

ASOCIACIÓN DE HUELLAS DE PTEROSAURIO EN EL YACIMIENTO DE LOS TORMOS (SORIA, ESPAÑA): IMPLICACIONES ICNOTAXONÓMICAS

[*Pterosaur tracks association in "Los Tormos" tracksite (Soria, Spain): icnotaxonomic implications*]

Carlos PASCUAL ARRIBAS*

Nieves HERNÁNDEZ MEDRANO**

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

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

(FECHA DE RECEPCIÓN: 2012-06-13) (FECHA DE ADMISIÓN: 2012-07-19)
BIBLID [0211-8327 (2012) 48 (1); 7-36]

RESUMEN: En el Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros se encuentra una de las colecciones más importantes de huellas de pterosaurios del mundo. Se han definido, hasta ahora, 6 icnoespecies, algunas de las cuales coexisten en un mismo yacimiento. Tras la limpieza de varios niveles de icnitas del yacimiento de Los Tormos (Soria, España), se han descubierto nuevas pisadas de estos reptiles, de los que cuatro morfotipos se sitúan en un mismo nivel y otros dos más en uno inferior. Las icnitas se asignan a dos icnoespecies conocidas (*Pt. palacieisaenzi* y *Pt. cidacoi*), posiblemente a otras dos también existentes (*Pt. longispodus* y *Pt. nipponensis*), y dos morfotipos no son identificados, uno de los cuales posiblemente pertenece a un icnogénero e icnoespecie nuevos.

La simultaneidad de icnoespecies diferentes en un mismo yacimiento permite afirmar que algunos tipos de pterosaurios podían convivir en un mismo nicho ecológico, del mismo modo a como lo hacen, hoy día, por ejemplo, las aves en las Marismas del Guadalquivir (parque de Doñana).

El estudio de las huellas y de sus posibles autores nos lleva a señalar: a) La diagnosis del icnogénero *Pteraichnus* debe ser enmendada, pues refleja la descripción general de casi todas las huellas de pterosaurios existentes; y b) los pterosaurios eran capaces de desplazarse, en ocasiones, apoyando sólo los dedos de los pies.

Palabras clave: Icnofacies de pterosaurios, coexistencia de icnoespecies, cuenca de Cameros, Soria.

ABSTRACT: The Oncala Group of the Cameros Basin provides one of the largest collections of pterosaur tracks in the world. 6 ichnospecies have been defined so far, some of which coexist in the same tracksite. After cleaning various levels of tracks from Los Tormos tracksite (Soria, Spain), new tracks of these reptiles have been found belonging to four different morphotypes at that same level, which do not correspond with other two types of a lower level. The ichnites are assigned to two well known ichnospecies (*Pt. palacieisaenzi* and *Pt. cidacoi*), two others possibly could be assigned to already existing ichnospecies (*Pt. longispodus* and *Pt. nipponensis*) and two morphotypes are unidentified, one of which possibly belongs to a new ichnogenus and ichnospecies.

The simultaneity of different ichnospecies in the same tracksite suggests that some of the various types of pterosaurs could live in the same ecological niche, just as they do nowadays, for example, a great diversity of birds in the Guadalquivir marshes (Doñana National Park).

The study of these tracks and their potential trackmaker suggest that: a) The diagnosis of the ichnogenus *Pteraichnus* should be amended because it reflects the general description of all virtually existing pterosaur ichnites; b) pterosaurs could move occasionally putting all their weight just on their toes.

Key words: Pterosaurs icnofacies, coexistence of icnospecies, Los Tormos, Cameros basin, Soria.

INTRODUCCIÓN

Las características morfológicas de las huellas de pterosaurios tienen una variabilidad muy pequeña, en consecuencia, el número de icnogéneros establecidos es muy reducido: *Agadirichnus* (AMBROGGI & LAPPARENT, 1954), *Pteraichnus* (STOKES, 1957), *Purbeckopus* (WRIGHT *et al.*, 1997) y *Haenamichnus* (HWANG *et al.*, 2002). De todos ellos, *Pteraichnus* es el que engloba un mayor número de icnoespecies (11), aunque algunas de ellas han sido cuestionadas (SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ *et al.*, 2009).

Comúnmente, los yacimientos suelen contener un solo tipo de huellas. Sin embargo, en algunos casos, se ha citado la coexistencia en niveles diferentes de icnitas que por sus características parecen pertenecer a icnoespecies distintas. Así ocurre en el yacimiento del Barranco de Valdelavilla (PASCUAL & SANZ, 2000) en el que se han encontrado al menos tres tipos de huellas de pterosaurios, dos de las cuales se convirtieron en las icnoespecies *Pteraichnus parvus* (MEIJIDE CALVO *et al.*, 2001; FUENTES VIDARTE *et al.*, 2004) y *Pteraichnus vetustior* (MEIJIDE FUENTES, 2001; FUENTES VIDARTE *et al.*, 2004).

Más difícil es encontrar icnoespecies diferentes en el mismo nivel estratigráfico. Esto ocurre, por ejemplo, en el yacimiento de Los Tormos, en el que MORATALLA (1993) describe huellas que asocia con quelonios. Dos años después LOCKLEY *et al.* (1995) las reclasifican como pertenecientes a pterosaurios. Posteriormente, nuevos hallazgos de huellas en el mismo nivel permiten a PASCUAL & SANZ (2000) describir una nueva icnoespecie:

Pteraichnus palacieisaenzi. En esta ocasión, las icnitas aparecen junto a otras más pequeñas que no asignan a un icnogénero concreto. En una revisión de las huellas de pterosaurios del Grupo Oncala, SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ *et al.* (2009) reconocen también la existencia de varios tipos de huellas, aunque no aceptan la validez de la icnoespecie por no cumplir las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) (edición de 1999) y por considerar que no difiere de la icnoespecie *Pt. saltwashensis*. Al mismo tiempo, indican que su estado de conservación es pobre. Posteriormente, la limpieza de parte de las huellas de pterosaurios permite a CAMPAÑA-LOZANO *et al.* (2010) confirmar que son reales y que la preservación, en general, es buena. Durante una segunda fase de limpieza y fabricación de contramoldes, conforme a las condiciones exigidas por el CINZ, previa a una próxima redefinición de la icnoespecie, se han hallado nuevas huellas de pterosaurios. Algunas de ellas se sitúan sobre un nuevo nivel, perteneciendo a cuatro icnoespecies diferentes, hecho poco común en los yacimientos de este tipo.

El presente trabajo tiene como objetivo describir las huellas del nuevo nivel localizado en Los Tormos, clasificarlas, compararlas con las de otros niveles y mostrar cómo pterosaurios de diferentes especies podían coexistir en algunos tipos especiales de ambientes como lo hacen hoy, por ejemplo, algunas especies de aves.

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Las huellas objeto de estudio se ubican en el conocido yacimiento de Los Tormos (AGUIRREZABALA & VIERA, 1983), cercano a la localidad de Santa Cruz de Yanguas (fig. 1). Estos autores establecen 5 niveles (del 0 al 4) en los que describen huellas de terópodos de varios tamaños. Las más pequeñas y estilizadas las localizan en el nivel 0. Al nivel 1 refieren huellas de tamaño medio que, posteriormente, MORATALLA (1993) clasifica como pertenecientes al icnogénero *Fillichnites*. Es en este nivel donde aparecen las primeras huellas de pterosaurios (LOCKLEY *et al.*, 1995; PASCUAL & SANZ, 2000). En los niveles 2 y 3 citan la existencia de huellas de terópodos de dedos más gruesos, que se corresponden con el icnogénero *Therangospodus* definido por MORATALLA (1993) y LOCKLEY *et al.* (2000). En el nivel 4, sólo señalan la presencia de una huella de terópodo, aunque también existen huellas de manos atribuibles a la icnoespecie *Pt. palacieisaenzi* (PASCUAL & SANZ, 2000).

Las nuevas icnitas, objeto de este trabajo, se hallan en un nivel (LTM-1_2-a) limoarenoso gris oscuro, algo azulado, situado 5-7 cm por encima del nivel 1 de AGUIRREZABALA & VIERA (1983) (para evitar una reenumeración de los niveles originales, que podría llevar a confusión, se ha optado por respetar los de estos autores). En el techo del estrato, aparecen, en algunas zonas, restos de *ripples marks* y una fina capa de limolitas, a veces, con óxidos de hierro de 2,5 mm o menos de espesor. Algunas de las huellas se sitúan sobre los *ripples marks*.

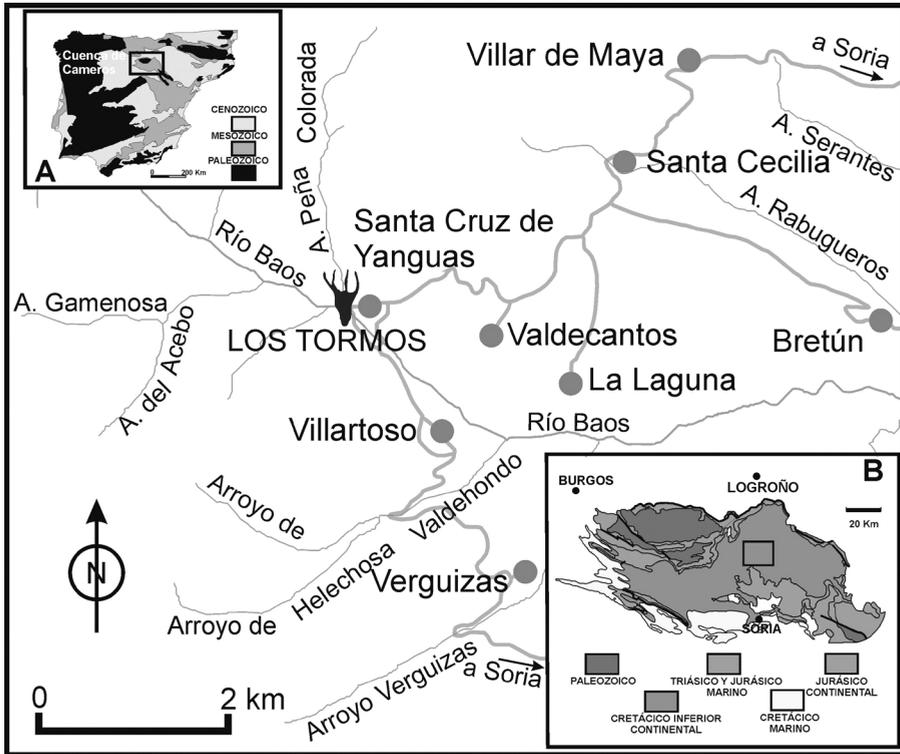


Fig. 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de Los Tormos (Soria, España).

Este nivel junto con el resto de los del yacimiento forma parte de las últimas capas de la Formación Huérteles (GUIRAUD, 1983). Esta unidad constituye el tramo medio del Grupo Oncala (TISCHER, 1966). Posee un carácter mixto, con predominio de facies detríticas en el oeste de la cuenca y facies calcáreas en el este. En el caso del yacimiento de Los Tormos, las areniscas y limolitas arenosas fueron depositadas en una llanura aluvial proximal de naturaleza areno-fangosa de un sistema de *playa-lake* (GÓMEZ-FERNÁNDEZ & MELÉNDEZ, 1994), a partir de flujos, por lo general, poco canalizados (GÓMEZ FERNÁNDEZ, 1992), aunque en esta zona dichos flujos canalizados eran más abundantes, como puede comprobarse en los niveles superiores del yacimiento, donde existen rellenos de paleocanales. Esta unidad, de carácter mixto (predominio de rocas detríticas hacia el oeste de la cuenca y de calizas hacia el este de la misma), muestra en ocasiones contaminaciones marinas hacia el este. La presencia de grietas de desecación (*mud cracks*) indica períodos de sequía que se producían en la zona sometida a un clima subtropical. En otros momentos, las abundantes precipitaciones propiciaban su encharcamiento y la aparición de pequeños lagos efímeros, al mismo tiempo que se desarrollaba abundante vegetación (niveles carbonosos y restos de troncos).

Los datos proporcionados por ostrácodos, charofitas y por el estudio estratigráfico apuntan a que la Formación Huérteles (Grupo Oncala de TISCHER, 1966) a la que pertenece el yacimiento, se acumuló a lo largo del Berriasense medio (MARTÍN-CLOSAS & ALONSO-MILLÁN, 1998; SCHUDACK & SCHUDACK, 2009).

METODOLOGÍA

Las diferencias entre huellas dependen del individuo que las originó, de su dinámica y de la naturaleza del sustrato. Dado que es común encontrar huellas con variaciones morfológicas en un mismo rastro, se suelen utilizar diversos elementos morfológicos y morfométricos para distinguir entre icnoespecies.

En la fig. 2 se indican las medidas que se han utilizado en el estudio de estas huellas. Como consecuencia de la variación de la longitud de las huellas de las manos por la mayor o menor extensión del dedo I hacia delante, se define una nueva variable: Lmex o longitud de la mano con el dedo I totalmente extendido, en oposición al dedo III (longitud desde la parte distal del dedo I a la del III, pasando por la separación entre los dedos y los metacarpos) y una nueva relación: Lp/Lmex.

Junto a estas medidas se tienen en cuenta cualidades no métricas, tal como son la forma de los dedos, forma de las uñas, tipo de talón, apoyo digitígrado o plantígrado de los pies...

Muchas de estas características son una expresión de la anatomía de los autópodos, por lo que no sólo las hemos tenido en cuenta con fines clasificatorios, sino que además las hemos utilizado para reconocer al posible autor de las mismas.

Las abreviaturas utilizadas son las siguientes (seguidas de “p” se refieren a pies; seguidas de “m” se refieren a las manos):

En medidas:

- | | |
|--|----------------------------|
| L - Longitud de la huella | A - Anchura la huella |
| LI, LII, LIII - Longitud de los dedos de la mano I, II y III, respectivamente. | |
| I [^] II, II [^] III, I [^] III - Ángulos interdigitales entre los dedos de la mano I y II, II y III, y I y III, respectivamente. | |
| O - Orientación o rotación de la huella respecto al eje del rastro. | |
| Dp-m - Distancia entre pie y mano | α -Abertura del pie |

P - Paso	z - Zancada
AP - Ángulo de paso	Lr - Anchura de rastro o luz de rastrillada
Lmt - Longitud de la zona metatarsal	Ld - Longitud de la zona de los dedos
Lmex - Longitud de la mano con los dedos I y III extendidos y en oposición	
Ap - Amplitud de ras	

En descripciones:

PT.- Plantígrado	SPT.- Semiplantígrado	DT.- Digitígrado
T.- Triangular	RE.- Rectangular estrecho	RA.- Rectangular ancho
PM.- Prolongación de metatarsales	AB.- En abanico	
PR.- Paralelos y rectos	PC.- Paralelos y curvados	

Los datos colocados entre paréntesis () corresponden a medidas inseguras o tomadas de representaciones gráficas.

DESCRIPCIÓN

Nivel N1_2-a.- Las nuevas icnitas se muestran en un nivel situado entre el 1 y el 2 de AGUIRREZABALA *et al.* (1983). Generalmente, se muestran como huellas verdaderas, aunque en algunos casos se ven como suprahuellas o huellas de relleno (huellas en la capa superior, originadas por el recubrimiento de las huellas originales con sedimento, habitualmente de poco espesor, que se adapta, más o menos, a su morfología; cuanto más fina es la capa, más se asemejan a ellas y mayores son los datos que proporcionan (LOCKLEY, 1993). Cuando así sucede, están sobre la fina película de limolita con óxidos de hierro que aparece, a veces, sobre las huellas verdaderas (fig. 3). Debido a la erosión y a su impresión, en ocasiones, sobre algunos *ripples* simétricos, algunas huellas están incompletas o mal preservadas. Aun así, es posible distinguir varios rastros de pies y manos.

Lo primero que podemos percibir es que, aunque el tamaño de las mismas es similar, su morfología no siempre es igual. En función de ella, podemos establecer varios morfotipos.

Morfotipo A.- Está formado por huellas de pies semiplantígrados y manos digitígradas, de reducido tamaño (Lp de unos 5,5 cm; fig. 4-1; tabla I). Se ha reconocido un rastro formado por cuatro pares pie-mano y 4 huellas aisladas, tanto de manos como de pies. Las marcas de los pies son mucho más largas que anchas (L/A = 2,22), con disposición de los dedos en forma de abanico. Las señales de los dedos, de longitud ligeramente inferior a la de los metatarsales (1:1,15), son delgados y acaban en uñas de terminación acuminada,

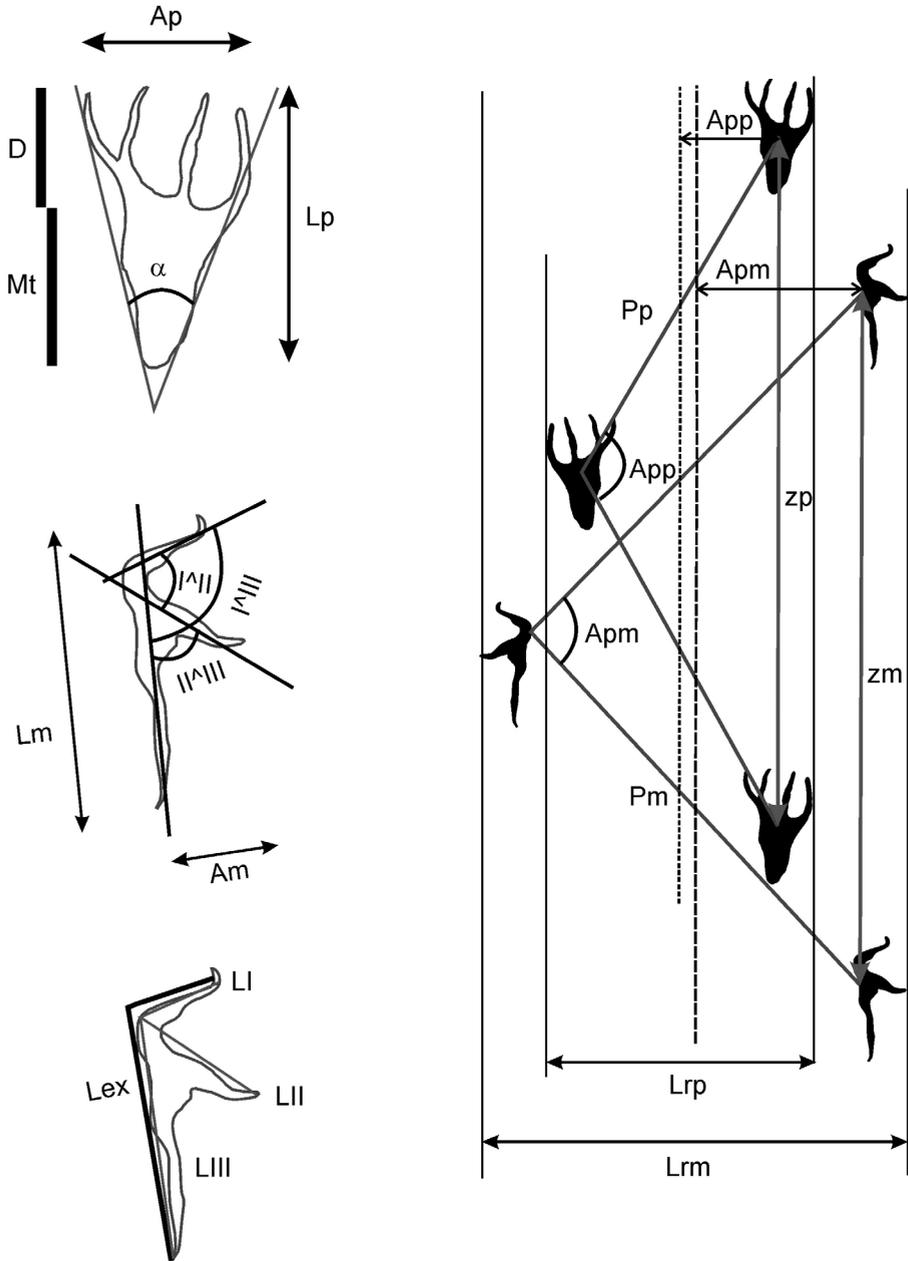


Fig. 2. Medidas utilizadas en el texto.

dirigidas hacia delante. La parte metatarsal es alargada y estrecha, en algunas ocasiones, muy acentuada, por obliteración. El ángulo interdigital (56°) es muy superior a la abertura del pie (unos 26°).

Las huellas de las manos (fig. 5-1; tabla I) son casi tan largas como las de los pies (media $L_p/L_m = 0,93$). Su longitud extendida (L_{mex}) es de unos 6,76 cm ($L_p/L_{mex} = 0,88$). Muestran las marcas de 3 dedos terminados en uñas gruesas, curvadas y de terminación acuminada. La uña del dedo I es grande y muy arqueada, presumiblemente por su apoyo casi paralelo al suelo (se mantiene el perfil lateral arqueado de la uña por apoyo total de la misma), la del dedo II lo está menos, posiblemente por haberse apoyado inclinadamente (pierde parte del perfil arqueado por apoyo parcial de la uña y ligera penetración de su parte distal en el sedimento); mientras la del dedo III es casi recta (apoyo perpendicular al suelo) y está muy poco ensanchada en su base. En las huellas del rastro, los dedos forman ángulos interdigitales casi rectos, es decir, la abertura total es cercana a la de un ángulo llano (unos 170°). En otras zonas de la misma capa, hay icnitas en las que los ángulos interdigitales son más variables, oscilan entre 150° - 170° . Las marcas de los tres dedos son de longitudes desiguales. La del I es la menor y se dispone paralela a la dirección de marcha y en sentido de la misma; la del dedo II es perpendicular a la línea media del rastro y en sentido lateral; la del dedo III, la mayor, también es paralela al rastro, pero en sentido contrario al de avance. El tamaño de los dedos I y II difiere muy poco, mientras el tercero es mucho más largo (1:1,3:2,2).

Tabla I. Datos de las huellas del rastro LMT-1_2-a-R1. Morfotipo A								
Huella	L (cm)	A (cm)	O ($^\circ$)	P (cm)	z (cm)	AP ($^\circ$)	Lr (cm)	I ¹ ∧II ¹ ∧III ¹ α
LTM-1_2-a-R1- 1m	5,47?	2,2?	-	23	36,5	123	-	?-?-170
LTM-1_2-a-R1- 2m	>4	>1	0	18,8	29,5	115	12,25	-
LTM-1_2-a-R1- 3m	>4,4	>1,45	0	17	-	-	12,25	90-80-170
LTM-1_2-a-R1- 4m	5,95	2,5	-	-	-	-	-	97-60-157
LTM-1_2-a-R1- 1p	5,4	2,2?	-	16,5	32,8	144	-	25
LTM-1_2-a-R1- 2p	5,7	2,6	+14	17,5	34,8	155	8,5	27
LTM-1_2-a-R1- 3p	5,5	2,4	+14	16,4	-	-	7,25	27
LTM-1_2-a-R1- 4p	5,6?	2,5	-	-	-	-	-	25
Medias pies	5,55	2,5	+14	16,8	33,8	147,5	7,88	26
Medias manos	5,95	2,5	0	19,6	33,0	119	12,25	93,5:70:163,5
Otros datos:								
$L_p/A_p = 2,22$	$L_m/A_m = 2,28$		$L_p/L_m = 0,93$	$Dp-m$ media = 9,1		$LII:LIII = 1:1,3:2,2$		
App media = 3,31 cm	Apm media = 4,63		$Lmt/Ld = 1,20$	$L_p/L_{mex} = 0,88$		L_{rastr} = 69		
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

El rastro (fig. 6-1) es de vía ancha, con alternancia de pies y manos. Las señales de las manos se disponen ligeramente más laterales que las de los pies y detrás de las de éstos. Las de los pies están giradas hacia el exterior del rastro unos 14 grados, mientras que las de las manos son casi paralelas a la línea media del rastro. Los pasos de los pies son ligeramente menores que los de

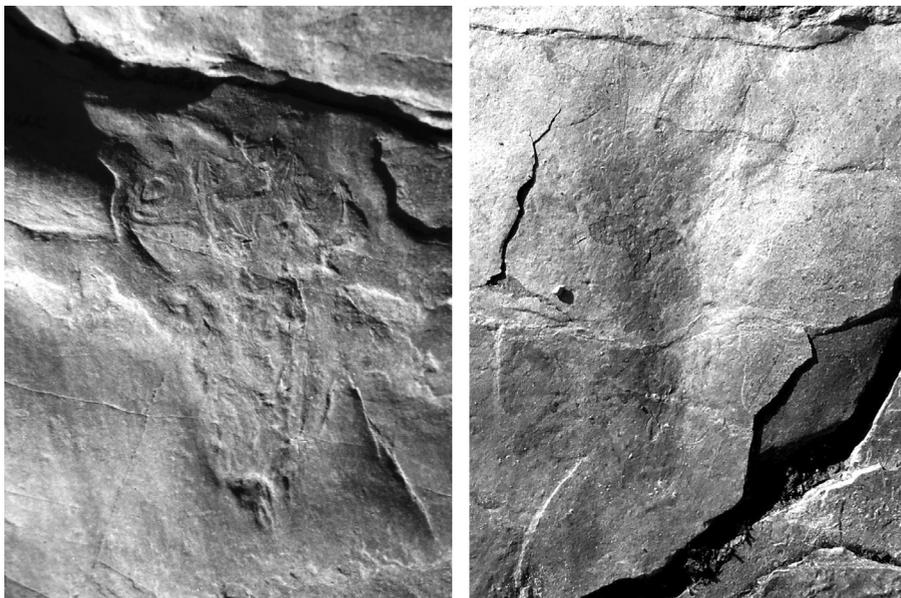


Fig. 3. Huella (izquierda) y suprabuella (derecha) de pterosaurios.
Yacimiento Los Tormos (Soria, España).

Tabla II. Datos de las huellas del rastro LMT-1_2-a-R1. Morfotipo B								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^{II} /I ^{III} α
LTM-1_2-a-R2- 3m	>4,5	(2,2)	-	24,5	36,5	99	18,3	-
LTM-1_2-a-R2- 4m	>3,13	-	-7	24	38	-	-	-
LTM-1_2-a-R2- 5m	>2,99	(2,5)	-	23,5	-	-	-	-
LTM-1_2-a-R2- 1p	3,41	2,26	-	21,2	39,5	128	-	-
LTM-1_2-a-R2- 2p	(3,79)	(1,81)	-	22	39?	138	12,2	-
LTM-1_2-a-R2- 3p	3,65	2,45	+5	18,5	35,5	(123)	10	-
LTM-1_2-a-R2- 4p	3,52	2,39	+3	21	39,8	-	11,7	-
LTM-1_2-a-R2- 5p	(4,77)	(2,93)	-	24	38	-	-	-
Medias pies	3,53	2,37	+4	20,94	38,45	129,7	11,3	-
Medias manos	-	(2,35)	-7	24,0	37,25	99	18,3	-
LTM-1_3-a-1	3,95	1,56	-	-	-	-	-	-
Otros datos:								
Lp/Ap = 2,53 Aislada	Lm/Am =		Lp/Lm =		Dp-m media = 10,47		LI:LII:LIII =	
App media = 4,34	Apm media = 7,54		Lmt/Ld =		Lp/Lmex =		Lrastró = 80	
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

las manos (16,8 cm en los pies, frente a 19,6 cm, en las manos), pero no sus zancadas, que son prácticamente iguales. Por el contrario, los ángulos de paso de las manos son menores que los de los pies (media de 119° para las manos y 147,5° en el caso de los pies). Se observa que el último paso del pie aumenta,

Tabla III. Datos de las huellas del rastro LMT-1_2-a-R1. Morfotipo C								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^{II} /I ^{III} α
LTM-1_2-a-R3- 1m	6,56	2,18	-	26,5	44	120	-	80-50-130
LTM-1_2-a-R3- 2m	6,48	2,23	-18	23,2	36	93	17,25	85-35-120
LTM-1_2-a-R3- 3m	6,73	2,48	0	25	38,5	102	21,82	50-50-97
LTM-1_2-a-R3- 4m	6,88	2,36	-15	24	-	-	20,45	85-50-135
LTM-1_2-a-R3- 5m	5,75	2,28	0?	-	-	-	-	55-70-125
LTM-1_2-a-R3- 6m	(5,46)	2,42	-	-	-	-	-	60-55-115
LTM-1_2-a-R3- 1p	5,04	2,27	-	24	40,5	142	-	10
LTM-1_2-a-R3- 2p	5,02	2,41	-10	19	34,5	122	9,09	15
LTM-1_2-a-R3- 3p	>3,7	2,33	+23	22	39	-	13,18	15
LTM-1_2-a-R3- 4p	>3,49	1,87	+15	19,3	-	-	-	6
Medias pies	5,03	2,22	+9,3	21,08	38	132	11,13	11,5
Medias manos	6,48	2,33	-8,25	24,68	39,5	105	21,14	71-51-120
LTM-1_2-a-m1	4,44	2,09	-	-	-	-	-	50:45:95
LMT-1_2-a-p1	4,21	2,64	-	-	-	-	-	12
Otros datos:								
Lp/Ap = 2,27	Lm/Am = 2,78		Lp/Lm = 0,78		Dp-m media = 10,47		Ll:LII:LIII = 1:1,1:1,6	
App media = 4,83	Apm media = 8,41		Lmt/Ld = 1,42		Lp/Lmex = 0,55		Lrastró = 120	
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

Tabla IV. Datos de las huellas del morfotipo D								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^{II} /I ^{III} α
LTM-1_2-a-D-m-1	5,81	2,1						92-84-170
LTM-1_2-a-D-m-2								
LTM-1_2-a-D-p-1	4,74	2,57						29
LTM-1_2-a-D-p-2	(4,58)	(2,70)		22,0				

Tabla V. Datos de las huellas del rastro LMT-1-R6. Morfotipo F								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^{II} /I ^{III} α
LTM-1-R6- 1m	(5,2)	1,85	-	-	40	-	-	-
LTM-1-R6- 3m	6	2,3	-	28,25	-	108	(17)	65-35-96
LTM-1-R6- 4m	(6)	(1,8)	-14	-	-	-	-	-
LTM-1-R6- 1p	6,4	3,1	-	22	40	129	-	27
LTM-1-R6- 2p	-	3,25	-	25,5	40,5	120	13,8	
LTM-1-R6- 3p	6,25	3,2	+7	25?	41	120	15,5	26
LTM-1-R6- 4p	5,5	2,9	+7	22	-	-	-	26
LTM-1-R6- 5p	6,5	(4,5)	(+20)	-	46	-	-	28
LTM-1-R6- 7p	(5,7)	(4)	-	-	-	-	-	(32)
Medias pies	6,07	(3,39)	+11,3	23,63	40,5	123	14,7	26,75
Medias manos	(5,68)	(1,98)	-14	28,25	40	108	(17)	65-35-96
Otros datos:								
Lp/Ap = (1,79)	Lm/Am = 2,87		Lp/Lm = 1,07		Dp-m media = 9,58		Ll:LII:LIII = (1:1,4;2,3)	
App media = 5,43	Apm media = (6,63)		Lmt/Ld = (1)		Lp/Lmex = 0,89		Lrastró = 157	
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

Tabla VI. Datos de las huellas del rastro LMT-1-R7. Morfotipo F								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^Λ Π ^Λ III α
LTM-1-R7- 1m	>4,7	2	-	(25,4)	(40,7)	(101)	-	-
LTM-1-R7- 2m	>4,5	(2)	-	(27,3)	(45)	(110)	(18)	-
LTM-1-R7- 3m	>3	(2,2)	-	(27,5)	(47)	(119)	(18)	-
LTM-1-R7- 4m	5,2	2	+15	(26)	-	(133)	(17)	120-40-160
LTM-1-R7- 5m	5,5	2,1	-	-	-	-	-	-
LTM-1-R7- 1p	6,7	3,2	-	23,2	41,5	121	-	23
LTM-1-R7- 2p	7	3,2	+10	24,5	45,5	123	16	25
LTM-1-R7- 3p	>4,5	3,3	+8	27,0	46,8	130	16,5	25
LTM-1-R7- 4p	>6	>2,5	+7	26,5	45,0	133	15,7	25
LTM-1-R7- 5p	6,5	3,2	+7	24,0	45,4	125	13,5	27
LTM-1-R7- 6p	6	3,2	+14	27,1	-	-	15,2	24
LTM-1-R7- 7p	6,5	3	-	-	-	-	-	-
Medias pies	6,53	3,18	+9,2	25,38	44,7	126,4	15,38	24,83
Medias manos	(5,35)	2,03	+15	26,55	44,23	110,0	(17,67)	120-40-160
Otros datos:								
Lp/Ap = 2,05	Lm/Am = (2,64)	Lp/Lm = (1,22)		Dp-m media = 11,14		Ll:Lll:LIII = (1:1,53:2,35)		=
App media = 5,66	Apm media = (7,33)	Lp/Lmex = 1,02		Lmt/Ld = (1,2)		Lrastró = 150		
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

Tabla VII. Datos de huellas pequeñas morfotipo E								
Huella	L (cm)	A (cm)	O (°)	P (cm)	z (cm)	AP (°)	Lr (cm)	I ^Λ Π ^Λ III α
LTM-1_2-a-E-m1	5,27	1,92	-	-	-	-	-	?-ζ-102
LTM-1_2-a-E-p-1	6,57(7,07)	3,05	-	(22,5)	(34,5)	-	-	37
Medias pies	6,57	3,05	-	(20)	(34,5)	-	-	37
Medias manos	5,27	1,92	--	-	-	-	-	ζ-ζ-102
Otros datos:								
Lp/Ap = 2,15	Lm/Am = 2,74	Lp/Lm = 1,25		Dp-m media = 9,54		Ll:Lll:LIII = 1:1,6:2,1-2,6		
App media =	Apm media =	Lmt/Ld =		Lp/Lmex =		Lrastró =		
Medidas de longitudes en cm y de ángulos en grados.								

al mismo tiempo que la anchura del rastro disminuye. Sin embargo, no hay un cambio similar en el caso de las manos, indicando que los pies son los que gobiernan el desplazamiento cuadrúpedo del reptil. Esta misma circunstancia se advierte en otros tipos de huellas, como ocurre entre las de los saurópodos (Las Cuestas I; PASCUAL *et al.*, 2008). La luz y amplitud de rastro de los pies (Lrp = 7,88 cm; App = 3,31 cm) son inferiores que las de las manos (Lrm = 12,25 cm; Apm = 4,63 cm). La relación entre la amplitud de rastro y la anchura de los pies es de 1,85 en el caso de las de las manos y 1,32 en la de los pies.

Morfotipo B.- Un segundo tipo de huellas (tabla II) está formado por marcas de pies digitígrados y manos pequeñas. Se puede observar un rastro

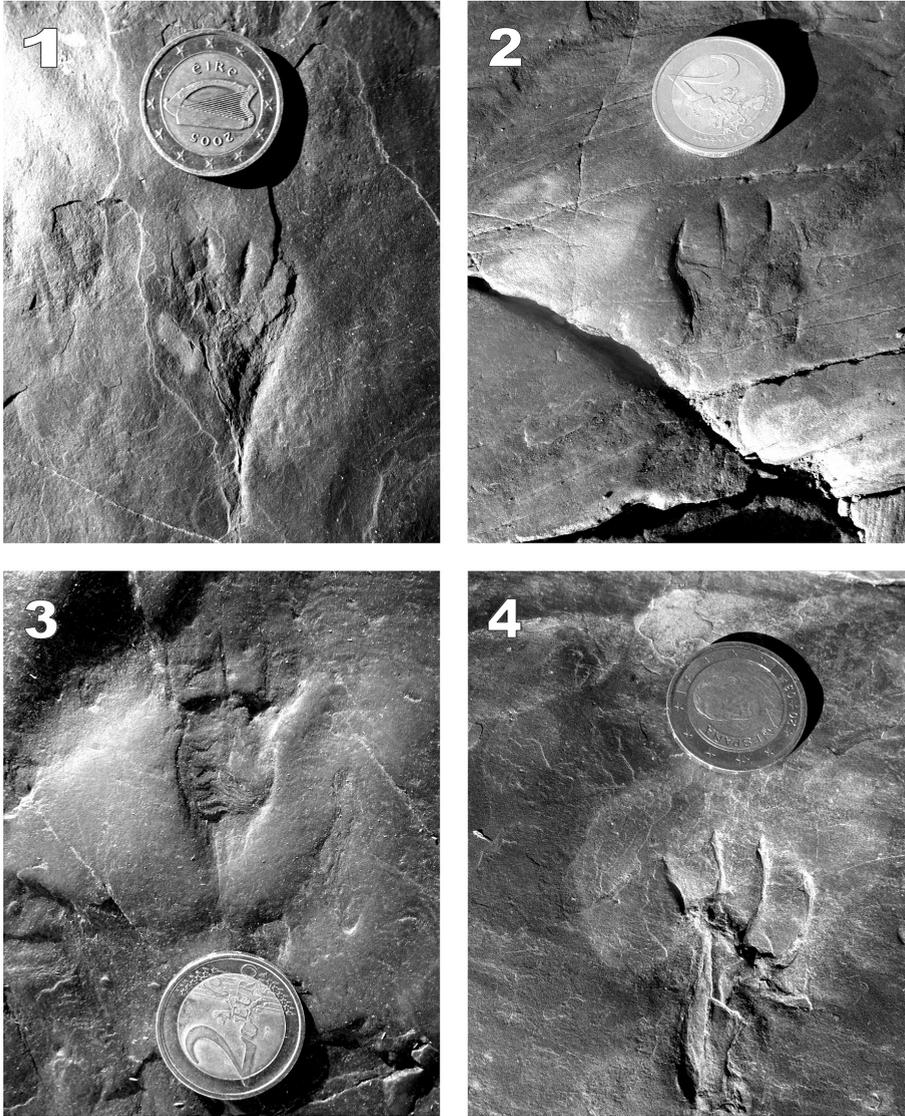


Fig. 4. Morfotipos de huellas de pies de pterosaurios del yacimiento de Los Tormos (Soria, España). Nivel N1_2-a. Escala: diámetro de la moneda = 2,57 cm.

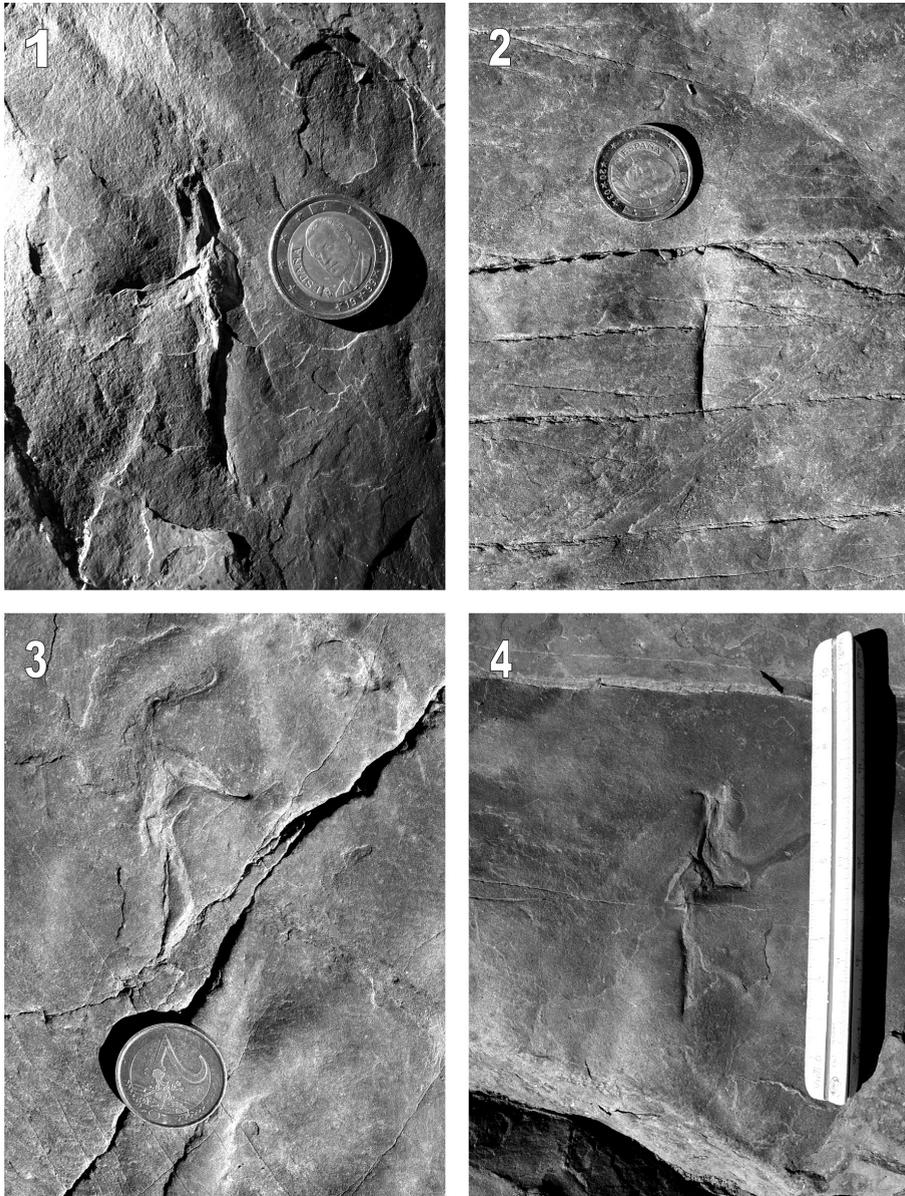


Fig. 5. Huellas de manos de pterosaurios de los morfotipos A (1); B (2); C (3) y D (4).
Los Tormos, N1_2-a. Escala: diámetro de la moneda = 2,57 cm.

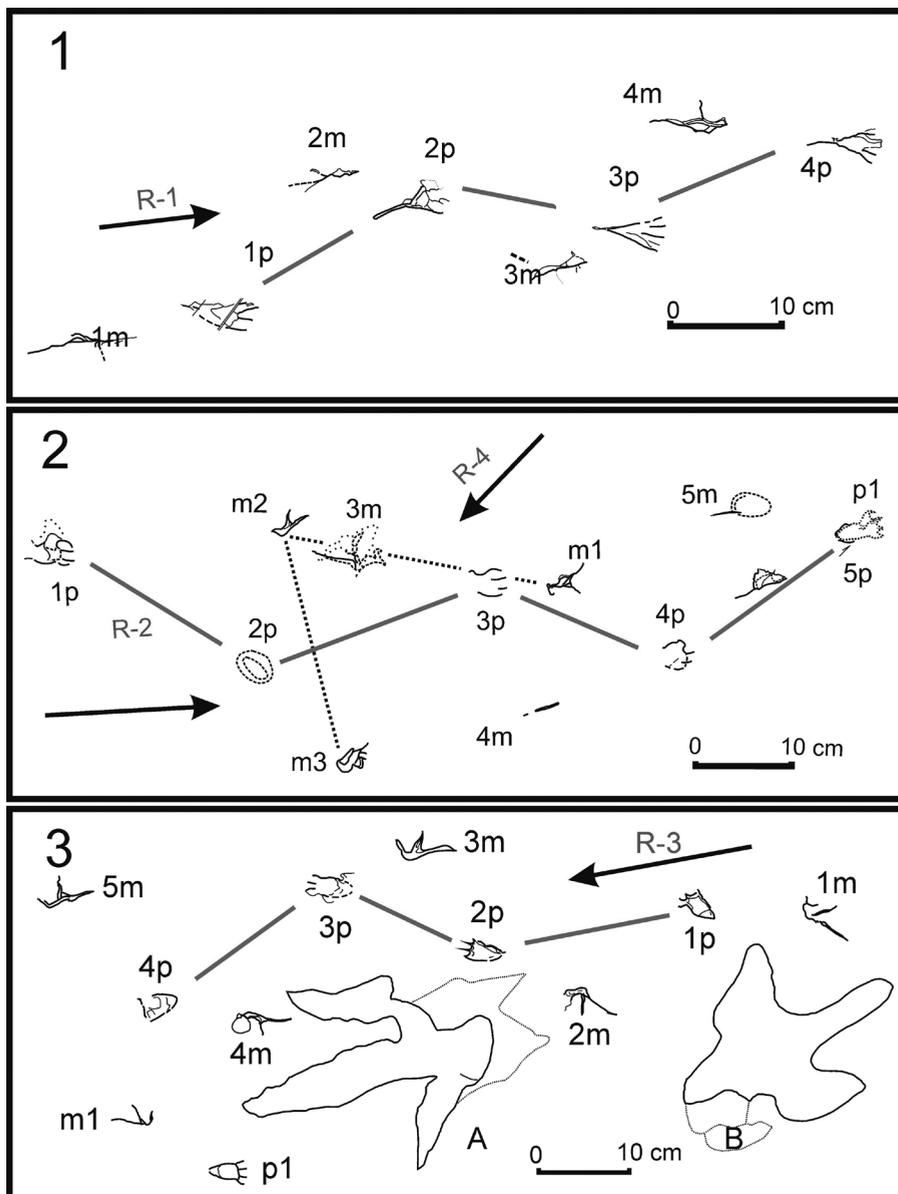


Fig. 6. Rastros R-1, R-2 y R-3 correspondientes a los morfotipos A, B y C de huellas de pterosaurios del yacimiento de Los Tormos (Soria, España).

(7 huellas y una subhuella), con mayor proporción de marcas de pies, y una huella aislada de pie semiplantigrado. Las impresiones de éstos (fig. 4-2) son tetradáctilas, de pequeña longitud, tanto en la huella aislada completa ($L_p = 3,95$), como en las digitígradas ($L_p = 3,53$ cm). La mayoría sólo muestran las señales de los dedos ($L_{pd} = 3,4$ cm de media) y la parte distal del metatarso, que muestra claramente que se elevaba del suelo por el profundo escalón que origina respecto al nivel del sustrato. Las marcas de los dedos son de longitudes muy parecidas, aunque las de los centrales son más largas que las de los extremos, curvándose todos ellos hacia el eje de la huella. Ello hace que el frente de las mismas tenga una forma casi semicircular. En la huella aislada, se aprecia a la vez la impresión digitígrada y el ligero apoyo del metatarso, de forma triangular alargada ($L_p/A_p = 1,56$). Las marcas de las uñas son más finas y acuminadas que las del morfotipo anterior. No se observan huellas completas de manos asociadas a las de pies, limitándose a una simple marca lineal de la parte distal del dedo III y una ligera oquedad, más o menos oval, en la zona correspondiente a los dedos I y II (fig. 5-2).

Las huellas se disponen en un rastro (fig. 6-2), bastante recto, de tipo “vía ancha”, con L_{rp} mayor (11,3 cm) que en el caso anterior. El paso es de unos 20,94 cm en los pies y 24 cm en las manos; y la zancada de 38,45 cm, en pies, y 37,25 cm, en las manos. La amplitud de rastro de las de los pies es superior al de las manos ($A_{pp} = 4,34$ cm; $A_{pm} = 7,54$ cm).

Morfotipo C.- Otro tipo de huellas, también pequeñas, está formado por marcas de pies subrectangulares y manos con abertura de dedos ligeramente superior a 90° (tabla III). Las huellas de los pies (fig. 4-3) son tetradáctilas, más largas que anchas ($L_p/A_p = 2,27$) con márgenes laterales casi paralelos. En su parte anterior aparecen las marcas de uñas dirigidas hacia delante. El talón es ancho, amplio y redondeado. Su parte final es ligeramente más estrecha.

Las huellas de las manos son tridáctilas (fig. 5-3), más largas que anchas ($L_m = 6,48$ cm; $L_{mex} = 6,89$ cm; $A_m = 2,33$ cm), asimétricas, con señales de tres dedos de longitudes crecientes (LI<LII<LIII) que terminan en fuertes uñas curvadas. La abertura total de los dedos es algo superior a 90° (media 120°), siendo mayor entre los dedos I y II que entre II y III ($71^\circ:51^\circ$).

El único rastro (fig. 6-3) presente en el estrato está compuesto por 4 pies y 6 manos. Además hay varias huellas aisladas, dos de las cuales (par pie-mano) parecen formar parte de otro rastro. Éste es de tipo “vía ancha”, con disposición alternante de pies y manos. Las de las manos se sitúan bastante más alejadas del eje del mismo que las de los pies ($L_{rm} = 21,14$ cm; $L_{rp} = 11,13$ cm; $A_{pm} = 8,41$ cm; $A_{pp} = 4,83$ cm). Como consecuencia, el ángulo de paso de las manos (105°) es menor que el de los pies (132°) y sus pasos superiores a los de éstos, pero muy poco sus zancadas ($P_p = 21,08$ cm; $P_m = 24,68$ cm; $z_p = 38$ cm; $z_m = 39,5$ cm).

Morfotipo D.- Por último, se observan huellas que, por ahora, no han aparecido formando rastros (5 huellas y una suprahuella de pies y 3 de manos), aunque sí pares (tabla IV). Su tamaño es similar ($L_p = 4,74$ cm; $L_m = 5,81$ cm) al

de todos los casos anteriores. Las marcas de los pies (fig. 4-4) son plantígradas, funcionalmente tetradáctilas, de dedos curvados hacia el exterior del posible rastro. En ellas se aprecia una clara discontinuidad entre lo que es la parte metatarsal y la correspondiente a los dedos. La primera es de forma alargada y poco ancha (rectangular estrecha), con talón redondeado. En una suprahuella se aprecia que al final de la misma existe una discontinuidad lateral que separa esta parte de la digital. Ésta es más ancha que larga, disimétrica, y muestra las marcas de 4 dedos curvados que terminan en uñas de terminación acuminada. Los dedos son de longitudes desiguales. De ellos el menor es el I, mientras los otros 3 son de longitudes semejantes, pero ligeramente crecientes. La relación entre $Lmt/Ld = 1,39$ cm.

Las improntas de las manos son tridáctilas y asimétricas (fig. 5-4), como en todos los casos anteriores. La relación LI:LII:LIII se estima que es del orden de 1:1:2,14. En las pocas huellas existentes, los ángulos interdigitales son muy elevados (cercanos a los 90°), de forma que los dedos I y III se oponen ($I^{\wedge}III = 170^\circ$). Los dedos, largos y delgados, terminan en grandes uñas curvadas. En un caso, la longitud del dedo I es superior a la del dedo II, posiblemente porque en éste una de las falanges se dispone paralelamente al eje de la huella, proyectándose hacia afuera sólo la otra y el ungual.

Las icnitas de las manos se disponen detrás y ligeramente laterales a las de los pies, pero bastante separadas de los mismos ($Dp-m = 10,75$ cm). La disposición de los pares de huellas de pies no permite saber si forman parte de un paso o de una zancada. Considerando que las huellas de manos fueran paralelas al posible rastro, las de los pies se orientarían hacia fuera del mismo.

Casi perpendicularmente al rastro del morfotipo B (fig. 6-2) existe otro de sólo manos, que no puede relacionarse con ninguno de los morfotipos anteriores. Está formado por 3 huellas muy pequeñas ($2,7 \times 1,46$ cm) dispuestas en un rastro muy ancho ($Lr = 26,6$ cm), más del doble que en los casos anteriores. Las huellas de manos son tridáctilas, asimétricas, con dedos muy desiguales en longitud, como en todos los casos de huellas de este tipo. Los ángulos interdigitales alcanzan un valor máximo de 95° . Su orientación es paralela al eje de marcha y el ángulo de paso se estima en sólo 66° .

Nivel N1 de AGUIRREZABALA & VIERA (1983).- En este nivel aparecen las huellas de la icnoespecie *Pteraichnus palacieisaenzi* (PASCUAL & SANZ, 2000) (Morfotipo E, figs. 7-1 y 7-2), y además existen: huellas digitígradas aisladas del morfotipo B, ya descritas en el nivel N1_2-a; dos rastros y huellas aisladas de tamaño pequeño (Morfotipo F), y un par de huellas que pueden formar parte de otro rastro, semejantes en forma a las del morfotipo E, pero de pequeño tamaño. Sus características principales son las siguientes:

Huellas pequeñas del morfotipo E

Las dos icnitas pequeñas dispuestas en un par, que podrían pertenecer a otro rastro (tabla VII), que incluimos en el morfotipo E, son de tamaño semejante a las anteriores ($Lp = 6,57$ cm; $Lm = 5,27$ cm). El pie es plantígrado,

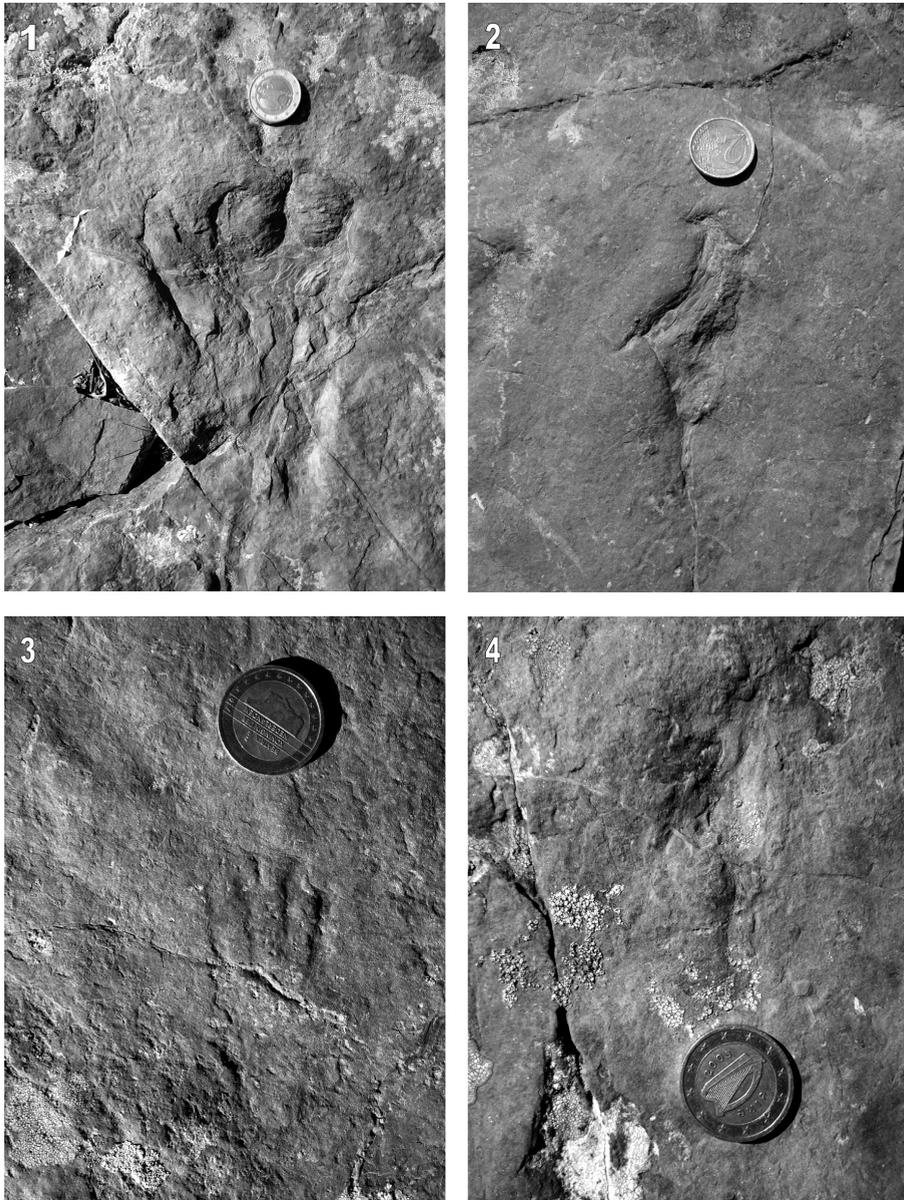


Fig. 7. Huellas de pterosaurios en el nivel N1 del yacimiento de Los Tormos: (1, 2) Huellas de pie y mano del morfotipo E (Pteraichnus palacieisaenzi); (3, 4) Huellas de pie y mano del morfotipo F. Escala: diámetro de la moneda = 2,57 cm.

subtriangular, funcionalmente tetradáctilo, más largo que ancho ($Lp/Ap = 2,15$). Tiene marcas de dedos alargadas, de terminación acuminada, posiblemente con señales de uñas. El talón es asimétrico, con ligera curvatura hacia fuera del posible rastro. En esa zona se ensancha un poco, pudiendo deberse a la marca de un corto dedo V. Se observa la marca curvada dejada por una membrana interdigital. La abertura total del pie se estima en 37° .

La huella de la mano es tridáctila, asimétrica y tiene dedos en progresivo aumento de tamaño (I:II:III=1:1,6:2,1-2,6). Termina en uñas cortas y acuminadas. Se dispone detrás y ligeramente lateral a la del pie ($Dp-m/Lp = 1,35$). La abertura total de los dedos es de 102° .

Aunque el tamaño de estas dos huellas es pequeño, su morfología es muy parecida a la de la icnoespecie *Pt. palacieisaenzi*, difiriendo algunos valores morfométricos relativos quizás por tratarse de una huella de posible forma juvenil o por las condiciones del sedimento que propiciaron una variabilidad que ya fue observada (PASCUAL & SANZ, 2000) (fig. 8-3) en esta icnoespecie (en las zonas más blandas las huellas de los pies se marcaron muy bien y las de las manos se deformaron; mientras en los lugares más secos, las icnitas de las manos se imprimieron muy bien, pero apenas se grabaron las de los pies, e incluso no lo hicieron).

Morfotipo F.- Está formado por 2 rastros de huellas pequeñas (tablas V y VI) de tipo “vía ancha”, que muestra marcas de pies plantígrados (fig. 7-3) de forma triangular, con talón estrecho y ligeramente redondeado. Poseen señales de dedos largos y delgados, con terminación acuminada. Los dedos divergen ligeramente, como prolongación lineal de los metatarsales. No se observa marca del quinto dedo. La abertura total del pie es de unos 25° - 26° .

Las señales dejadas por las manos son típicamente tridáctilas y asimétricas (fig. 7-4). Muestran dedos de longitudes desiguales con una relación I:II:III próxima a 1:1,4:2,3 que terminan en uñas acuminadas pequeñas. En este caso, los ángulos interdigitales son de valores medios ($I\wedge II = 65^\circ$; $II\wedge III = 35^\circ$; $I\wedge III = 96^\circ$).

Las huellas de las manos aparecen siempre ligeramente laterales a la de los pies y detrás de ellos a una distancia relativa que equivale a 1,58-1,87 Lp. Las huellas de los pies se orientan hacia fuera del rastro más que las de las manos ($Op = 10,2$; Om de 15° a 14°). Las huellas de las manos son casi iguales a las de los pies ($Lp/Lm = 1,03$ - $1,07$), mientras sus pasos y zancadas ligeramente superiores ($Pp = 23,6$ - $25,1$ cm; $Pm = 26,75$ - $28,25$ cm; $zp = 40,5$ - $44,1$ cm; $zm = 40$ - $45,25$ cm).

La anchura de los rastros (figs. 8-1 y 8-2) de las manos es ligeramente superior a la de los pies (Lrm media = 17 cm; Lrp media = 14,7 cm; $Lrm/Ap = 5,0$ $Lrp/Ap = 4,36$), Lo mismo ocurre con las amplitudes de los rastros (Apm media = 1,06; App media = 0,89), pero todo lo contrario en sus ángulos de paso (APm media = 115° ; APm media = 123°).

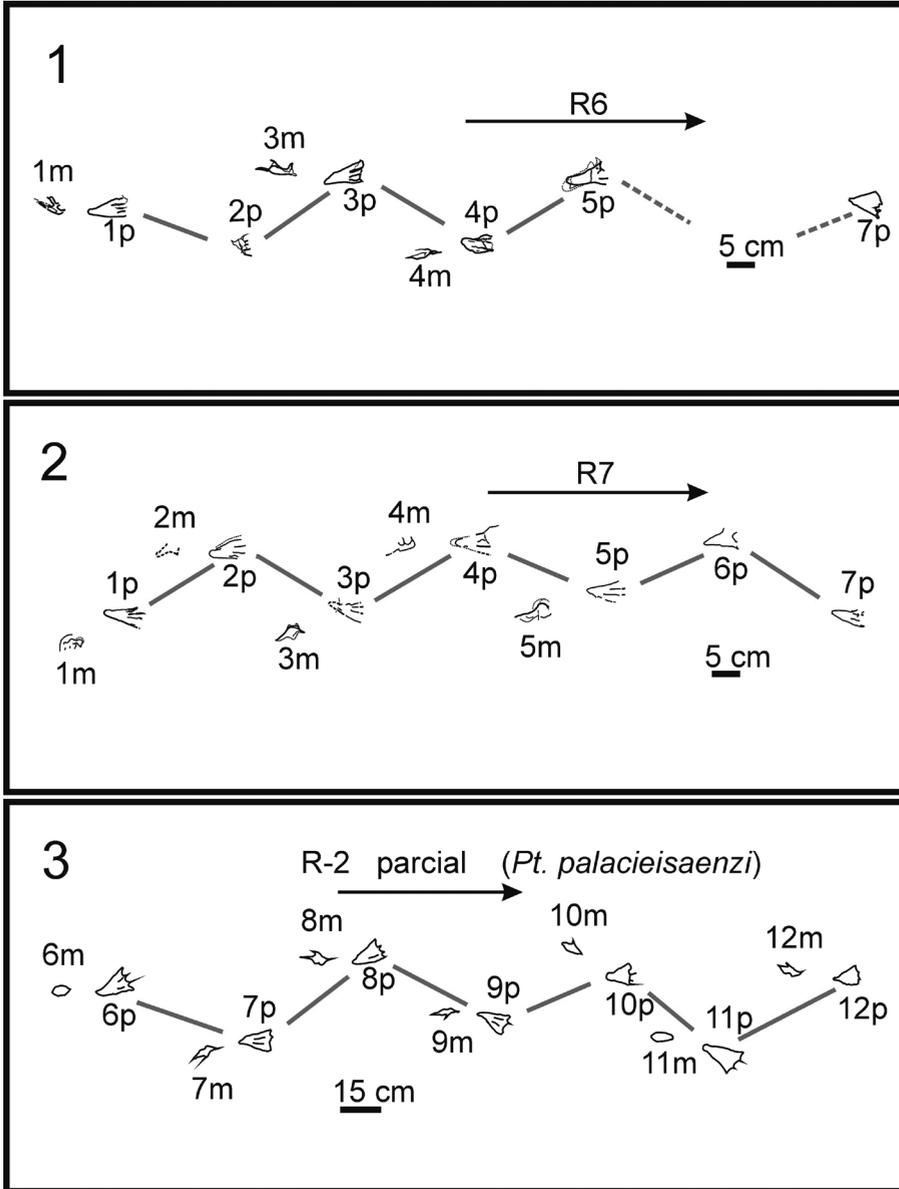


Fig. 8. Rastros R-6, R-7 y R-2 (parcial) de huellas de pterosaurios en el nivel N1 del yacimiento de Los Tormos.

DISCUSIÓN

VARIEDAD Y COEXISTENCIA DE ICNOESPECIES

El yacimiento de Los Tormos contiene huellas de pterosaurios en varios niveles. En dos de ellos (N-1 y N-1_2-a; AGUIRREZABALA & VIERA, 1983) coexisten varios morfotipos, que han sido hallados también en otros yacimientos del Grupo Oncala, aunque, en muchos casos, no han sido descritos. Sus principales características están resumidas en la tabla A.

Las características diferenciadoras del morfotipo A (fig. 4-1) son: existencia de una marca metatarsal muy larga y estrecha y la disposición de los dedos de pies desplegados en abanico, que parten de un solo punto y son de longitudes parecidas. El primer rasgo no puede explicarse totalmente por simple obliteración, ya que sus mismas cualidades pueden observarse en otros yacimientos del Grupo Oncala (La Laguna, Tralenguas, Barranco de Valdelavilla...) en los que también hay otras huellas que no muestran obliteración. La segunda sólo aparece en este morfotipo. También se diferencian por el bajo ángulo de abertura de sus pies (26°) y el elevado AP, tanto de pies como de manos ($147,5^\circ$ y 119° , respectivamente).

El segundo morfotipo B (fig. 4-2) se distingue de los demás por mostrar huellas de pies digitígradas con dedos ligeramente divergentes que tienen sus partes distales giradas hacia el eje de la huella lo que ocasiona que el frente de la misma sea semicircular. Estos dos caracteres no se presentan en ninguna de las demás huellas, constituyendo una novedad en el registro icnológico.

Muy diferente de estos dos primeros morfotipos es el C (fig. 4-3). Las icnitas de pies que se incluyen en el mismo se identifican por no permitir una separación entre la zona digital y la metatarsal; y poseer una anchura bastante constante a lo largo de toda su longitud. Ello hace que su forma no sea triangular, como suele ocurrir en gran parte de los casos, sino rectangular. Así mismo, constituyen las huellas con menor abertura de sus pies ($11,5^\circ$); sus manos muestran marcas de dedos de longitudes más parecidas entre ellos (1:1,1:1,6); las huellas de los pies son menores con relación a las de las manos ($Lp/Lm = 0,78$) y su orientación es la más pronunciada hacia el interior del rastro ($Om = -8^\circ$).

El cuarto morfotipo D (fig. 4-4) encontrado en el nivel N1_2-a muestra pies con una zona metatarsal larga y estrecha, y dedos largos, delgados y curvados medialmente. Se diferencia del morfotipo A en que la zona metatarsal es más ancha, y en que los dedos no son de igual longitud (menor longitud del dedo I) y no parten de un solo punto como en el primer caso. En sus rastros, las huellas de pies y manos son las que más separadas ($Dp-m/Lp = 2,27$) están de todos los morfotipos.

Tabla A						
	Morfotipo A	Morfotipo B	Morfotipo C	Morfotipo D	Morfotipo E	Morfotipo F
Cualidades de los pies						
Separación mt-d	Sí	No	No	Sí	No	No
Tipo de pie	SPT	DT	PT	PT	PT	PT
Lp (cm)	5,55	(3,97)	5,03	4,74	14,66	6,07
Ap (cm)	2,5	(2,38)	2,22	2,57	10,54	3,39
Relación Lp/Ap	2,22	(1,67)	2,27	1,84	1,45	1,79
Zona metatarsal	RE	T	RA	RE	T	T
Disposición dedos	AB	PC	PR	PC	PM	PM
Abertura del pie (°)	26	32	11,5	29	36	26,75
Cualidades de las manos						
Lm (cm)	5,95	(5,55)	6,48	5,81	10,67	5,68
Am (cm)	2,5	(2,35)	2,33	2,1	3,71	1,98
Relación Lm/Am	2,38	(2,36)	2,78	2,77	2,88	2,87
Relación LI:LII:LIII	1:1,3:2,2	-	1:1,1:1,6	1:1:2,14	1:1,6:2,1	(1:1,4:2,3)
I^II:II^III:III^IV (°)	93:70:163	-	71:51:120	92-84-170	95:42:117	65-35-96
Cualidades del rastro						
Rotación pies (°)	+14	+4	+9,3	-	(+15)	+9,6
Rotación manos (°)	0	-7	-8,25	-	(-5)	(+5)
Lp/Lm	0,93	(0,88)	0,78	0,82	1,36	1,07-1,6
Lp/Lmex	0,88	-	(0,73)	0,76	(1,26)	(0,9-1)
Relación Dp-m /Lp	1,56	(2,14)	2,08	2,27	1,38-1,56	1,58-1,87
Pp medio/Lp	3,03	4,28	4,19	(4,22)	4,46	3,89
Pm medio /Lp	3,53	4,91	4,91	-	4,53	4,65
zp media/Lp	6,09	7,86	7,55	7,28	7,71	6,67
zm media/Lp	5,95	7,62	7,85	-	7,58	6,59
ÁPp (°)	147,5	131	132	-	127,18	123
APm (°)	119	112	105	-	109,74	115
Lrp/Ap	3,15	3,68	5,63	-	3,99	4,36
Lrm/Ap	4,9	6,01	9,01	-	3,88	(5,0)
App/Ap	1,32	1,68	2,18	-	(2,81)	0,89
Apm/Ap	1,85	3,03	3,79	-	3,73?	1,06

Si descendemos al nivel inferior (N1), encontramos las huellas correspondientes a la icnoespecie *Pt. palaciosaenzi* (morfotipo E, fig. 7-1 y 7-2). Estas huellas se distinguen del resto por su gran tamaño (Lp de algo más de 15 cm); una relación Lp/Lm mayor que 1 (1,36), es decir, los pies son claramente más largos que las manos; la existencia de un ensanchamiento lateral junto al talón que podría indicar la presencia de un dedo V; la curvatura del mismo hacia el exterior del rastro, y una mayor longitud de la zona digital respecto a la metatarsal. Es de destacar la gran diferencia entre los tamaños de las huellas de los pies y de las manos, que excede en mucho a la de los otros morfotipos, y el

elevado valor de su paso relativo ($Pp/Lp = 4,46$). Así mismo, poseen las huellas de pies más giradas hacia fuera del rastro.

El sexto morfotipo F (fig. 7-3 y 7-4) también tiene pies plenamente triangulares, como en el caso anterior. Sin embargo, se diferencia de éste por: su menor tamaño; incluir pies de longitud similar a la de las manos; poseer un talón alargado y estrecho; y por no mostrar ni ensanchamiento, ni curvatura en su extremo proximal. La amplitud de los rastros es la menor de todos los morfotipos. Tanto en este caso como en el anterior, las uñas de las manos son relativamente más pequeñas y más rectas. Aunque posee cierto parecido con las del morfotipo A, en este caso, las huellas de pies tienen forma de Y, no triangulares, con dedos que se abren en abanico partiendo de un punto. Esta característica, así como su tamaño, se da siempre en este tipo de huellas, sea cual sea el yacimiento del Grupo Oncala en el que aparecen.

Estas diferencias, pues, permiten distinguir hasta 6 morfotipos diferentes de huellas, casi todas de pequeño tamaño, lo cual demuestra la gran variedad de icnitas de estos reptiles en el yacimiento de Los Tormos, y la coexistencia de diferentes especies de pterosaurios en un mismo lugar. Hoy día, es muy común en los humedales la presencia de una gran diversidad de especies entre las que hay pertenecientes a un mismo género o familia, como ocurre, por ejemplo, entre las aves que conviven actualmente en las marismas del coto de Doñana (España). La presencia de diferentes especies de aves en un mismo lugar se puede explicar por la abundancia de alimento en los mismos y por la diferente dieta

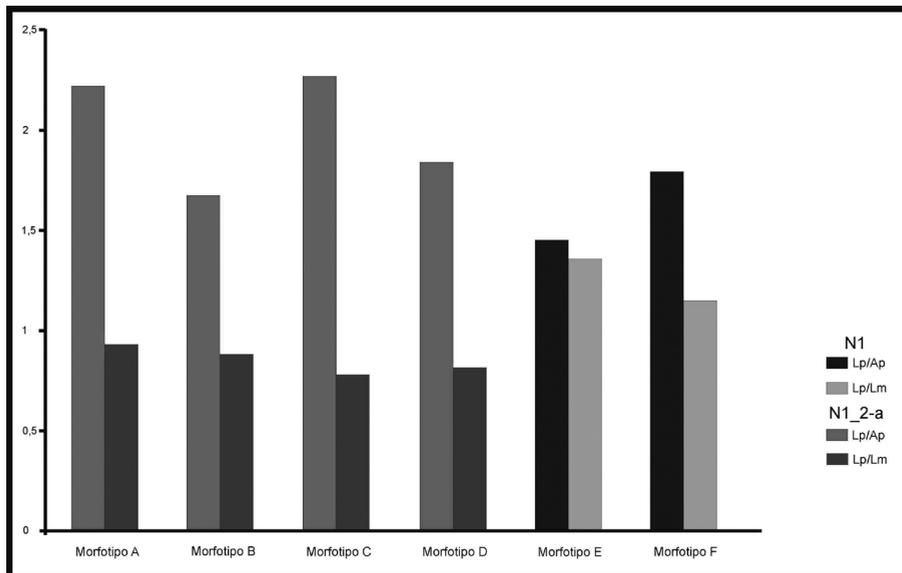


Fig. 9. Relaciones Lp/Ap y Lp/Lm de los morfotipos A, B, C, D, E y F de huellas de pterosaurios del yacimiento de Los Tormos.

de algunas de ellas, lo que evita la competencia. Además, posiblemente, algunas de las especies que frecuentaban Los Tormos pudieron haber tenido hábitos nocturnos. SCHMITZ & MOTANI, 2011, basándose en la forma de la órbita ocular y del anillo esclerótico, consideran que pterosaurios como *Ctenochasma* y *Rhamphorhynchus* eran nocturnos, mientras *Pterodactylus* y *Scaphognathus* eran diurnos, lo que hubiera evitado más aún el antagonismo entre ellas.

La distribución de los morfotipos en los dos niveles no es homogénea. En el inferior (N1) preponderan las huellas de la icnoespecie *Pt. palacieisaenzi* (morfotipo E) y las del morfotipo F, siendo anecdóticas las huellas correspondientes al morfotipo B. Por el contrario, en el nivel N1_2-a, sólo existen los morfotipos A, B, C y D. También se puede apreciar que la variación de las características morfométricas de los morfotipos en cada nivel siguen patrones diferentes (fig. 9), lo que parece indicar que sus autores podrían pertenecer a distintas familias.

Dentro de esta amplia variedad de morfologías, predominan, como se ha dicho, las huellas de pequeño tamaño. Esta circunstancia puede hacer pensar que muchas de las huellas pequeñas pueden ser formas menores de otras grandes ya conocidas. Las diferencias morfométricas eliminan esta posibilidad (tabla B). Por otra parte, la mayoría de los morfotipos aparecen en otros yacimientos del Grupo Oncala, con valores morfométricos similares y sin presencia de huellas análogas de gran tamaño. Ello induce a pensar que algunas icnoespecies consideradas por algunos autores como *nomen dubium* (BILLON-BRUYAT & MAZIN, 2003; SÁNCHEZ HERNÁNDEZ *et al.*, 2009; MORATALLA & HERNAN, 2009; LOCKLEY & HARRIS, en prensa) por diversos motivos e incluidas, en algunos casos, a causa de su pequeñez dentro de icnoespecies de mayor tamaño, sean verdaderamente icnoespecies válidas, que precisan una redefinición o cumplir algunas de las normas del CINZ (1999) que no observan actualmente.

CLASIFICACIÓN

Aunque se conocen hasta cuatro icnogéneros de huellas de pterosaurios, la mayor parte de ellas se inscriben dentro de *Pteraichnus*. La causa de este hecho hay que buscarla en la diagnosis excesivamente general que se dio de este icnogénero (STOKES, 1957), que aun con las enmiendas que se han realizado (LOCKLEY *et al.*, 1995; BILLON-BRUYAT & MAZIN, 2003) sólo excluye icnitas cuyo tamaño es excepcionalmente grande o aquellas cuya forma difiere radicalmente de las restantes, como es el caso de las descritas por MAZIN *et al.* (1997), que las relacionaron con pterosaurios ramphorhynchoides. Según PETERS (2011), los pies de los pterosaurios poseen características que permiten diferenciarlos en cierto grado, de tal manera que a través de ellos se pueden identificar mejor tanto taxones como icnotaxones. Como consecuencia, creemos que deben utilizarse no sólo para distinguir icnoespecies, sino también icnogéneros, evitando situaciones como la referida.

Las huellas pertenecientes al morfotipo E corresponden a la icnoespecie *Pt. palacietisaenzi*. Esta icnoespecie ha sido cuestionada por no cumplir las condiciones señaladas en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (edición de 1999) (BILLON-BRUYAT & MAZIN, 2003; SÁNCHEZ HERNÁNDEZ *et al.*, 2009; MORATALLA & HERNAN, 2009). Tras una limpieza de los líquenes que cubrían parte de algunas de ellas, se ha podido demostrar que se trata de huellas verdaderas y exhiben suficientes caracteres para su determinación (CAMPAÑA-LOZANO *et al.*, 2010). Tras esta primera etapa, se ha procedido a la confección

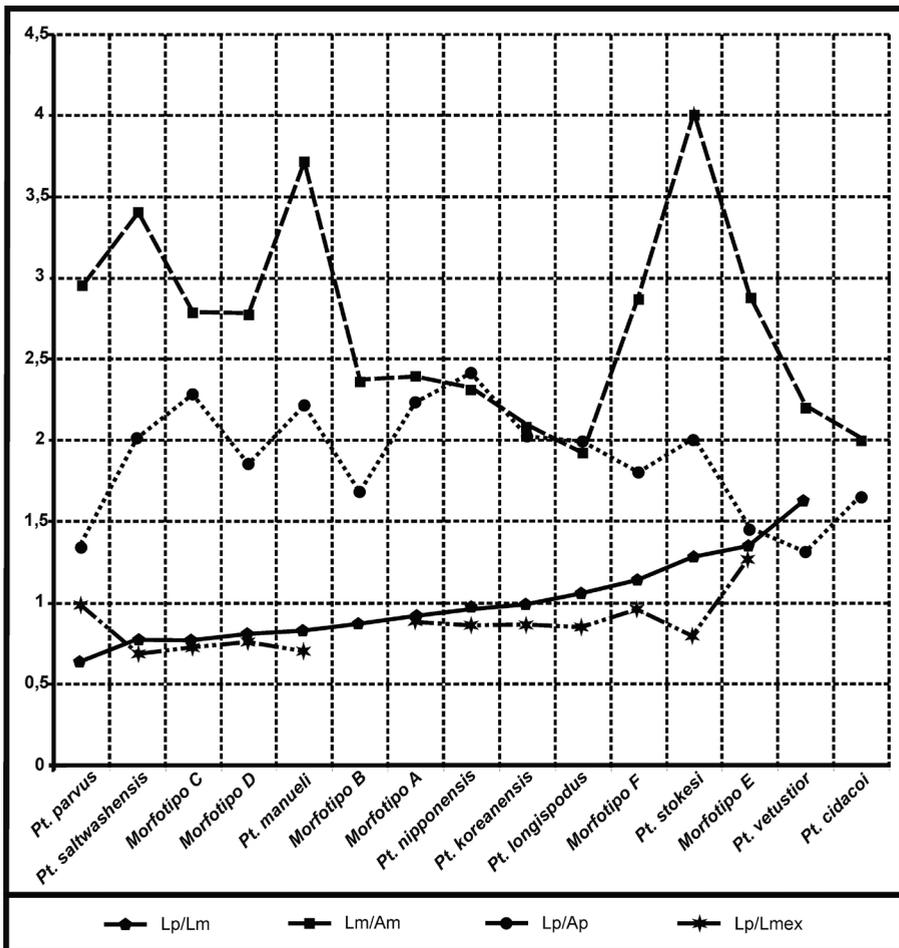


Fig. 10. Relaciones Lp/Lm, Lm/Am, Lp/Am y Lp/Lmex en los morfotipos de huellas de pterosaurios (A a F) del yacimiento de Los Tormos y de las icnoespecies del icnogénero *Pteraichnus*.

de réplicas que serán depositadas en el Museo Numantino de Soria. Posteriormente, los autores procederán a una redefinición de la icnoespecie, describiendo nuevos neotipos de pies y manos. Una de las características distintas de *Pt. saltwashensis* es la gran diferencia de tamaño entre las huellas de pie (menor) y mano (mayor), mientras que en *Pt. palacieisaenzi* es al revés (fig. 10).

El resto de los morfotipos (tabla A) son de huellas pequeñas (ligeramente menores o mayores a 5 cm). Por su morfología y tamaño, ninguna se corresponde con las de los icnogéneros *Purbeckopus*, *Haenamichnus* y *Agadirichnus*.

El morfotipo C posee características similares a las de la icnoespecie *Pt. cidacoi* (tabla B), definida por FUENTES VIDARTE (2001). Esta investigadora señala que no puede compararla adecuadamente con las demás existentes por falta de rastros. Además, indica que su forma no es triangular, como el resto de las especies de *Pteraiichnus*. La existencia de un rastro y de una huella de pie muy bien conservada en Los Tormos permitirá una definición más precisa de la icnoespecie *Pt. cidacoi*, así como asociar inequívocamente las características de las huellas de las manos. Además, dada la forma no triangular del pie, que es una consecuencia directa del esqueleto de su autor, consideramos que no debe ser incluida en el icnogénero *Pteraiichnus*, por lo que se sería conveniente redescubrir esta icnoespecie, definir un nuevo icnogénero y mostrar su dispersión dentro de la Cuenca de Cameros. Su morfología se asemeja también con las huellas de *Pt. parvus*, aunque en este caso la longitud del pie es mucho menor.

De los restantes morfotipos, el B es el único con marcas de pies digitígrados. Tanto en este yacimiento como en otros del Grupo Oncala donde ha aparecido este morfotipo, las huellas de pies no muestran la marca normal del metatarso (cuando se imprime éste, se ve una zona más profunda, en la mitad de la huella, correspondiente a la parte proximal de los dedos, como en las huellas digitígradas). Este hecho nos indica que su autor podía desplazarse apoyando sólo o casi sólo, los dedos de los pies, lo cual le diferencia del resto de las icnoespecies conocidas. Además, nunca hemos observado en los yacimientos que las contienen las marcas completas de las manos, e incluso, en muchos casos, no aparecen las mismas. Por todo esto y por la disposición de las terminaciones de los dedos (en semicírculo), consideramos que este morfotipo no se parece a ningún icnogénero e icnoespecie conocidos (tabla B), por lo que pensamos que debería incluirse en un nuevo icnogénero y en una nueva icnoespecie, que en otro momento describiremos.

Los morfotipos A y D muestran rasgos que se asemejan a los existentes en las icnoespecies *Pt. longispodus* y *Pt. nipponensis* (tabla B, fig. 10). En ambos casos (con características morfométricas similares, lo mismo que *Pt. koreanensis*, a la que consideramos sinónima de *Pt. nipponensis* por poseer huellas prácticamente iguales a la de esta icnoespecie), tienen marcas metatarsales alargadas y estrechas, mayores que las correspondientes a los dedos. Esta circunstancia sólo puede explicarse si los metatarsales son paralelos y están

muy juntos, lo cual es una característica especial de ciertos pies, como, por ejemplo, los de los anurognatidos o azhdarchides. En todos estos casos, las huellas no son claramente triangulares, sino en forma de Y. Por este motivo, estos dos morfotipos (A y D), así como los correspondientes a las icnoespecies anteriores, deben ser incluidos en un nuevo icnogénero. El morfotipo A, por sus características morfológicas (dedos del pie rectos que parten de un punto, por ejemplo), puede relacionarse con *Pt. longispodus*; mientras el morfotipo D (dedos curvados y paralelos que no parten de un punto) se parece más a *Pt. nipponensis*. Sin embargo, sus valores morfométricos no se corresponden por completo, siendo mucho más parecidos en el morfotipo A que en el D (fig. 10). El estudio de nuevas huellas mejor conservadas de ambos morfotipos permitirá una clasificación más concreta. Por ahora, las consideramos parecidas a *Pt. longispodus* y *Pt. nipponensis*, respectivamente.

Tabla B						
	Morfotipo A	Morfotipo B	Morfotipo C	Morfotipo D	Morfotipo E	Morfotipo F
Cualidades de los pies						
Separación mt-d	No	No	Sí	No	No	No
Tipo de pie	P	P	SP	P	P	P
Lp (cm)	7,5	8,0	3,66	5,0	11,5	2,1
Ap (cm)	(3,8)	4,0	1,85	3,0	9,0	0,9
Relación Lp/Ap	(2,0)	2,0	1,98	1,65	1,30	2,2
Zona metatarsal	T	T	R-E	R-A	T	R-A
Disposición dedos	PM	PM	PR	PR	PM	PC
Separación mt-d	No	No	Sí	No	No	No
Cualidades de las manos						
Lm (cm)	8,8	(8,0)	3,0	3,6	7,0	2,53
Am (cm)	(3,4)	(4,0)	1,57	2,3	3,2	0,83
Relación Lm/Am	2,6	2,3	1,91	2,0	2,2	3,7
Relación LI:LII:LIII	1:2:4	1:1,5:2	1:1:1,7	1:1,3:2	1:1,6:2,6	1:2,5:3,5
I∩II:II∩III:I∩III (°)	48;42:90	30:30:60	57:40:101	57:48:105	53:36:88	35:19:54
Cualidades del rastro						
Lp/Lm	0,78	1,29	1,22	1,39	1,64	0,83
Lp/Lmex	(0,69)	(0,78)	(0,84)	-	-	(0,7)
Relación Dp-m /Lp	(0,9)	(1,0)	-	-	-	(1,4)

Las huellas correspondientes al morfotipo F no están bien conservadas. Poseen algunos valores morfométricos (fig. 10) semejantes a los de la icnoespecie *Pt. stokesi* (Lp/Ap:Lp/Lm) por lo que podrían ser afines a la misma. SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ *et al.* (2009) también relacionan una huella aislada de este tipo

con la icnoespecie americana. Sin embargo, su mal estado sólo permite que, por su forma triangular y por la presencia de las características comunes del icnogénero *Pteraichnus*, las clasifiquemos simplemente como *Pteraichnus isp.* Dentro del registro icnológico conocido, muestran similitud de forma con varios rastros encontrados en Jurásico superior de la Fm. Summerville en Utah (USA) (MICKELSON *et al.*, 2004), que tampoco han sido adscritos a una icnoespecie determinada.

CONCLUSIONES

La variedad de huellas del Grupo Oncala se ve ampliada por la aparición de un nuevo hallazgo de icnitas de pterosaurios. En dos niveles estratigráficos coexisten icnitas de pterosaurio de tamaño similar (Lp de unos 5-6 cm), pero de morfometrías distintas. La comparación de sus morfologías y morfometrías ha permitido reconocer 6 morfotipos diferentes, que convivían como actualmente lo hacen muchas especies de aves de un mismo género y/o familia en un mismo nicho ecológico.

De los seis morfotipos, dos ya eran conocidos (icnoespecies *Pt. palaciei-saenzi* y *Pt. cidacoi*); otros dos se relacionan con *Pt. longispodus* y con *Pt. nipponensis*; y de los otros dos, uno podría ser un nuevo icnogénero e icnoespecie, mientras el otro sólo puede ser clasificado como *Pteraichnus isp.*

El estudio de los diferentes morfotipos encontrados en el yacimiento de Los Tormos permite observar que la diagnosis del icnogénero *Pteraichnus* es excesivamente general, eliminando la posibilidad de crear otros nuevos. Por esa causa se cree conveniente una enmienda de tal icnogénero y un reestudio de algunas de las huellas encuadradas en el mismo.

Algunos pterosaurios eran capaces, a veces, de desplazarse apoyando sólo los dedos de los pies.

La variedad de huellas de pterosaurios encontrada tanto en este yacimiento como en otros del Grupo Oncala indica que el ambiente, principalmente en la Formación Huérteles, era muy propicio para el desenvolvimiento de la vida de estos reptiles voladores.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer las sugerencias y comentarios de los correctores, que han permitido mejorar el texto y al director de *Studia Geológica Salmanticensis* por sus indicaciones para optimizar las figuras y tablas que acompañan al mismo.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRREZABALA, L. M. & VIERA, L. M. (1983): Icnitas de dinosaurios en Santa Cruz de Yanguas (Soria). *Munibe*, **35** (1-2): 1-13.
- AMBROGGI, R. & LAPPARENT, A. F. de (1954): Les empreintes de pas fossils du Maestrichtien d'Agadir. *Notes du Service Geologique du Maroc*, **10**: 43-66.
- BILLON-BRUYAT, J. P. & MAZIN, J. M. (2003): The systematic problem of tetrapod ichnotaxa: the case study of *Pteraichnus* Stokes, 1957 (Pterosauria, Pterodactyloidea). In: BUFFETAUT, E. (Ed.): *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. *Geological Society of London, Special Publications*, **217**: 315-324.
- CAMPAÑA-LOZANO, I.; CANUDO, J. I.; PASCUAL-ARRIBAS, C. & BARCO, J. L. (2010): Sobre la validez de *Pteraichnus palacieisaenzi* Pascual Arribas y Sanz Pérez, 2000 de la Aloformación Huérteles (Berriasiense) en Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas, Soria). *Resúmenes de las V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes, Burgos*: 35-37.
- FUENTES VIDARTE, C. (2001): A new species of *Pteraichnus* for the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. *Strata* (Série D), **11**: 44-46.
- FUENTES VIDARTE, C.; MEIJIDE CALVO, M.; MEIJIDE FUENTES, M. & MEIJIDE FUENTES, F. (2004): Huellas de Pterosaurios en la Sierra de Oncala (Soria, España). Nuevas Ichnospecies: *Pteraichnus vetustior*, *Pteraichnus parvus*, *Pteraichnus manueli*. *Celtiberia*, **98**: 471-490.
- 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. (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.
- GUIRAUD, M. (1983): *Évolution tectono-sédimentaire du bassin Wealdien (Crétacé Inferieur) en relais de décrochements de Logroño-Soria (NW Espagne)*. Tesis doctoral. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc (inédita). 183 pp.
- HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (2007): Tetrapod ichnofacies a new paradigm. *Ichnos*, **14**: 59-68.
- HWANG, K.; HUH, M.; LOCKLEY, M. G.; UNWIN, D. M. & WRIGHT, J. L. (2002): New pterosaur tracks (Pteraichnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, southwestern Korea. *Geological Magazine*, **139**: 421-435.
- KUBO, T. (2011): Estimating body weight from footprints: Application to pterosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **299** (1-2): 197-199.
- LOCKLEY, M. G. (1993): *Siguiendo las huellas de los dinosaurios*. McGraw-Hill, 307 pp.
- LOCKLEY, M. G. & HARRIS, J. D. (en prensa): Pterosaur tracks and tracksites: Pteraichnidae. In: MARTILL, D.; UNWIN, D. & LOVERIDGE, R. (Eds.): *The Pterosauria*. Cambridge University Press, Cambridge, ISBN: 9780521518956.
- LOCKLEY, M. G.; LOGUE, T. J.; MORATALLA, J. J.; HUNT, A. P.; SCHULTZ, R. J. & ROBINSON, J. W. (1995): The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not

- crocodilian: Implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos*, 4: 7-20.
- LOCKLEY, M. G.; MEYER, C. A. & MORATALLA, J. J. (2000): *Therangospodus*: trackway evidence for the widespread distribution of a Late Jurassic theropod with well-padded feet. *Gaia*, 15: 339-353.
- MARTÍN-CLOSAS, C. & ALONSO MILLÁN, A. (1998): Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11: 253-269.
- MAZIN, J. M.; HANTPERGUE, P.; BASSOULLET, J. P.; LAFaurie, G. & VIGNAUD, P. (1997): Le gisement de Crayssac (Thitonien inférieur, Quercy, Lot, France): découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique. *C. R. Acad. Sci. Paris IIA*, 325: 733-739.
- MEIJIDE FUENTES, F. (2001): Pterosaur tracks in Oncala Mountain Range (Soria, Spain). A new ichnospecies: *Pteraichnus vetustior*. *Strata (Série I)*, 11: 70-71.
- MEIJIDE CALVO, M.; FUENTES VIDARTE, C.; MEIJIDE FUENTES, M. & MEIJIDE FUENTES, F. (2001): Huellas de Pterosaurios en la Sierra de Oncala (Soria, España) Nov. Ichnosp. *Pteraichnus parvus*. *Resúmenes de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno. Salas de los Infantes (Burgos, España)*.
- MICKELSON, D. L.; LOCKLEY, M. G.; BISHOP, J. & KIRKLAND, J. (2004): A new pterosaur tracksite from the Jurassic Summerville Formation, near Ferron, Utah. *Ichnos*, 11: 125-142.
- MORATALLA, J. J. (1993): *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleontología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico Inferior) y Paleontología del Cretácico Superior*. Tesis Doctoral (Inédita). Universidad Autónoma de Madrid, 2 vols.
- MORATALLA, J. J. & HERNÁN, J. (2009): Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos dinosaur tracksite, Cameros Basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous bio-diversity. *Revista Española de Paleontología*, 24 (1): 59-77.
- PASCUAL ARRIBAS, C. & SANZ PÉREZ, E. (2000): Huellas de pterosaurios en el grupo Oncala (Soria, España). *Pteraichnus palaciet-saenzi*, nov. ichnosp. *Estudios Geológicos*, 56: 73-100.
- PASCUAL-ARRIBAS, C.; HERNÁNDEZ-MEDRANO, N.; LATORRE-MACARRÓN, P. & SANZ-PÉREZ, E. (2008): Estudio de un rastro de saurópodo del yacimiento de Las Cuestas I (Santa Cruz de Yanguas, Soria, España). Implicaciones taxonómicas. *Studia Geologica Salmanticensis*, 44 (1): 13-40.
- PETERS, D. (2011): A Catalog of Pterosaur Pedes for Trackmaker Identification. *Ichnos*, 18: 114-141.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, B.; PRZEWIESLIK, A. G. & BENTON, M. J. (2009): A reassessment of the *Pteraichnus* ichnospecies from the Early Cretaceous of Soria Province, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 487-497.
- SCHMITZ, L. & MOTANI, R. (2011): Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, 332: 705-708.

- SCHUDACK, U. & SCHUDACK, M. (2009): Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian Chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, **35**: 141-168.
- STOKES, W. M. L. (1957): Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, **31**: 952-954.
- TISCHER, G. (1966): Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, **44**: 123-164.
- WRIGHT, J. L.; UNWIN, D. M.; LOCKLEY, M. G. & RAINFORTH, E. C. (1997): Pterosaur tracks from the Purbeck Limestones Formation of Dorset, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, **108**: 39-48.