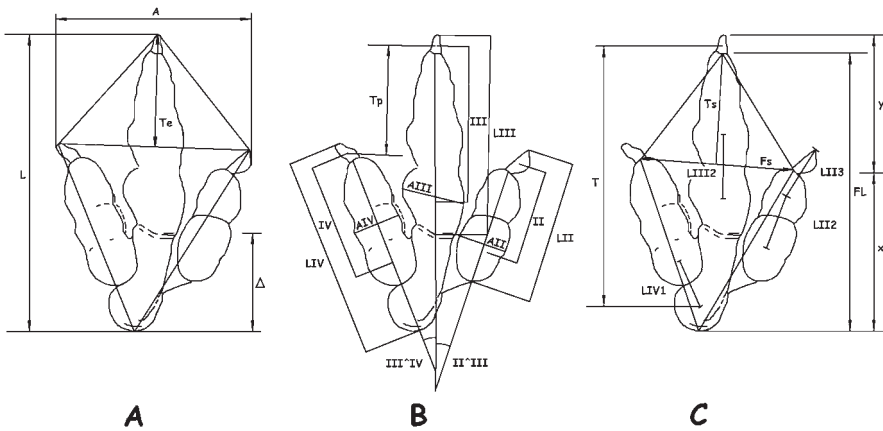


Fig. 2. Medidas principales realizadas en las huellas del yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España).

A la hora de discriminar entre morfologías parecidas se ha utilizado un análisis con “landmarks”, según los criterios de CLARK & BRETT-SURMAN (2008). Los diagramas obtenidos se han adecuado para que la orientación entre los landmarks 1 y 5 y la longitud total (L) sean las mismas en todas ellas.

En este trabajo, se han estudiado, por un lado, las huellas muy pequeñas procedentes de lajas de espesor semejante (unos 6 cm de potencia) y con presencia de la fina capa limosa de 1-2 mm de espesor de la base; por otro, las huellas más grandes dispuestas en las mismas lajas anteriores. Por último, se ha trabajado en las huellas restantes que aparecen sobre los otros tipos de lajas recogidas.

DESCRIPCIÓN

La mayor parte de las huellas recogidas son muy pequeñas (Fig. 3). Aparecen en el muro de la fina capa de limolita arenosa, ocre-amarillenta con tonalidad verdosa y brillo sedoso. Todas ellas se muestran como contramoldes. Cuando esa capa no existe (por desprendimiento) los contramoldes no muestran casi detalles (Fig. 3 Q, R, S).

HUELLAS MINÚSCULAS

Las huellas son tridáctilas, alargadas [$L/A = 1,42$; $(L-A)/A = 0,42$]; sus dimensiones oscilan entre 5,49 y 6,51 cm de longitud (media 5,73 cm) y entre 3,58 y 4,70 cm de anchura (media 4,04). Las tres señales de los dedos son de longitud desigual, aunque las de III y IV difieren muy poco (media $LIII/LIV = 1,05$). Generalmente, la del dedo III es la más larga (entre 3,43-4,55 cm; media, 4,13 cm), siendo la del II mucho menor (entre 2,2-3,07 cm; media, 2,81 cm; $LIII/LII = 1,47$). El dedo III está más próximo al IV que al II formando una estructura en forma de V bastante aguda, una de cuyas ramas está a menudo curvada hacia fuera del rastro. La parte posterior de los dedos II y IV, sin tener en cuenta las almohadillas metatarsales, está casi a la misma altura.

Las marcas digitales son relativamente anchas y acaban en uñas grandes de terminación acuminada. Las del dedo III se dirigen, generalmente, hacia delante como prolongación del propio dedo (en alguna ocasión la señal de la uña se dirige hacia fuera del rastro), mientras las del II y IV se disponen ligeramente hacia los lados. La anchura es bastante parecida, aunque la del dedo III es ligeramente superior y la del dedo IV, la menor.

Se observa que las almohadillas digitales (2-3-4) están bien desarrolladas. En el dedo II son muy semejantes en longitud, aunque, por lo general, la 1.^a es ligeramente más larga. Las almohadillas mayores se muestran en el dedo III, en especial la 1.^a, la cual es algo más irregular y con un ensanchamiento hacia la mitad superior de su longitud que se proyecta hacia el dedo IV. Las menores se ven en el dedo IV, siendo la 1.^a la que adquiere un mayor desarrollo. La metatarsal es mayor que las otras tres, aunque sólo en dos huellas se ha podido ver, en ambos casos son muy pequeñas, de contorno circular y se sitúan a la misma altura que la del dedo IV (Fig. 4).

Todos los dedos son rectos. Sin embargo, el III, a consecuencia de su prolongación hacia la almohadilla metatarsal del dedo IV, a veces, parece arqueado (Fig. 3L y Fig. 9). Su proyección hacia delante respecto a los otros dos es de tipo medio ($Te/A = 0,62$; $Ts/Fs = 0,63$) y la distancia de la parte posterior hasta el final del talón es bastante grande (Δ representa un 31,7% de la longitud de la huella). El dedo IV contribuye a formar el talón redondeado. En gran parte de las huellas existe una escotadura en la parte posterior del dedo II que rompe la simetría de las mismas. Sólo en una ocasión, MNS-2005/111-1-1, se advierte el apoyo del principio del metatarso.

Los hipes son casi simétricos, pero el existente entre los dedos III y IV es más profundo y estrecho que el que hay entre III y II. Sus distancias con respecto al talón (K y M; MORATALLA, 1993) son relativamente pequeñas, lo que hace que las relaciones derivadas L/K y L/M, en todos los casos, sean mayores que 2, valores propios de huellas de terópodos (MORATALLA, 1993). A la misma conclusión se llega si utilizamos la relación entre la longitud del dedo central y la longitud de la huella (PÉREZ-LORENTE, 1996), pues en todos los casos se alcanzan valores mayores de 0,5 ($III/L = 0,7$).

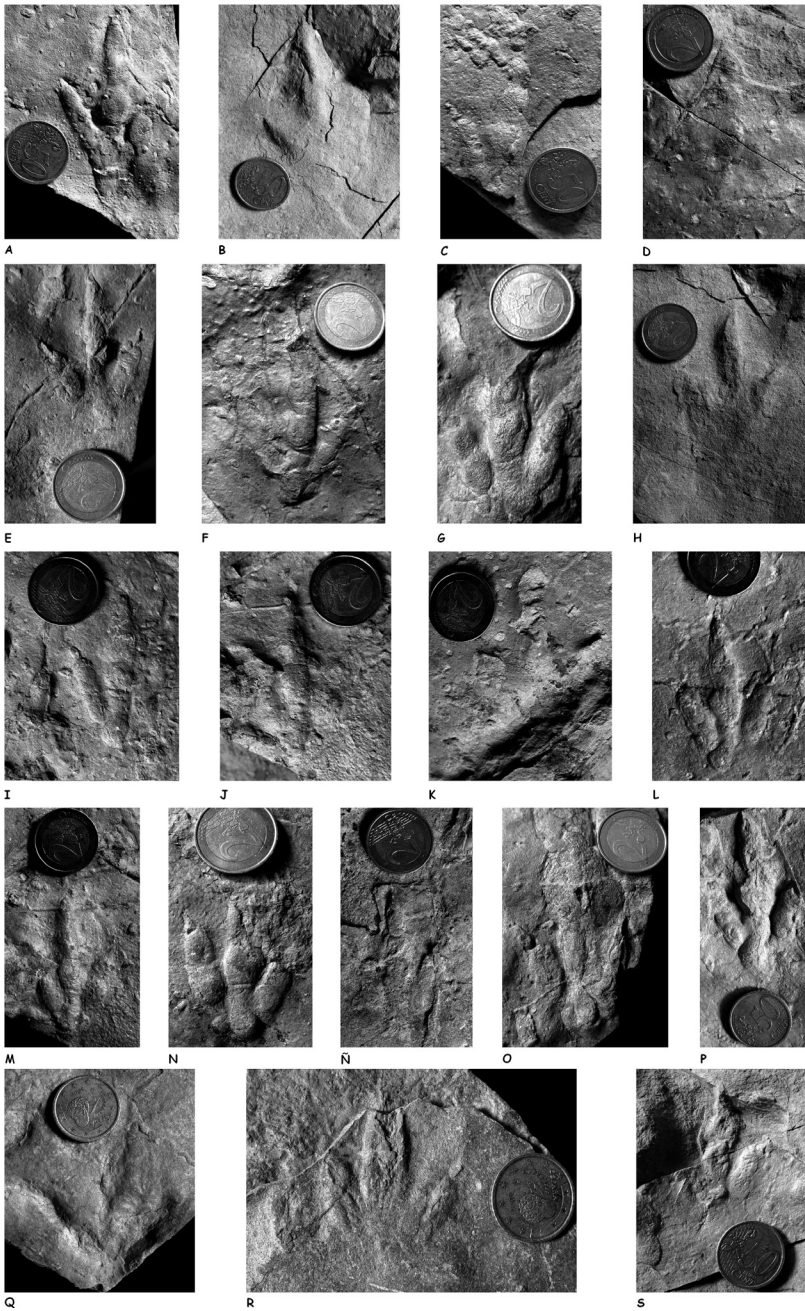


Fig. 3. Huellas de tamaño muy pequeño del yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España).

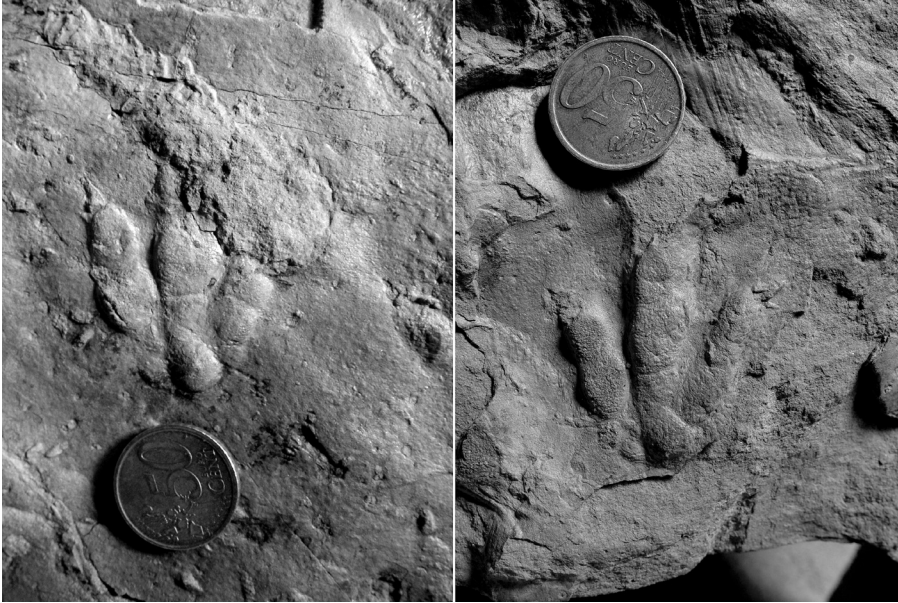


Fig. 4. Presencia de almohadillas metatarsales correspondientes a los dedos II y IV en las huellas MNS-2005/111-2-1 y MNS-2005/111-7-1 del yacimiento de Valdehijuelos.

La abertura total de los dedos es de tipo medio (49°), lejos del máximo de 60° hallado por PÉREZ-LORENTE & ROMERO MOLINA (2001) en las huellas terópodos del Cretácico inferior de La Rioja. Los ángulos interdigitales son muy parecidos, aunque el existente entre el dedo III y el IV es algo mayor (media: $II \wedge III = 23,14^\circ$; $III \wedge IV = 25,83^\circ$).

A consecuencia del pequeño tamaño de los bloques, apenas se han podido localizar rastros. Los dos encontrados tienen sólo 3 huellas, no siempre completas. El mejor conservado (MNS-2005/111-4; Fig. 5) permite medir, además de los pasos (7,7 y 7,9 cm, respectivamente; Tabla II), también la zancada (15,6 cm). Estos valores nos indican que es extremadamente estrecho ($AP = 180^\circ$). De él podemos deducir que la velocidad de desplazamiento era de 6 km/h, aplicando la ecuación de ALEXANDER (1976), cuando se considera la altura acetabular siguiendo los criterios de THULBORN (1990); o de 6,9 km/h, si calculamos h según los criterios del propio ALEXANDER (1976). El segundo rastro (MNS-2005/111/4; Fig. 5) sólo posee una huella completa y la primera se reduce a la impresión de la uña. Los pasos medidos son de longitud similar a los del rastro anterior, por lo que es de esperar que se desplazara con la misma premura, ya que los valores de L son casi iguales.

Para el cálculo de la altura acetabular tomamos una huella de tipo medio ($L = 5,73$ cm) y mediante el uso de la ecuación alométrica $h = 3,06 L^{1,14}$

(THULBORN, 1990) para terópodos pequeños, obtenemos un valor de 22,4 cm. Si seguimos las recomendaciones de HENDERSON (2003), que considera más apropiada la relación de ALEXANDER (1976), el valor es $h = 22,9$ cm, muy similar al anterior. Curiosamente, si se aplica el desusado método de AVNIMELECH (1966), basado en la longitud del dedo III, se llega a la misma medida (22,3 cm). Sin embargo, si se utiliza la ecuación morfométrica $h = 4,5 \cdot L$, para huellas pequeñas (THULBORN, 1990), se obtendría un valor algo mayor (25,8 cm). En cualquier caso el autor de las huellas debió tener una longitud entre 70-80 cm.

En otras placas se han encontrado huellas también muy pequeñas, pero su aspecto no es igual. No se sabe si la causa de esta diferencia morfológica es una consecuencia de las condiciones de impresión, o si sus autores no eran del mismo tipo. En unos casos, aparecen como moldes relativamente profundos sobre el sedimento que estaba bastante blando. En otros, se presentan como contramoldes y muestran marcas bastante ensanchadas, posiblemente, por haberse originado sobre sedimento más seco y duro.

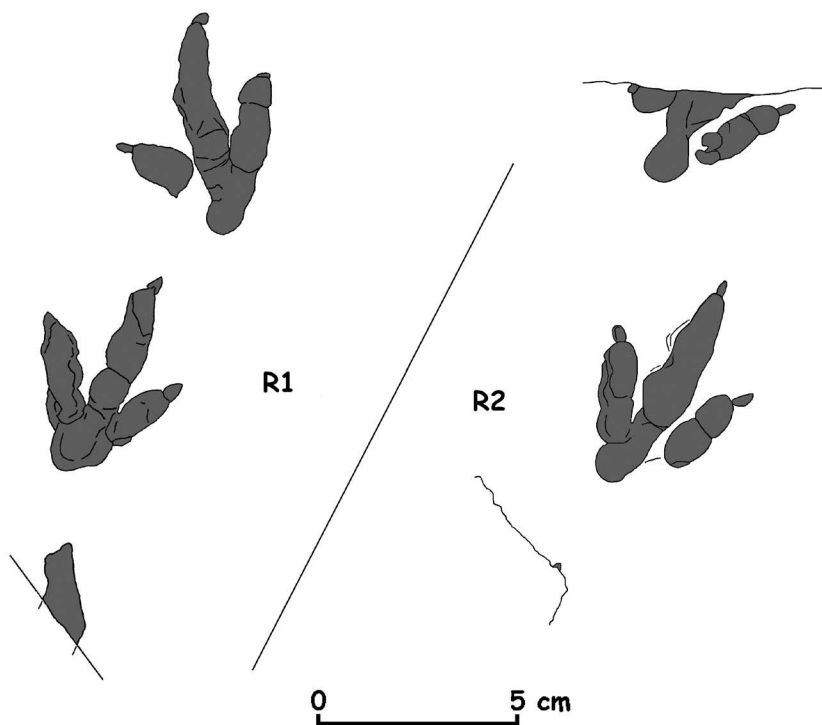


Fig. 5. Rastros de terópodos en el yacimiento de Valdehijuelos. R1: placa MNS-2005/111-6; R2: placa MNS-2005/111-4.

Sus medidas son semejantes (entre 5 y 5,28 cm) a las de los otros bloques. Aquellas que aparecen como epirrelieves (Fig. 3-Q) son tridáctilas, de dedos alargados con terminación acuminada. La longitud de los dedos no se ve bien dada la fuerte deformación que ocasionan en el sedimento. Muestran almohadillas, pero aparecen mal marcadas. El talón, corto y redondeado, se sitúa en la prolongación de los dedos III y IV y parece estar formado por una gran almohadilla metatarsal. Lo más significativo es la amplia abertura de los dedos, que varía entre 90° y 115° . La proyección del dedo III hacia delante es semejante al resto de huellas pequeñas ($Te/A = 0,64$). No se han encontrado rastros.

Cuando se muestran como contramoldes (Fig. 3-R), estas huellas tridáctilas se caracterizan por mostrar señales de dedos muy anchas (sobre todo la del dedo III), seguramente, como se ha dicho, a consecuencia de la presión del pie sobre sedimento más duro. Las marcas de los dedos son de longitudes diferentes (el III es el mayor y el II el menor), muestran almohadillas muy deformadas a causa de la presión y terminan en uñas largas y gruesas de terminación acuminada. El talón apenas se marca, siendo una prolongación del dedo IV y se ve una escotadura posteromedial detrás del dedo II. La abertura de los dedos es del mismo tipo que en las huellas de los bloques principales. El ángulo $II^{\wedge}III$ es ligeramente menor que el $III^{\wedge}IV$. No se observan rastros.

Se ha de reseñar que en una de las capas asociadas a estas huellas ha aparecido también un contramolde, mal conservado, de una huella muy pequeña (unos 3,5 cm de longitud), pero semejante a las de los bloques principales.

HUELLAS DE TAMAÑO MEDIO

Junto a este tipo de huellas tan pequeñas, en algunas otras lajas, se ven restos de icnitas más grandes. Aparecen tanto moldes, como contramoldes. Casi todas están incompletas o se encuentran muy mal impresas, y su morfología, en ocasiones (las que se hallan en los bloques principales con la capita de base limoarenosa de 1-2 mm de espesor), recuerda a las muy pequeñas. Podemos diferenciar entre ellas dos grupos: uno que aparece en lajas iguales que las pequeñas; y otro que forma parte del resto de bloques.

Las huellas del primer grupo (Fig. 6 A-D) están casi todas incompletas. La mayoría de ellas muestran una morfología similar a la de las huellas muy pequeñas. Sus longitudes se estiman en unos 14 cm a 35 cm. Tienen impresiones anchas de dedos y potentes almohadillas, aunque, a veces, no se diferencian bien a causa de la deformación del sedimento. Terminan en uñas gruesas de terminación aguda, siendo la del dedo III recta y con la misma dirección del dedo, mientras las de los otros se dirigen hacia los lados. El dedo III se proyecta bastante hacia delante, respecto a los otros dos ($Te/A = 0,58$).

Sólo en dos ocasiones es posible ver el talón. Éste es alargado y con la terminación redondeada. Muy posiblemente esté formado por la almohadilla metatarsal del dedo IV. La abertura de los dedos es de tipo medio (unos 50°) con ligera mayor angulación entre los dedos III y IV. Cuando se observa el talón, se ve que existe una escotadura medial (Fig. 6 C) semejante a la existente en las huellas muy pequeñas. No ha sido posible ver ningún rastro, por el mismo problema aducido en el caso de las huellas muy pequeñas.

Las huellas del segundo grupo (Fig. 6 E-F) son algo menores (entre 13 cm y 16,5 cm). Son tridáctilas, apareciendo tanto en moldes como en contramoldes. Suelen estar sobrepasadas parcialmente por otras huellas. En algunos casos se pueden considerar como subhuellas. Las impresiones de los dedos son anchas, pero a consecuencia de lo blando que estaba el sedimento al ser pisado no se aprecian bien las almohadillas. Tampoco se pueden ver las terminaciones acuminadas. Ello hace que, a veces, su final sea redondeado y sin marca de uña.

Muestran talones cortos y redondeados. No se puede saber si el talón es una consecuencia de la almohadilla metatarsal del dedo IV. La abertura de los dedos es de tipo medio (50°-55°), siendo el ángulo III[^]IV ligeramente mayor que el II[^]III (30° y 20° respectivamente). La proyección del dedo III es de tipo medio ($Te/A = 0,65$). Tampoco se han encontrado rastros.

MARCAS DE PIEL

Dada la magnífica impresión de gran parte de las huellas, a veces, es posible observar los detalles más ínfimos de la morfología del pie que las originó, llegando incluso a quedar plasmada la piel de los mismos (Fig. 7). En varias icnitas se pueden distinguir escamas de formas poligonales (subromboidal a subrectangular) con bordes redondeados y de aproximadamente 1,5 mm de longitud y 1 mm de altura. Este tipo de marcas constituye un hecho excepcional. En España, sólo se ha mencionado esta circunstancia en huellas del Jurásico superior de Asturias (por ejemplo, GARCÍA-RAMOS *et al.*, 2006).

ANÁLISIS

La mayor parte de las huellas del yacimiento de Valdehijuelos tienen una morfología claramente terópoda (relación L/A, envolvente oval, mesaxónicas, abertura de dedos baja, dedos con almohadillas [2-3-4] terminados en uñas acuminadas...; PÉREZ-LORENTE & ROMERO MOLINA, 2001; ROMERO-MOLINA, 2003), destacando, en la mayor parte de los casos, por sus dimensiones reducidas (5,73 cm de longitud media).

Icnitas tan pequeñas como éstas, en ocasiones, se asignan a individuos juveniles, mientras, otras veces, se suponen originadas por especies adultas de pequeña envergadura. Decidirse en un sentido u otro no resulta fácil.

Posibles huellas de crías de terópodo en el yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España)

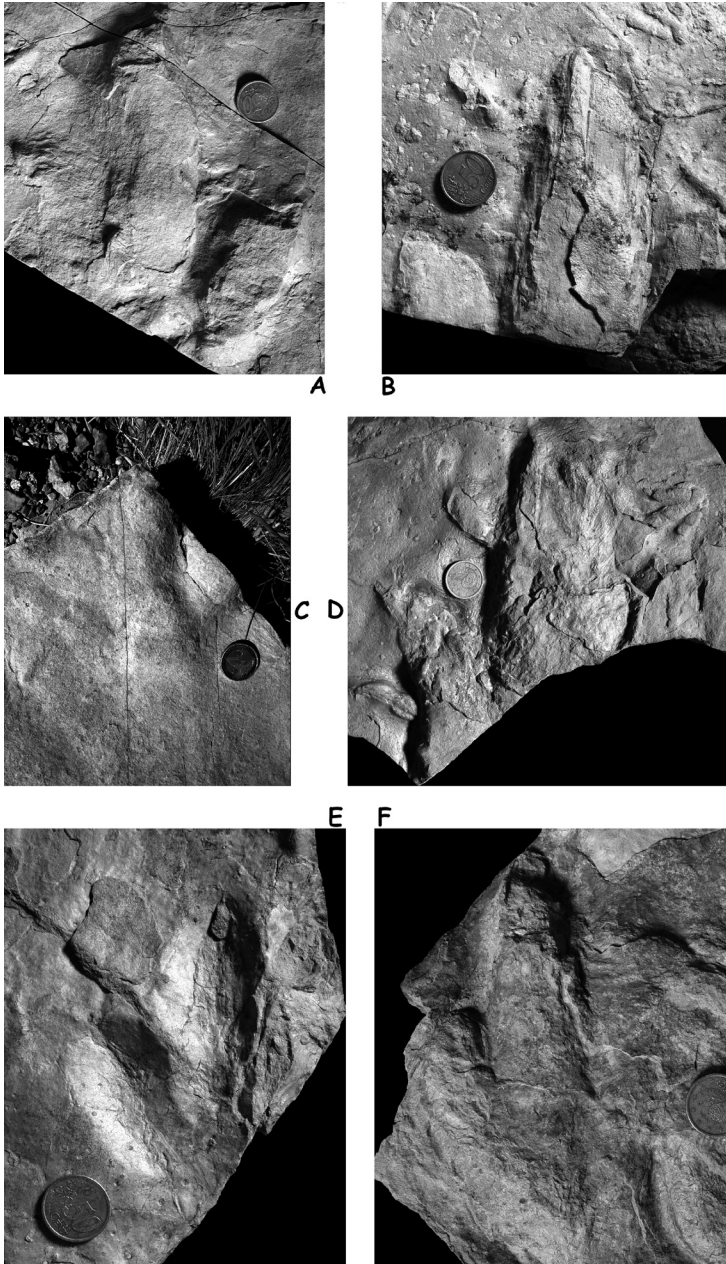


Fig. 6. Contramoldes parciales de huellas de tamaño medio de terópodos (Valdehijuelos). A: MNS-2005/111-3-6; B: MNS-2005/111-4-13; C: MNS-2005/111-14-1; D: MNS-2005/111-7-5. Huellas de terópodos de tamaño pequeño (Valdehijuelos). E: MNS-2005/111-10-1; F: MNS-2005/111-12-1.

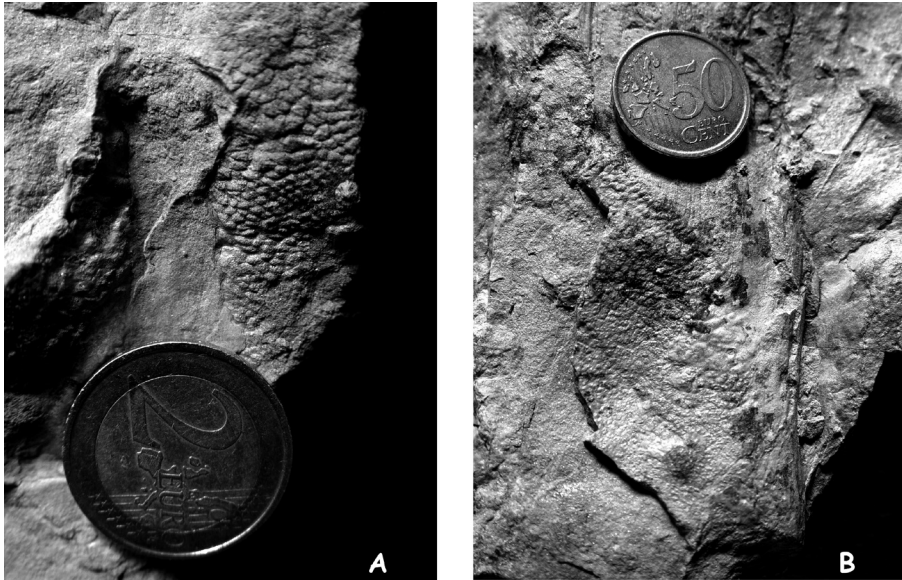


Fig. 7. Marcas de piel en huellas de tamaño medio de terópodos (Valdehijuelos).

A: MNS-2005/111-5-2; B: MNS-2005/111-4-13.

Sabemos que el tamaño de una huella es proporcional al del autor que la ocasiona. La diversidad de los terópodos era tal que encontramos huellas de apenas unos centímetros hasta más 70 cm de longitud. Es de esperar que los individuos recién nacidos ocasionaran menos huellas que las formas juveniles y adultas, ya que tardarían un cierto tiempo en alejarse de sus nidos, período en el que crecerían lo suficiente como para producir huellas algo mayores. Un examen estadístico del tamaño de las icnitas parece confirmar esta suposición. Tal como se había constatado hace tiempo son más abundantes las huellas muy grandes que las muy pequeñas. En el caso de la Cuenca de Cameros, las huellas más abundantes atribuidas a terópodos son las intermedias (entre 20-40 cm). Por ello, constituyen una singularidad la aparición de huellas tan pequeñas como las que se describen.

Huellas muy pequeñas asociadas a otras más grandes de similar morfología aparecen especialmente en agrupaciones de huellas de ornitópodos y saurópodos (por ejemplo, icnitas de hadrosaurios juveniles y adultos: CARPENTER, 1992; LOCKLEY, 1994). Si, además, todas ellas se disponen en una misma dirección (migración grupal), la posibilidad de que se trate de icnitas de varios estados ontogénicos aumenta considerablemente. Esto ocurre, por ejemplo, con las huellas de ornitópodos juveniles y adultos, que aparecen en la Cuenca de Jindong Lake, en Corea del Sur (LOCKLEY, 1994) o con las de ornitópodos de Valdecevilla en La Rioja (PÉREZ-LORENTE *et al.*, 2001), en la Cuenca de Cameros (España).

Por el contrario, la falta de huellas grandes con morfología semejante que coexistan junto a las más pequeñas, aun cuando éstas se desplacen en manada, apoya la tesis de que se trata de adultos de pequeña talla. Un ejemplo lo tenemos en las huellas del yacimiento de Valdebrajes (La Rioja, España) (CASANOVAS *et al.*, 1991), en el que varios rastros paralelos de pequeñas huellas se suponen originados por pequeños ornitópodos bípedos [PÉREZ-LORENTE & ROMERO MOLINA (2001), como ya se ha dicho, los consideran terópodos] desplazándose en manada.

En ocasiones, el propio tamaño es suficiente para considerarlas de crías, como ocurre con algunos rastros de huellas de saurópodos de la formación Jindong del Albiense de Corea del Sur (huellas de pies de 9 cm de longitud y de manos de sólo 3 cm) (LEE *et al.*, 2000)]. Sus huellas podrían pertenecer a crías de un tamaño no mayor al de un perro grande, dimensión no probable para un saurópodo adulto.

Al analizar las pequeñas huellas de terópodos se ve, generalmente, que no suelen estar asociadas a otras mayores de su propia icnoespecie (LOCKLEY, 1991), por lo que se consideran pertenecientes a especies adultas [por ejemplo, la icnoespecie *Kalobipus bretunensis*, del yacimiento de Santa Cristina (Soria, España) (FUENTES VIDARTE & MEJIDE CALVO, 1998)]. Sólo en casos excepcionales, como, por ejemplo, el de la isla de Skye, Reino Unido (CLARK *et al.*, 2005) y en el yacimiento de Peñaportillo, en la Cuenca de Cameros (CASANOVAS *et al.*, 1993), se han podido observar rastros paralelos de huellas muy pequeñas acompañadas de las de adultos. Esta situación no se puede apreciar, desafortunadamente, en Valdehijuelos porque los bloques no nos han proporcionado rastros de ambos tipos. Además, las huellas no muestran orientaciones predominantes. Sólo se pueden distinguir, en los bloques, icnitas pequeñas junto a alguna huella incompleta de mayor tamaño (Fig. 8).

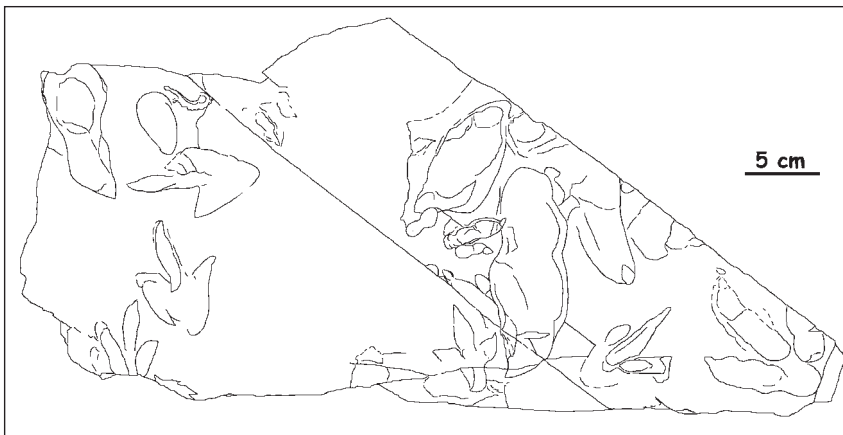


Fig. 8. Laja MNS-2005/111-3 (Valdehijuelos, Soria) en la que se observa, junto a varias icnitas pequeñas, otra huella incompleta mucho mayor, de morfología semejante.

Cuando se da este problema, la posibilidad de relacionar huellas pequeñas y grandes de morfología similar se complica, pues siempre hemos de considerar la existencia de una cierta variación morfométrica con la ontogenia. Es clásico el debate sobre la diferenciación de huellas de los icnogéneros *Grallator*, *Anchisauripus* y *Eubrontes* (grupo GAE). Estos tres icnogéneros tienen una morfología parecida, pero su tamaño es bastante diferente. Ello hizo suponer, en un principio, a OLSEN (1980) que eran la expresión de diferentes estados ontogénicos de un mismo tipo de terópodo. Las huellas evolucionarían hacia formas relativamente más cortas y anchas (L/A menor), lo cual originaría una disminución de la proyección del dedo III respecto a los otros dos. Posteriormente, OLSEN *et al.* (1998), utilizando más parámetros morfométricos, consideraron que eran icnogéneros diferentes. Desde entonces hasta ahora, la discusión no se ha cerrado (ver PETTI *et al.*, 2011). Nosotros, mientras no se resuelva esta cuestión, consideramos válidos los tres icnogéneros. Lo que sí parece probado es que los pies de los terópodos se van ensanchando y acortando relativamente durante el proceso de crecimiento, aunque no se sabe si es una regla general para todos los dinosaurios o si varía en cada clado (LOCKLEY *et al.*, 2008a).

Centrándonos en las huellas de Valdehijuelos, sus diminutas huellas poseen una forma y unos valores morfométricos relativos muy parecidos a los de las huellas más grandes que aparecen junto a ellas (Tabla I). Esta circunstancia, junto al hecho de que no existan otras huellas diferentes en la misma capa, apoya el que correspondan a crías de terópodo. Además, se han reconocido huellas similares, de tamaño intermedio entre ambas, en otros yacimientos de la misma Aloformación, cuyos parámetros son comparables (Tabla III). La baja velocidad de desplazamiento obtenida en sus rastros concuerda con los resultados obtenidos por PÉREZ-LORENTE (1996) para las huellas de terópodos de La Rioja. Según este autor, la velocidad observada aumenta al principio con el tamaño de L, pero luego disminuye, dándose los mínimos para valores extremos de L, es decir, entre las huellas muy pequeñas y muy grandes. En nuestro caso, la baja velocidad se debería a que las crías se movían lentamente en torno a sus padres, muy cerca o junto al nido que las vio nacer. Hay que resaltar que en los otros bloques de niveles próximos se ven huellas también del mismo tamaño, lo cual hace pensar que, al menos durante un cierto período de tiempo, la zona fuera un lugar de cría.

En cuanto a su identidad, podemos decir que su morfología (Fig. 9) recuerda la que poseen las huellas de los icnogéneros del grupo GAE y afines (“grallatorides” o “brontozoides”). Este conjunto de huellas está ampliamente representado en el tránsito Triásico superior-Jurásico inferior en todo el mundo: (PETTI *et al.*, 2011, relacionan una extensa bibliografía de la dispersión mundial de este grupo) extendiéndose al Jurásico medio-superior y al Cretácico inferior de forma más restringida: Reino Unido (CLARK *et al.*, 2005); Argentina (DE VALAIS, 2008); China (YANG & YANG, 1987; YOUNG, 1960; LÜ *et al.*, 2007).

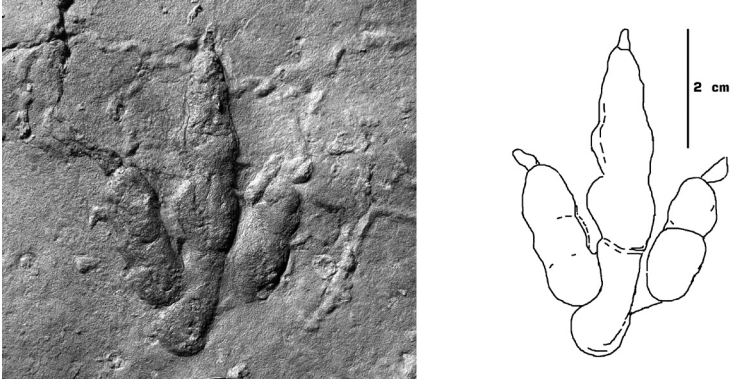


Fig. 9. Huella tipo de pie de terópodo (MNS-2005/111-4-1) del yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España).

Morfológicamente, comparten con las del grupo GAE (Figs. 9 y 10) su contorno alargado y marcas de dedos largos y relativamente gruesos, en las que se ven almohadillas bien desarrolladas y uñas grandes de terminación acuminada. Así mismo, comparten un talón alargado de terminación redondeada y la presencia de una escotadura posteromedial.

Sin embargo, se diferencian de ellas (SCHMIDT & FARLOW, 2003; LOCKLEY, 2009) por su diminuto tamaño; mostrar una forma menos alargada ($L/A = 1,42 < 1,7-2,64$) y poseer una mayor abertura de los dedos ($\text{II} \wedge \text{IV} = 49^\circ > 20^\circ-32^\circ$). En otras características las discrepancias aparecen en función del icnogénero con el que las comparemos. Así, la proyección del dedo III respecto a la del II y el IV es inferior a la que muestra el icnogénero *Grallator* ($\text{Te}/A \approx \text{Ts}/\text{Fs} = 0,62 < 1,22$); pero semejantes a las observadas en *Anchisauripus* y *Eubrontes* (0,66 y 0,58, respectivamente). Por el contrario, la relación III/II en las huellas de Valdehijuelos (1,47) es igual a la que tienen las del primer icnogénero y mayor que la que poseen las de los otros dos (1,37 y 1,25, respectivamente). La situación de la parte posterior del dedo III respecto al talón (Δ) es más cercana a *Anchisauripus* que a los icnogéneros *Grallator* y *Eubrontes*. Si miramos la relación III/IV, el valor (1,05) es inferior a los de *Grallator* y *Anchisauripus* (1,28 y 1,14 respectivamente), pero semejante al de *Eubrontes* (0,97). Como se ve, este último carácter disminuye en el grupo GAE a medida que aumenta el tamaño, circunstancia que choca con el hecho de que las huellas de Valdehijuelos, siendo más pequeñas que las de este grupo, muestren valores semejantes a las mayores del mismo. Dado que las longitudes relativas de los dedos son una expresión de las diferencias anatómicas de los pies de sus autores, consideramos que estas diferencias, junto a las anteriormente enumeradas, son suficientes para distinguirlas de las del grupo GAE, aunque morfológicamente muestren una fisonomía cercana a las del icnogénero *Grallator*.

La misma morfología que las de Valdehijuelos la podemos encontrar en las huellas "grallatorides" de la formación Kilmaluag (Jurásico medio), en la isla de Skye (Reino Unido) (Fig. 10-G). En su estudio, CLARK *et al.* (2005) utilizan parámetros ligeramente distintos: Fs (distancia entre la terminación de los dedos II y IV, sin tener en cuenta las uñas) y FL (longitud de la huella, no midiendo tampoco la uña). Estas variables morfométricas les permiten señalar que los valores hallados de Fs/FL las relacionan, sobre todo, con formas del icnogénero *Grallator* [*G. maximus* LAPPARENT & MONTENAT (1967), *G. variabilis* LAPPARENT & MONTENAT (1967) y *G. oloensis* LAPPARENT & MONTENAT (1967)], cuya longitud llega hasta los 14 cm.

Como en el caso de Valdehijuelos, las icnitas aparecen como contramol-des de tamaño muy pequeño (8 a 12 cm de longitud). Así mismo, las marcas de los dedos son anchas y la abertura de los mismos es de tipo medio (36°-67°; medida realizada entre el talón y las puntas de los dedos). Si nos fijamos en la huella mayor de Skye (FL = 22 cm; Fs = 15,7), la relación Fs/FL (0,72 y entre 0,47-0,85 para el resto) es semejante a la que presentan las huellas de Valdehijuelos (0,67). Además, esta huella muestra la disposición en arco del dedo III y su prolongación hacia la almohadilla metatarsal del dedo IV (Fig. 10-G).

El estudio de las relaciones entre las longitudes de las huellas y sus pasos en el grupo GAE permitió a Haubold (1971) señalar que éstas (L/P) eran bajas: *Eubrontes* (0,31), *Anchisauripus* (0,29) y *Grallator* (0,18), lo cual parece indicar que sus autores eran gráciles. En el caso de la isla de Skye, CLARK *et al.* (2005) hallaron resultados de L/P ligeramente superiores (0,44-0,25), lo cual podría sugerir que aun siendo morfológicamente semejantes a las de *Grallator*, corresponderían a autores diferentes, menos gráciles. Por nuestra parte, el valor medio de L/P en los dos rastros encontrados es muy superior (0,73). Tomar L/P como elemento de diagnóstico tiene el inconveniente de que depende de la velocidad con que se desplazaba el animal. Aunque las diferencias entre los tres icnogéneros del grupo GAE se debieran al crecimiento alométrico de un solo género de terópodo causante de las huellas (OLSEN *et al.*, 1998), el asociado a las huellas de Valdehijuelos vuelve a contrastar con los que muestran el grupo GAE y las huellas de Skye. Dado que no hemos hallado más que dos rastros cortos creemos que su L/P no puede utilizarse como criterio para sacar conclusiones fiables. En este caso, la discrepancia puede deberse al hecho de que las crías de terópodo se movían lentamente. De hecho, en el único rastro de este tipo de huellas descubierto en el yacimiento inédito de Camino del Molino de Bretún (huella tipo, Fig. 11D), también del Grupo Oncala, el paso es mucho mayor, por lo que su L/P (0,24) es más propia del caminar de un terópodo.

Huellas de tamaño muy superior, procedentes del Jurásico superior de EUA, Asia y Europa (Fig. 10-H, I) analizadas por LOCKLEY *et al.* (2000), poseen morfología parecida. Pertenecen a los icnogéneros *Megalosauripus* y ¿*Eubrontes*? Sin embargo, difieren de las de Valdehijuelos, además de por su tamaño, por presentar una proyección relativa del dedo III menor.

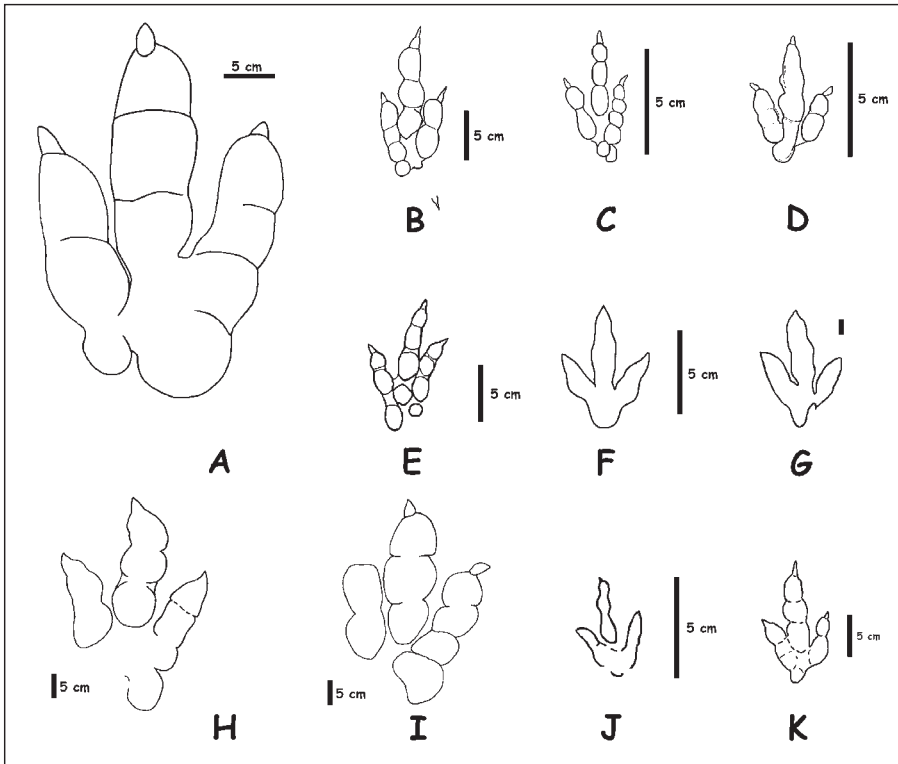


Fig. 10. Huellas de terópodos. A: Eubrontes; B: Anchisauripus; C: Grallator; D: *sin nominar* (Valdehijuelos); E: Coelurosaurichnus; F: Kalohipus; G: *sin nominar* (isla de Skye); H: Megalosauripus (Utah, EUA); I: Eubrontes (?) g (EUA); J: Wildeichnus (Argentina); K: *sin nominar* (Asturias). Redibujadas de: OLSEN et al. (1998); LOCKLEY & HUNT (1995); FUENTES VIDARTE & MEJIDE CALVO (1998); CLARK et al. (2005); LOCKLEY et al. (2000); CASAMIQUELA (1964); PIÑUELA (2000).

En el continente asiático, XING *et al.* (2009) describen huellas pertenecientes al icnogénero *Changpeipus* (Jurásico inferior-superior) que muestran una morfología similar, aunque su tamaño (unos 26 cm) corresponde al de las huellas medias de Valdehijuelos. GIERLINSKI & ALHBERG (1994) y LOCKLEY *et al.* (2003) consideran a este icnogénero como posible sinónimo de *Grallator*. En algunas de las icnitas se ve el arco formado por el dedo III y la prolongación hacia el dedo IV. Se diferencian en la proyección del dedo III, que es menor, por tener la almohadilla metatarsal más grande e independiente de las del dedo IV y por presentar un número de almohadillas falangeales distinto.

En la Península Ibérica, LOCKLEY *et al.* (2008a) describen huellas de morfología similar en la cuenca asturiana (Fig. 10-K). Su tamaño es comparable al

de las huellas grandes que acompañan a las minúsculas de Valdehijuelos, así como a otras del Grupo Oncala. Son generalmente pequeñas (pies de longitud menor de 20-25 cm) con bajo ángulo de divaricación de los dedos y almohadillas digitales bien definidas. El dedo III está más desarrollado que los otros dos. La relación L/A oscila entre 1,7 y 2,1. Corresponden al morfotipo AP de PIÑUELA (2000) establecido con huellas de la Fm. Lastres (Jurásico superior). PIÑUELA (2000) las relaciona con los icnogéneros *Grallator* y, sobre todo, *Anchisauripus*, no descartando que algunas puedan corresponder a ornitópodos, ya que sus morfologías son muy parecidas cuando son muy pequeñas (FARLOW & CHAPMAN, 1997).

En la misma formación de Asturias, existe otro morfotipo (CM; PIÑUELA, 2000) cuya morfología y parámetros asociados son equivalentes a los de las huellas medianas de Valdehijuelos. Su tamaño es mayor (longitudes entre 34 y 51 cm); muestran dedos rectos con terminación apuntada, no observándose uñas claras; presentan una fuerte escotadura posteromedial; la relación L/A se sitúa entre 1,2 y 1,46. Sin embargo, el ángulo $II^{\wedge}III$ es ligeramente superior al $III^{\wedge}IV$.

En la provincia de Soria, se han descrito huellas de morfología similar (PASCUAL & LATORRE, 2000) correspondientes a *Eubrontes* y *Anchisauripus*, de mayor tamaño y edad más antigua, y cuyas diferencias con las objeto de estudio son semejantes a las que se han señalado al hablar del grupo GAE.

Dentro de la misma Cuenca de Cameros se han encontrado huellas pequeñas de terópodos en los grupos Enciso y Oncala. En el grupo Enciso merece hacer referencia a las ubicadas en los yacimientos de Peñaportillo (VIERA *et al.*, 1984) y Villar-Poyales (CASANOVAS *et al.*, 1992). En Peñaportillo, las impresiones tienen de 13-16 cm de longitud. Su aspecto recuerda al de las huellas sorianas, pero se caracterizan por tener la almohadilla talonar detrás del dedo III, es decir, centrada y separada de las almohadillas del dedo IV, circunstancia que comparten con las huellas grandes del mismo lugar. Las segundas, de tamaño semejante (16 cm de longitud) (Fig. 11-E), muestran señales de dedos relativamente estrechos y de terminación acuminada, con marcas claras de almohadillas y sus ángulos interdigitales pequeños (máx. 46°; mín. 24°). El talón es alargado y de terminación redondeada, siendo una prolongación del dedo IV. Se aprecia una escotadura posteromedial. Muestra una relación L/A (1,45) similar a las de Valdehijuelos, difiriendo poco en el ángulo de paso y en las proporciones de los dedos. Podemos decir que estas huellas pertenecen al mismo grupo que las objeto de estudio, aunque poseen parámetros que las hacen ligeramente diferentes (distinta icnoespecie). En ambos casos se trata de huellas más modernas (Aptienses).

En el Grupo Oncala, de la misma edad (Fig. 11-A a D), hay huellas cuyo parecido con las de Valdehijuelos es evidente. Las hay cuya morfología es parecida, pero no su morfometría (por ejemplo, las existentes en varios yacimientos del barranco de Miraflores; PASCUAL ARIBAS *et al.*, 2005). No es éste el caso de las que forman parte de un rastro del yacimiento de Valles de Valdelalosa

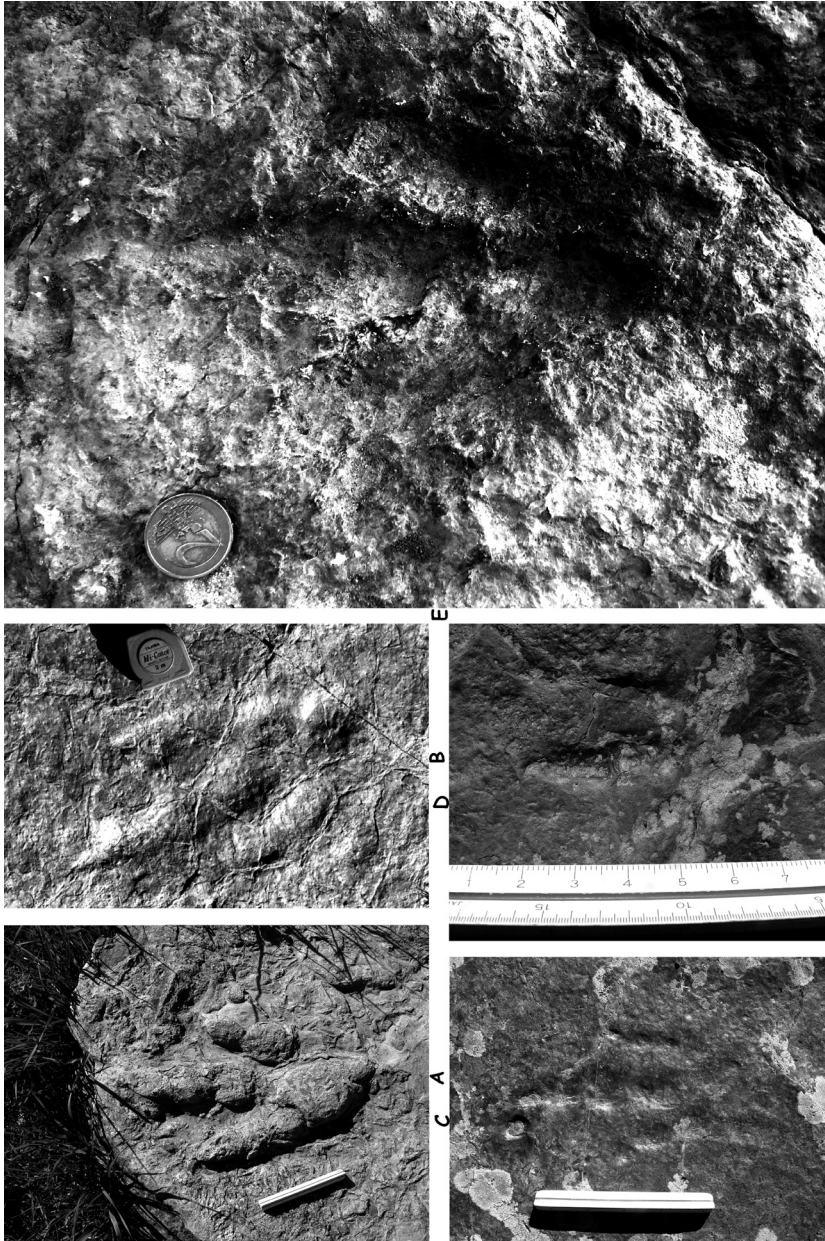


Fig. 11. Huellas de aspecto "grallatoride" en yacimientos de la Cuenca de Cameros. Grupo Oncala - A: Los Barranquillos (Soria); B: Río Ventosa (Soria); C: Revilla de Cidacos (Soria); D: Camino del Molino de Bretin (Soria); Grupo Enciso - E: Villar-Poyales (La Rioja); Escala: 12 cm; cinta métrica: 5 cm.

(nivel Vb; PASCUAL ARRIBAS & PÉREZ SANZ, 2000) o de huellas aisladas en otros yacimientos, como Río Ventosa, Revilla de Cidacos y Los Barranquillos (todos ellos inéditos), aunque su tamaño es mayor (comparable al de las huellas pequeñas y medianas que acompañan a las minúsculas). En otros dos casos, Camino del Molino de Bretún (inédito) (Fig. 11-D) y Serrantes II (FUENTES VIDARTE *et al.*, 2005a), el tamaño ($L = 4,26$ cm y $5,5$ cm, respectivamente) y sus variables adquieren valores similares.

Aunque el parecido de estas huellas es grande, sus valores morfométricos muestran ligeras variaciones con respecto a las objeto de estudio (Tabla III). Lo mismo sucede con las huellas de mayor tamaño que se encuentran en los bloques recogidos, junto a las muy pequeñas (Fig. 6).

Podemos decir, pues, que todas las huellas de Valdehijuelos pertenecen a la misma icnoespecie de terópodos, en distintos estados ontogénicos. Las diferencias encontradas con las huellas más parecidas a ellas (*Grallator* e icnoespecie de la Isla de Skye) son suficientes para no incluirlas en este icnogénero, pero sí como para que las consideremos de una icnoespecie de morfología “grallatoride”, todavía sin nominar.

El estudio de diagramas construidos con ayuda de landmarks (CLARK & BRETT-SURMAN, 2008) de los principales tipos de huellas parecidos a las objeto de estudio (Fig. 12) nos permite volver a comprobar que las diferencias fundamentales con el icnogénero *Grallator* hay que buscarlas en la gran estrechez de éstas (L/A alta), hecho ampliamente constatado por LOCKLEY (2009), en los altos valores de Δ (marca del dedo III más alejada del talón). En el caso de la icnoespecie de la isla de Skye, la divergencia más significativa la encontramos en la amplitud de α (ángulo formado al unir las partes distales de las últimas almohadillas de los dedos). La medida (α media, cerca de 80°) es muy superior a la de las huellas de Valdehijuelos (60°) y es compartida por las del yacimiento de “Los Barranquillos” ($\alpha = 80^\circ$), del Grupo Oncala. Esta divergencia nos hace sospechar que el conjunto de huellas “grallatorides” de este grupo no es homogéneo. El mismo análisis confirma la semejanza con las huellas “grallatorides” de Asturias, no pudiendo decirse si pertenecen o no a la misma icnoespecie, ante la falta de huellas grandes completas en el yacimiento de Valdehijuelos.

Esta icnoespecie mostraría las siguientes características (Fig. 13):

- Huellas alargadas ($L/A = 1,4-1,6$) de tamaño comprendido entre 4 y 25 cm.
- Dedos relativamente gruesos, de desigual tamaño ($III > IV >> II$), terminados en uñas robustas.
- Presencia de almohadillas (2-3-4) bien marcadas.
- Proyección del dedo III respecto a los otros dos, de tipo medio ($Te/A = 0,6$).
- Abertura de los dedos de unos $45^\circ-50^\circ$, en la que el ángulo entre $II \wedge III$ es ligeramente menor que $III \wedge IV$, en las huellas pequeñas, pero

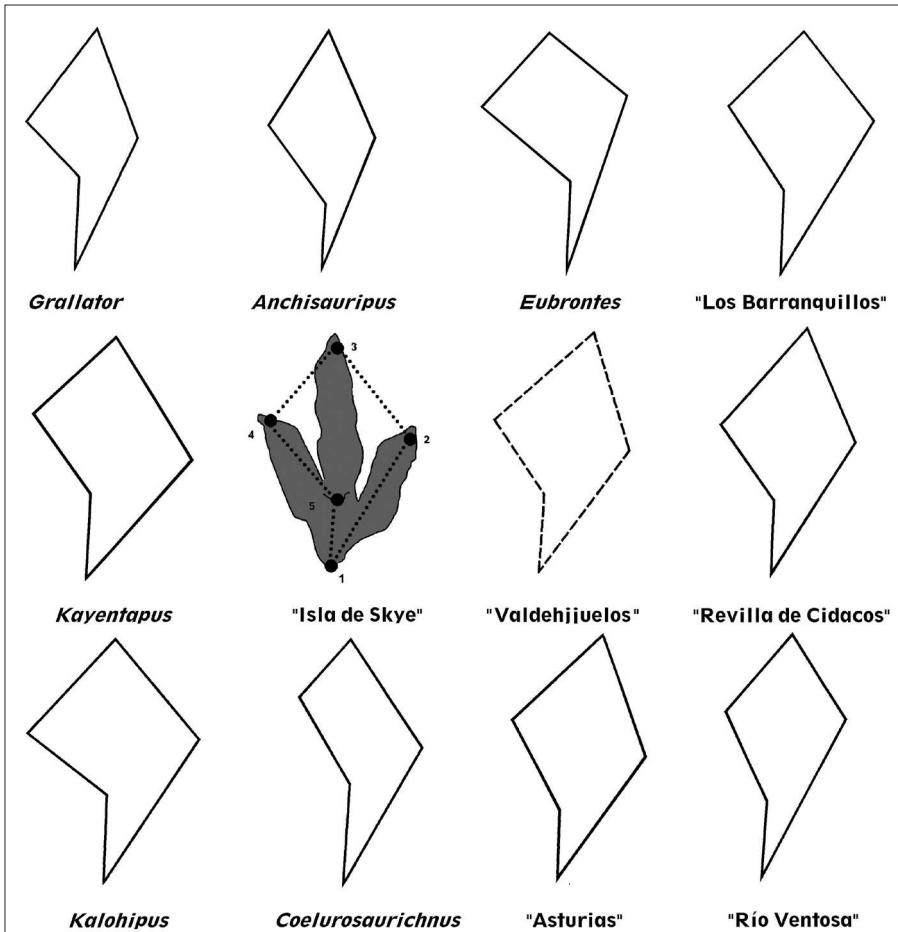


Fig. 12. Diagramas contruidos a partir de 5 landmarks, siguiendo el método de CLARK & BRETT-SURMAN (2008).

que en las formas mayores llegan a igualarse e incluso llega a ser ligeramente mayor.

- Ángulo α de unos 60° .
- Huellas dispuestas en rastros muy estrechos.
- Las huellas correspondientes a estadios ontogénidos superiores se ensanchan relativamente.

Su semejanza con las huellas del grupo GAE y similares (“grallatorides”), especialmente con la de la icnogénero *Grallator*, tan ampliamente representadas en el tránsito Triásico superior-Jurásico inferior, nos indica que

los descendientes de los autores de esas huellas persistieron, al menos, hasta casi el final del Cretácico inferior, como lo demuestra la existencia de este tipo de huellas en el Aptiense de Cameros (yacimiento de El Villar-Poyales). Parte de las peculiaridades de las huellas de Valdehijuelos podrían explicarse por un endemismo de las faunas de terópodos heredadas después del Jurásico inferior a causa del aislamiento de la Península Ibérica durante el principio del Cretácico inferior, tal como parece también indicarlo la existencia de la icnoasociación *Therangospodus-Megalosauripus* en el Grupo Oncala (BARCO *et al.*, 2004). Sin embargo, también podría explicarse dentro del plano general de la evolución, por coexistencia de especies antiguas con nuevas, en las etapas anteriores al inicio de los relevos de fauna. La edad del yacimiento (Berriasiense) le sitúa justo en el momento previo al cambio que se produce en el Cretácico inferior. Posiblemente, los dos factores hayan colaborado a la persistencia de ciertos tipos de dinosaurios jurásicos en la Península Ibérica y, por añadidura, a la presencia de huellas con morfología muy semejante a la de otros tiempos pasados.

AUTOR DE LAS HUELLAS

Dado que las huellas del yacimiento de Valdehijuelos pertenecen en su mayoría a crías de terópodos, se debe buscar a sus autores entre especies del tamaño de las más grandes, es decir, de tipo medio. Hasta el momento el número de restos de este tipo de dinosaurios en la península Ibérica es muy inferior al de tipos de huellas encontradas en la misma. Sin embargo, son cada vez más numerosos.

Si nos circunscribimos al tránsito entre el Jurásico superior y el Cretácico inferior, vemos que en Portugal los restos se concentran en el Jurásico terminal, habiéndose citado los géneros *Allosaurus*, *Aviatyrannis*, *cf. Archaeopteryx*, *Ceratosaurus*, *Lourinhanosaurus* y *Torvosaurus* (ORTEGA *et al.*, 2009). En esta misma época, en España los hallazgos se reparten en dos zonas bien definidas: Asturias y la cordillera Ibérica oriental. En Asturias, en terrenos del Jurásico superior aparecen escasos huesos de Dromeosauridae? indet., Maniraptor indet. y Theropoda indet. (RUIZ-OMENACA *et al.*, 2009); mientras en la Ibérica oriental las muestras obtenidas son más abundantes, pero también poco definidas, concentrándose en el período Titónico-Berriasiense: Allosauroidea indet., Coelurosauria indet., Theropoda indet. (ROYO-TORRES *et al.*, 2009).

En la Cuenca de Cameros se conocen restos muy escasos de terópodos de época más tardía (Hauteriviense-Aptiense). Los mismos han sido clasificados como: Dromaeosauridae indet., *Baryonyx* sp., Baryonichynae indet., Coelurosauria indet. y Theropoda indet. (CANUDO & RUIZ OMEÑACA, 2003; TORCIDA *et al.*, 2003; FUENTES VIDARTE *et al.*, 2005b).

Por las dimensiones de las huellas, el autor de las mismas debía tener un tamaño medio. Generalmente, este tipo de icnitas han sido asignadas a terópodos del clado Coelurosauria, como en el caso de las huellas del yacimiento

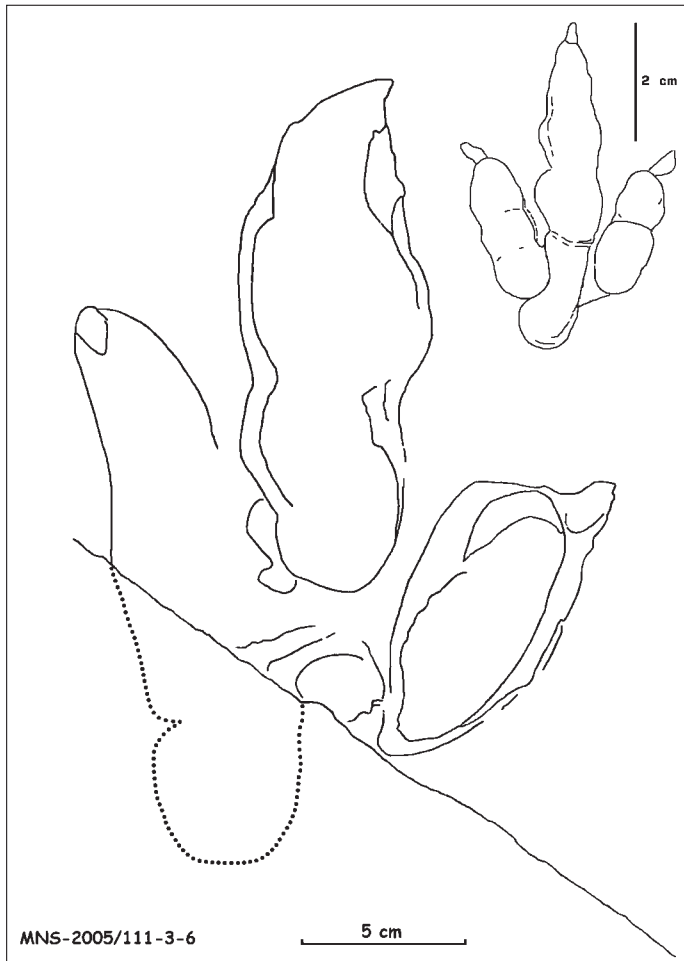


Fig. 13. Huellas tipo de la icnoespecie de terópodo encontrada en el yacimiento de Valdehijuelos (Soria). A la huella MNS-2005/111-3-6 (huella grande) se le ha colocado un talón basándose en los dos contramoldes grandes con talón existentes en el yacimiento. La huella pequeña corresponde al icnotipo de la icnoespecie del yacimiento de Valdehijuelos.

Aptiense de El Villar-Poyales (CASANOVAS-CLADELLAS *et al.*, 1992). Si observamos cuáles son los restos de terópodos existentes en el tránsito Jurásico superior-Cretácico inferior, no es posible discernir qué tipo de Coelurosauria podría haber originado estas pisadas. Los dromaeosaurios encontrados, tanto en el Jurásico superior como en el Cretácico inferior, deberían haber producido huellas de con solo 2 marcas de dedos, como se observa en otras partes del mundo, hecho que no constatamos aquí. Especies como *Allosaurus*, *Torvosaurus*...

son demasiado grandes para ser candidatas a autores de las huellas de Valdehijuelos; sólo en el caso de *Aviatyrannis* u otra especie semejante, tendría un tamaño suficientemente pequeño para encajar como autor de las improntas. Los representantes de Baryonichynae encontrados en Cameros en época más moderna podrían haber sido unos buenos candidatos, dado el ambiente en el que vivían. Estos terópodos se alimentaban de peces muy abundantes en Cameros, sobre todo del género *Lepidotes*. Sin embargo, no se han encontrado restos de esta familia en época tan temprana.

Otra posibilidad es la que apunta LOCKLEY (2009) al estudiar la variación morfométrica de huellas tridáctilas. Señala que gran parte de las huellas del Triásico como las del Jurásico debieron ser hechas por representantes del clado Ceratosauria, mientras en el Cretácico inferior lo serían por el clado Coelurosauria. Representantes del clado Ceratosauria han sido encontrados (*Ceratosaurus*), como hemos visto en el Jurásico superior de Portugal. Este tipo de terópodos eran de menor talla que sus parientes del clado Coelurosauria (*Allosaurus*, *Torvosaurus*...). Además, curiosamente, entre su alimentación figuraban no sólo otros dinosaurios y reptiles, sino también peces, tan familiares en los ambientes acuáticos de la Cuenca de Cameros.

Ante estas circunstancias, sin duda, es posible que el autor de las huellas pudiera ser un representante de tamaño medio del clado Ceratosauria, sobre todo de la familia Ceratosauridae. Este hecho explicaría la similitud de forma de las huellas “grallatorides” desde el Triásico superior hasta el Cretácico inferior. Dada la edad del yacimiento (Berriasiense), una vez más, la presencia de posibles miembros de esta familia podría indicar un endemismo surgido del aislamiento temporal de la Península Ibérica como consecuencia de la separación de América y de la apertura del océano Atlántico. Aun así, no se descarta la posibilidad de que fueran ocasionadas por un miembro basal del clado Coelurosauria, cuyos restos todavía no se han encontrado.

CONCLUSIONES

Las huellas que se muestran en los bloques del yacimiento de Valdehijuelos presentan una morfología relacionada con “grallatoridos o brontozoides” diferentes de los del grupo GAE, principalmente desarrollado en el tránsito del Triásico superior al Jurásico inferior.

Dados los valores morfométricos que muestran las huellas diminutas de Valdehijuelos, semejantes a los que presentan los ejemplares más grandes, consideramos que pertenecen a icnitas realizadas por crías de terópodos. A la misma conclusión se llega si se observa la semejanza de estas huellas con

otras mayores de varios yacimientos del Grupo Oncala, cuya morfometría es comparable.

Los autores de tales huellas, teniendo en cuenta su tamaño y medidas, así como los restos de terópodos descubiertos en la Península Ibérica en el tránsito Jurásico superior-Cretácico inferior, podrían pertenecer al clado Ceratosauria, familia Ceratosauridae.

La persistencia de huellas de este tipo (“grallatorides”) en el Grupo Oncala (Berriasiense) más allá del tránsito Triásico superior-Jurásico inferior, época en la que abundan, puede indicar la existencia de endemismo en las faunas de terópodos ibéricos en el comienzo del Cretácico, como consecuencia de la apertura del océano Atlántico.

Por otra parte, el hecho de encontrar huellas semejantes en lajas de diferentes niveles, pero de ambientes similares, hace pensar que la zona era un lugar habitual de cría de estos terópodos. Al menos durante cierto tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Junta de Castilla y León el permiso de prospección que nos permitió descubrir el yacimiento en el año 2005. También queremos agradecer las sugerencias y comentarios de los correctores anónimos, que han permitido mejorar el texto.

Ítem	L (cm)	A (cm)	Fs (cm)	L/A	Fs/FL	LII (cm)	LIII (cm)	LIV (cm)	AII (cm)	AIII (cm)	AIV (cm)	LIII/LII	LIII/IV
MNS-2005/111-1-1	5,86	4,36	3,68	1,34	0,64	2,83	4,10	3,79	0,90	1,29	0,79	1,45	1,08
MNS-2005/111-1-2	>6,25	-	-	-	-	2,78	-	-	0,82	1,03	-	-	-
Medias	5,86	4,36	3,68	1,34	0,64	2,80	4,10	3,79	0,86	1,16	0,79	1,45	1,08
MNS-2005/111-2-1	>4,4	>3,36	-	-	-	2,97	-	-	1,10	1,21	1,00	-	-
MNS-2005/111-2-2	>4,28	>3,10	-	-	-	-	-	-	-	1,00	0,86	-	-
MNS-2005/111-2-3	5,49	4,39	4,05	1,25	-	2,40	3,82	-	-	-	-	-	-
MNS-2005/111-2-4	>4,8	-	-	-	-	-	>3,65	>3,34	-	1,19	-	-	-
Medias	5,49	4,39	4,05	1,25	-	2,69	3,82	-	1,10	1,12	0,91	1,42	-
MNS-2005/111-3-1	6,51	4,60	-	1,41	-	3,30	4,56	4,23	-	0,95	0,80	1,38	1,08
MNS-2005/111-3-4	>4	-	-	-	-	2,46	>3,22	-	0,73	1,03	0,83	-	-
MNS-2005/111-3-5	6,04	4,08	-	1,48	-	2,43	4,06	>3,57	-	1,10	0,80	1,67	-
MNS-2005/111-3-6	>20	15,82	13,69	-	-	9,38	15,06	-	3,76	4,10	3,66	1,61	-
MNS-2005/111-3-7	11,14	-	-	-	-	-	7,56	7,56	-	2,14	1,65	-	-
MNS-2005/111-3-11	>23	(24)	18	-	-	12,7	>13	18	5,6	6,8	5,2	-	-
Medias	6,28	4,34	-	1,45	-	2,86	4,31	4,23	0,73	1,03	0,80	1,51	1,02
MNS-2005/111-4-1	5,72	3,76	2,90	1,52	0,54	2,69	4,25	3,83	0,83	1,15	0,83	1,58	1,11
MNS-2005/111-4-2	5,73	3,96	2,73	1,45	0,51	-	3,99	3,81	-	1,01	0,77	-	1,05
MNS-2005/111-4-3	5,62	4,01	-	1,40	-	2,78	3,94	3,75	0,89	0,99	0,81	1,42	1,05
MNS-2005/111-4-4	6,15	4,58	3,80	1,34	0,66	4,28	4,64	-	0,8	0,9	0,8	1,48	1,04
MNS-2005/111-4-5	5,99	-	-	-	-	-	4,06	3,92	-	0,97	0,86	-	1,04
MNS-2005/111-4-7	>4,1	-	-	-	-	-	-	3,90	-	-	0,76	-	-
MNS-2005/111-4-8	>5	4,70	3,64	-	-	-	3,96	-	0,77	0,86	-	-	-
MNS-2005/111-4-9	>4,4	-	-	-	-	-	-	-	-	0,95	0,70	-	-
MNS-2005/111-4-10	5,55	-	-	-	-	-	3,99	>3,3	-	0,89	0,84	-	-
MNS-2005/111-4-11	>3,85	-	-	-	-	-	-	-	0,89	0,93	-	-	-
MNS-2005/111-4-12	>4,24	-	-	-	-	-	-	-	-	0,93	0,74	-	-
MNS-2005/111-4-13	>13,4	14,50	12,34	-	-	-	-	-	4,23	6,25	3,32	-	-
MNS-2005/111-4-14	12,32	8,51	6,30	1,45	0,58	6,65	9,23	8,43	1,69	2,59	2,16	1,39	1,09
MNS-2005/111-4-15	>15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,45	-	-
Medias	5,84	4,08	3,27	1,43	0,57	3,25	4,18	3,84	0,84	0,96	0,79	1,49	1,06
MNS-2005/111-5-1	5,95	3,81	3,00	1,56	0,55	2,58	4,10	4,00	0,98	1,01	0,85	1,58	1,03
MNS-2005/111-5-4	>19	-	-	-	-	-	-	-	-	4,92	4,47	-	-
Medias	5,95	3,81	3,00	1,56	0,55	2,58	4,10	4,00	0,98	1,01	0,85	1,58	1,03
MNS-2005/111-6-2	5,50	3,71	3,20	1,48	-	2,89	4,01	3,92	0,84	1,09	0,83	1,39	1,02
MNS-2005/111-6-3	6,07	4,20	3,23	1,44	0,63	2,98	4,18	4,15	0,79	0,87	0,80	1,40	1,01
MNS-2005/111-6-4	6,04	4,19	3,56	1,44	0,62	2,80	4,02	3,98	0,86	1,06	0,86	1,44	1,01
Medias	5,87	4,03	3,33	1,45	0,63	2,92	4,07	4,02	0,83	1,01	0,83	1,41	1,01
MNS-2005/111-7-1	>4,85	4,24	3,15	-	-	2,57	>3,43	3,95	0,92	1,12	0,96	-	-
MNS-2005/111-7-2	6,3	3,73	2,91	1,69	0,53	3,5	4,41	4,29	1,11	1,07	2,09	1,26	1,03
MNS-2005/111-7-4	>24,5	>18,5	15,5	-	-	13,5	>17,5	20,0	4,0	4,2	3,63	-	-
MNS-2005/111-7-5	>23	19,7	-	-	-	-	-	-	4,35	-	4,13	-	-
MNS-2005/111-7-8	>24,5	26,5	25	-	-	>12,5	20,8	>22	6,3	7,2	6,3	-	-
Medias	6,3	3,73	2,91	1,69	0,53	3,5	4,41	4,29	1,11	1,07	2,09	1,26	1,03
MNS-2005/111-8-1	5,39	3,58	3,05	1,50	0,64	2,63	3,82	3,63	0,75	0,8	0,75	1,45	1,05
MNS-2005/111-8-2	>5	3,94	-	-	-	-	>4	-	0,76	1,02	0,75	-	-
MNS-2005/111-8-3	>4,57	4,56	-	-	-	2,78	-	3,11	-	1,05	0,79	-	-
MNS-2005/111-8-4	>4,2	4,52	4,09	-	-	-	-	-	-	1,04	-	-	-
Medias	5,39	3,58	3,05	1,50	0,64	2,63	3,82	3,63	0,75	0,8	0,75	1,45	1,05
MNS-2005/111-9-1	>14,5	11,45	8,1	-	-	8,43	>9,9	9,92	2,97	3,73	2,82	-	-
MNS-2005/111-9-2	>25,0	21,5	17,5	-	-	12,7	>13	18,0	5,5	5,5	5	-	-
MNS-2005/111-10-1	>11,2	>9	-	-	-	6,13	7,98	-	2,99	3,26	-	-	-
MNS-2005/111-10-2	9,37	-	9,5	-	-	5,64	5,90	-	2,55	2,47	3,05	-	-
MNS-2005/111-11-1	5,02	3,65	3,24	1,38	-	2,61	3,87	3,13	1,14	1,18	1,16	1,48	1,24
MNS-2005/111-11-2	>4	>4,36	-	-	-	-	3,91	-	-	1,18	-	-	-
MNS-2005/111-11-3	>4	-	-	-	-	-	-	-	-	1,18	1,5	1	-
MNS-2005/111-11-6	5,28	4,66	4,28	1,13	-	2,67	4,34	4,76	0,65	0,70	0,69	1,63	0,91
MNS-2005/111-11-7	>5,5	4,15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MNS-2005/111-12-1	15,95	10,5	6,96	1,52	-	6,03	11,6	8,46	3,05	3,11	2,75	1,85	1,37
MNS-2005/111-12-2	15,6	10,7	-	1,46	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MNS-2005/111-13-1	22,5	16,5	-	1,36	-	10	15	15,5	3,35	3,5	3,30	1,5	0,97
Medias totales	5,73	4,04	3,40	1,42	0,67	2,81	4,02	3,86	0,96	1,01	0,82	1,47	1,05

Abreviaturas utilizadas en las medidas de las huellas: L (longitud); A (anchura); Fs (anchura de la huella desde el final de los dedos sin tener en cuenta las uñas); LII, LIII, LIV (longitud de los dedos); AII, AIII, AIV (anchura de los dedos); II/III, III/IV, IV/IV (ángulos entre los dedos, medidos a partir de los ejes de cada uno de ellos); x (distancia entre el talón y la parte distal de los dedos II y IV, sin contar sus uñas); y (distancia entre la recta que une los finales de los dedos II y IV, sin contar uñas, hasta la parte final del dedo III, con uña); LIII/LIV (relación entre la primera falange del dedo III y la primera del dedo IV); LII/LIII (relación entre las longitudes de las dos últimas falanges del dedo II); Te (distancia desde la línea que une la terminación de los dedos II y IV, con uñas incluidas, hasta el final del dedo III, con uña); Δ (distancia entre talón y la parte posterior del dedo III).

Posibles huellas de crías de terópodo en el yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España)

II/III (°)	III/IV (°)	II/IV (°)	x(cm)	y(cm)	x/y	LIII2/LIV1	LII3/LII2	Te (cm)	Te/A	(L-Te)/A	Λ (cm)	L/Λ
28	30	58	3,07	2,75	1,12	1,57	0,97	2,45	0,56	0,78	1,89	3,10
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26,5	30	58	3,07	2,75	1,12	1,57	0,97	2,45	0,56	0,78	1,89	3,10
20	28	45	-	-	-	1,35	0,89	-	-	-	1,86	-
-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,10	-
-	-	-	-	-	-	-	-	2,33	0,53	0,72	1,83	3,03
-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	28,25	45	-	-	-	1,35	0,89	2,33	0,53	0,72	1,83	3,00
-	30	-	3,80	2,79	1,36	-	-	2,8	0,61	0,81	1,97	3,30
18	-	-	-	-	-	-	1,00	-	-	-	-	-
-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25?	23	49	(11,7)	10,76	-	-	-	9,58	(0,42)	(0,81)	(5,95)	-
-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,90	2,86
36	20	55	13,44	-	-	(1,39)	(0,91)	-	-	-	10,5	-
18	26	50	3,8	2,79	1,36	-	1,00	2,8	0,61	0,81	1,97	3,19
22	24	43	3,15	2,75	1,15	1,40	0,95	2,5	0,66	0,85	1,68	3,40
-	22,5	-	3,25	2,50	1,30	1,35	-	2,49	0,63	0,81	1,77	3,24
24	21	45	3,22	2,53	1,27	1,35	0,92	2,21	0,56	0,86	1,76	3,19
26	37	68	3,24	3,06	1,06	-	-	2,74	0,68	0,85	1,87	3,29
-	26	-	3,36	2,69	1,25	1,38	-	2,50	-	-	1,98	3,03
-	35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,77	-
45	50	95	-	2,99	-	-	-	-	-	-	-	-
-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,85	3,00
16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	22	40	7,10	6,0	1,18	-	-	4,91	0,58	0,87	3,90	3,16
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	28,2	52	3,24	2,71	1,20	1,37	0,94	2,49	0,63	0,84	1,81	3,23
20	20	40	2,86	3,12	0,92	1,01	1,2	2,67	0,70	0,86	1,90	3,13
-	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,35	-
20	20	40	2,86	3,12	0,92	1,01	1,2	2,67	0,70	0,86	1,90	3,13
20	25	45	3,17	2,94	1,08	1,36	-	2,37	0,64	0,84	1,86	2,96
30	20	55	3,14	2,82	1,11	-	-	2,61	0,62	0,82	1,81	3,35
20	27	51	3,28	3,03	1,08	1,5	1,08	2,39	0,57	0,87	1,88	3,21
23,33	23,5	50,33	3,20	2,93	1,09	1,43	1,08	2,46	0,61	0,84	1,85	3,17
20	25	46	2,98	>1,8	-	-	1,09	-	-	-	1,76	-
25	25	50	3,66	2,89	1,27	-	1,34	2,30	0,62	1,07	2,02	3,12
25	25	50	17	>7	-	-	-	>7	-	-	7,5	-
-	-	-	-	-	-	-	-	9,46	0,47	-	-	-
20	25	45	-	11,1	-	-	-	9,2	-	-	-	-
25	25	50	3,66	2,89	1,27	-	1,34	2,30	0,62	1,07	2,02	3,12
25	25	50	2,88	2,62	1,10	1,46	-	2,40	0,67	0,83	1,66	3,25
20	20	40	-	2,48	-	-	-	2,40	0,61	-	-	-
23	29	50	2,99	-	-	-	1,2	-	-	-	(1,6)	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	25	50	2,88	2,62	1,10	1,46	-	2,40	0,67	0,83	1,66	3,25
-	-	-	8,05	>5,2	-	-	-	-	-	-	-	-
20	45	62	14,3	>7	-	1,04	0,70	-	-	-	7,05	-
42,20	-	-	7,42	4,40	1,69	-	-	4,16	-	-	3,26	-
65	65	130	5,46	4,20	1,30	-	-	3,37	-	-	3,38	2,77
25	30	52	2,37	2,64	0,90	-	0,82	2,33	0,64	0,74	1,35	3,72
-	60	-	-	2,88	-	-	-	2,56	-	-	-	-
40	50	90	-	-	-	-	-	2,70	-	-	-	-
25	46	-	-	-	-	0,75	0,74	-	-	-	1,75	3,02
65	40	105	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	19	31	7,88	8,28	0,95	-	-	7,10	0,68	0,84	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	25	67	12,3	10,6	1,16	-	-	9,1	0,55	0,81	6,70	3,36
23,14	25,83	49,22	3,05	2,83	1,09	1,37	1,02	2,47	0,62	0,81	1,82	3,15

Tabla I. Datos morfométricos de las huellas del yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España)

	P (cm)	z (cm)	AP (°)	h1 (cm)	h2 (cm)	v1 (km/h)	v2 (km/h)
MNS-2005/111-6-1_2	7,7	15,6	180	23,48	26,42	0,68	0,61
MNS-2005/111-6-2_3	7,9						
MNS-2005/111-4-1_2	7,8	-	-	23,36	26,28	-	-
MNS-2005/111-4-2_3	8,3						

Abreviaturas: P (paso); z (zancada); b1 (altura acetabular, según ALEXANDER, 1976); b2 (altura acetabular, según THULBORN, 1990); v1 y v2 (velocidades según ALEXANDER, 1976, utilizando b1 y b2, respectivamente).

Tabla II. Datos relativos a los dos rastros de terópodos del yacimiento de Valdehijuelos (Soria, España).

Yacimientos	L (cm)	L/A	III/II	III/IV	Δ/L (%)	II ^{IV} (°)	Te/A	LII2/LIV1	LII3/LII2	(L-Te)/A
Valdehijuelos										
Huellas minúsculas	5,73	1,42	1,47	1,05	31,7	49	0,62	1,51	0,85	0,79
Huella grande tipo	(22,9)	(1,45)	1,56	(0,96)	(32)	53	0,61	-	0,93	0,84
Grupo Oncala										
Camino del Molino de Bretún	4,20	1,40	1,45	0,94	28,5	53	0,56	-	-	0,82
Rio Ventosa	30,2	1,57	1,28	0,89	28,6	45	0,55	1,25	1	1,23
Revilla de Cidacos	15	1,62	1,55	1,14	23,7	45	0,72	1,5	1,04	1,0
Los Barranquillos	32	1,56	1,51	0,94	35,6	45	0,54	0,92	1,44	0,97
Valles de Valdelalosa Vb	22	1,54	1,4	1,02	32,2	45	0,60	-	0,86	0,93

Abreviaturas: las mismas que en la Tabla I.

Tabla III. Datos morfométricos de huellas "grallatorides" de algunos yacimientos del Grupo Oncala y de Valdehijuelos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R. MCN. (1976): Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, **261**: 129-130.
- AVNIMELECH, M. A. (1966): Dinosaur tracks in the Judean Hills. *Proceedings, Israel Acad. Sci. Humanities Sect. Sci.*, **1**: 1-19.
- BARCO, J. L.; CANUDO, J. I. & RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2004): Presencia de la icnoasociación Megalosauripus-Therangospodus en el Berriasiense (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica (Cuenca de Cameros, Soria): Implicaciones paleogeográficas. *Geo-Temas*, **6** (5): 15-18.
- CANUDO, J. L. & RUIZ-OMEÑACA, J. L. (2003): Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo aves) en España. In: *Dinosaurios y otros reptiles Mesozoicos en España* (edit. PÉREZ-LORENTE, F.). IER-Ciencias de la Tierra, Logroño, **26**, pp. 347-374.
- CARPENTER, K. (1992): Behavior of hadrosaurs as interpreted from footprints in the "Mesaverde" Group (Campanian) of Colorado, Utah, and Wyoming. *Contributions To Geology*, **29** (2): 81-95.
- CASAMIQUELA, R. M. (1964): *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Publ. Min. As. Soc. Río Negro, 229 pp.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M. L.; EZQUERRA R.; FERNÁNDEZ ORTEGA, A.; PÉREZ-LORENTE, F.; SANTAFÉ LLOPIS, J. V. & TORCIDA FERNÁNDEZ, F. (1993): Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2 (La Rioja, España). *Zubía*, Monográfico, **5**: 9-133.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M. L.; EZQUERRA, R.; PÉREZ-LORENTE, F. & SANTAFÉ, J. V. (1992): Revisión del yacimiento "Icnitas 3" de huellas de dinosaurio (Enciso, La Rioja, España). *Zubía*, **10**: 31-44.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M. L.; FERNÁNDEZ-ORTEGA, A.; PÉREZ-LORENTE, F. & SANTAFÉ-LLOPIS, J. V. (1991): Dinosaurios Coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja-España). *Revista Española de Paleontología*, **6** (2): 177-189.
- CLARK, N. D. L. & BRETT-SURMAN, M. K. (2008): A comparison between dinosaur footprints from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland, UK, and Shell, Wyoming, USA. *Scottish Journal of Geology*, **44** (2): 139-150.
- CLARK, N. D. L.; ROSS, D. A. & BOOTH, P. (2005): Dinosaur tracks from the Kilmaluag Formation (Bathonian, Middle Jurassic) of Score Bay, Isle of Skye, Scotland, U. K. *Ichnos*, **12**: 93-104.
- DE VALAIS, S. (2008): *ICnología de tetrapodos triásicos y jurásicos de Argentina: aportes al origen de las aves y los mamíferos*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, 316 pp. (Inédita).
- FARLOW, J. O. & CHAPMAN, R. E. (1997): The scientific study of dinosaur footprints. In: *The Complete Dinosaur* (edits. FARLOW, J. O. & BRETT-SURMAN, M. K.). Indiana Univ. Press, Bloomington, pp. 519-553.
- FUENTES VIDARTE, C. & MEIJIJE CALVO, M. (1998): Icnitas de Dinosaurios Terópodos en el Weald de Soria (España). Nuevo icnogénero *Kalobipus*. *Estudios Geológicos*, **54** (3-4): 147-152.

- FUENTES-VIDARTE, C.; MEJIDE-CALVO, M.; MEJIDE-FUENTES, F. & MEJIDE-FUENTES, M. (2005a): 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.
- FUENTES-VIDARTE, C.; MEJIDE-CALVO, M.; MEJIDE-FUENTES, F. & MEJIDE-FUENTES, M. (2005b): Fauna de vertebrados del Cretácico inferior de Zorralbo en Golmayo (Soria, España). *Revista Española de Paleontología*, N. E., X: 83-92.
- GARCÍA-RAMOS, J. C.; PIÑUELA, L. & LIRES, J. (2006): *Atlas del Jurásico de Asturias*. Nobel, Oviedo, 225 pp.
- GIERLINSKI, G. & ALHBERG, A. (1994): Late Triassic and Early Jurassic dinosaur footprints in the Höganäs Formation of southern Sweden. *Ichnos*, 3: 99-105.
- 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. U. C. M., 343 pp. (Inédita).
- HAUBOLD, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. *Encyclopedia of Paleoberpetology*, 18: 1-124.
- HAUBOLD, H. (1984): *Saurierfährten*. Wittenberg, Ziemsen, 231 pp.
- 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. (2008a): Los yacimientos de icnitas de dinosaurio y de otros reptiles en la provincia de Soria. *Arevacon*, 28: 18-31.
- HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; PASCUAL-ARRIBAS, C.; LATORRE MACARRÓN, P. & SANZ PÉREZ, E. (2008b): Contribución de los yacimientos de icnitas sorianos al registro general de Cameros. *Zubía*, 23-24: 79-120.
- LAPPARENT, A. E. & MONTENAT, C. (1967): Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon, Vendée. *Société Géologique de France*, nouvelle série, 107: 1-44.
- LEE, Y. N.; YANG, S.-Y.; SEO, S.-J.; BAEK, K.-S.; LEE, D.-J.; PARK, E.-J. & HAN, S.-W. (2000): Distribution and paleobiological significance of dinosaur tracks in the Jindong Formation (Albian) in Kosong County, Korea. *Paleontological Society of Korea, Special Publication*, 4: 1-12.
- LOCKLEY, M. G. (1991): *Tracking Dinosaurs: A new look at an Ancient World*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- LOCKLEY, M. G. (1994): Dinosaur ontogeny and population structure: interpretations and speculations based on fossil footprints. In: *Dinosaur Eggs and Babies* (eds. CARPENTER, K.; HIRSCH, K. F. & HORNER, J. R.). Cambridge University Press, pp. 347-370.
- LOCKLEY, M. G. (2009): New perspectives on morphological variation in tridactyl footprints: clues to widespread convergence in developmental dynamics. *Geological Quarterly*, 53 (4): 415-432.
- LOCKLEY, M. G.; GARCÍA-RAMOS, J. C.; PIÑUELA, L. & AVANZINI, M. (2008a): 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.; KIM, J. H.; KIM, K. S.; KIM, S. H.; MATSUKAWA, M.; RIHUI, L.; JIANJUN, L. & YANG, S. Y. (2008b): *Minisauripus* - the track of a diminute dinosaur from the

- Cretaceous of China and South Korea: implications for stratigraphic correlation and theropod foot morphodynamics. *Cretaceous Research*, **29**: 115-130.
- LOCKLEY, M.; MATSUKAWA, M. & LI, J. (2003): Crouching theropods in taxonomic jungles: ichnological and ichnotaxonomic investigations of footprints with metatarsal and ischial impressions. *Ichnos*, **10**: 169-177.
- LOCKLEY, M. G. & MEYER, C. (2000): *Dinosaur Tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press, 330 pp.
- LÜ, J. C.; ZHANG, X. L. & JIA, S. H. (2007): The discovery of theropod dinosaur footprints from the Middle Jurassic Yima Formation of Yima County, Henan Province. *Acta Geologica Sinica*, **81**: 439-444.
- 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.; BENITO, M. I.; ARRIBAS, J.; SERRANO, A.; ALONSO, A. & ALONSO-AZCÁRATE, J. (2003): The Cameros Basin: From Late Jurassic-Early Cretaceous Extension to Tertiary Contractual Inversion-Implications of Hydrocarbon Exploration. In: *AAPG International Conference and Exhibition, Barcelona, Spain. Geological Field Trip*, **11**: 56 pp.
- MORATALLA, J. J. (1993): *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleocnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y Paleología del Cretácico superior*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, 2 vols.
- MORENO, K. (2005): *Jurassic-Cretaceous dinosaur footprints from South America and pedal biomechanics in ornithomimid dinosaurs*. Ph. D. Thesis (unpublished). University of Bristol, 152 pp.
- OLSEN, P. E.; SMITH, J. B. & McDONALD, N. G. (1998): Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (Early Jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A.). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18** (3): 586-601.
- ORTEGA, F.; MALAFAIA, E.; ESCASO, F.; PÉREZ GARCÍA, A. & DANTAS, P. (2009): Fauna de Répteis do Jurássico Superior de Portugal. *Paleohispania*, **1**: 44-56.
- PASCUAL-ARRIBAS, C. & LATORRE-MACARRÓN, P. (2000): Huellas de *Eubrontes* y *Anchisauripus* en Carrascosa de Arriba (Soria, España). *Boletín Geológico y Minero*, **111** (1): 21-32.
- PASCUAL, C.; LATORRE, P.; HERNÁNDEZ, N. & SANZ, E. (2005): Las huellas de dinosaurios en los yacimientos del arroyo Miraflores (Fuentes de Magaña-Cerbón-Magaña), Soria. *Celtiberia*, **99**: 413-442.
- PASCUAL-ARRIBAS, C. & SANZ PÉREZ, E. (2000): Icnitas de dinosaurios en Valdellavilla (Soria, España). *Estudios Geológicos*, **56**: 41-61.
- PÉREZ-LORENTE, F. (1996): Pistas terópodas en cifras. *Zubía*, **14**: 37-55.
- PÉREZ-LORENTE, F. & ROMERO MOLINA, M. M. (2001): Icnitas terópodas del Cretácico inferior de La Rioja (España). *Zubia*, **19**: 115-138.
- PÉREZ-LORENTE, F.; ROMERO-MOLINA, M. M.; REQUETA, E.; BLANCO, M. & CARO, S. (2001): Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. *Ciencias de la Tierra*, **24**: 1-102.

- PETTI, F. M.; BENARDI, M.; FERRETTI, P.; TOMASONI, R. & AVANZINI, M. (2011): Dinosaur tracks in a marginal marine environment: the Coste dell'Anglone ichnosite (Early Jurassic, Trento Platform, NE Italy). *Ital. J. Geosci. (Boll. Soc. Geol. It.)*, **130** (1): 27-41.
- PIÑUELA SUÁREZ, L. (2000): *Ícnitas de dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, morfología e interpretación*. Trabajo de Investigación. Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, 63 pp. (Inédito).
- ROMERO MOLINA, M. M.; PÉREZ-LORENTE, F. & RIVAS CARRERA, P. (2003): Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurios. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (coord. PÉREZ-LORENTE, F.). Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. Instituto de Estudios Riojanos. Universidad de La Rioja, Logroño. *Ciencias de la Tierra*, **26**: 13-32.
- 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.
- RUIZ-OMEÑACA, J. I.; PIÑUELA, L.; GARCÍA-RAMOS, J. C. & CANUDO, J. I. (2009): Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico Superior de Asturias. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, Salas de los Infantes*: 273-291.
- SCHUDACK, U. & SCHUDACK, M. (2009): Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, **35** (2): 141-168.
- SMITH, J. B. & FARLOW, J. O. (2003): Osteometric approaches to trackmaker assignment for the Newark Supergroup ichnogenera *Grallator*, *Anchisauripus*, and *Eubrontes*. In: *The Great Rift Valleys of Pangea in Eastern North America, Volume 2: Sedimentology and Paleontology* (edits. LETOURNEAU, P. M. & OLSEN, P. E.). Columbia University Press, New York, pp. 273-292.
- THULBORN, T. (1990): *Dinosaur Tracks*. Chapman Hall, London, 410 pp.
- TORCIDA FERNÁNDEZ, F.; IZQUIERDO MONTERO, L. A.; HUERTA HURTADO, P.; MONTERO HUERTA, D. & PÉREZ MARTÍNEZ, G. (2003): Dientes de dinosaurios (Theropoda, Sauropoda) en el Cretácico Inferior de Burgos (España). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (coord. PÉREZ-LORENTE, F.). *Ciencias de la Tierra*, **26**: 335-346.
- VIERA, L. I.; TORRES, J. A. & AGUIRREZABALA, L. M. (1984): El Weald de Munilla (La Rioja) y sus ícnitas de dinosaurios (II). *Munibe*, **36**: 3-22.
- XING, L.; HARRIS, J. D.; TORU, S.; MASATO, F. & DONG, Z. M. (2009): Discovery of Dinosaur Footprints from the Lower Jurassic Lufeng Formation of Yunnan Province, China and New Observations on *Changpeipus*. *Geological Bulletin of China*, **28** (1): 16-29.
- YANG, X. L. & YANG, D. H. (1987): Dinosaur Footprints of Sichuan Basin. *Sichuan Science and Technology Publications*, pp. 1-30.
- YOUNG, C. C. (1960): Fossil footprints in China. *Vertebrata Palasiatica*, **4**: 53-66.
- ZHEN, S.; LI, J.; CHEN, W. & ZHU, S. (1995): Dinosaur and bird footprints from the Lower Cretaceous of Emei County, Sichuan. *Memoirs of the Beijing Natural History Museum*, **54**: 105-120.