

HUELLAS DE PTEROSAURIOS EN EL GRUPO ONCALA (SORIA, ESPAÑA). *PTERAICHNUS PALACIEI-SAENZI*, NOV. ICNOSP.

C. Pascual Arribas * y E. Sanz Pérez **

RESUMEN

En la zona Norte de Soria se han descubierto numerosos yacimientos de huellas de pterosaurios, destacando el del Barranco de Valdelavilla (Valdelavilla) por la cuantía de las mismas y el de Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas) por la presencia de rastros. El conjunto de huellas pertenece al icnogénero *Pteraichnus*, habiéndose constatado la presencia de una nueva icnoespecie (*Pteraichnus palaciei-saenzi*). En el resto de las localidades sólo se han encontrado, por ahora, esporádicas huellas de estos reptiles voladores, no permitiendo la escasez del registro icnológico la asignación a una icnoespecie concreta. Estos hallazgos, junto con el rastro ubicado también en los Tormos (Santa Cruz de Yanguas), descrito por Moratalla (1993) y Lockley *et al.* (1995), y la localización de falanges de estos animales en Río Ventosa y Valdehuérteles (Fuentes y Meijide, 1996), confirman la presencia generalizada de estos animales en el Grupo Oncala y más concretamente en las subunidades IV-b de la Aloformación Huérteles y en la base de la V-b de la Aloformación Valdeprado. Tal circunstancia se puede explicar sobre la base de la existencia, en aquellos tiempos, de unas condiciones medioambientales propicias para la vida y el desarrollo de estos reptiles, asociadas siempre con ambientes litorales o terrestres acuáticos, como es el que presentaba esta zona (llanura fangosa, cubierta, en algunos momentos, por lagos de vida más o menos larga).

Palabras clave: *Ícnitas, Pterosaurios, Pteraichnus, Facies Weald, Soria, España.*

ABSTRACT

Several pterosaur tracksites have been found in the northern area of Soria, Spain, among which Barranco de Valdelavilla (Valdelavilla) stands out due to the great amount of tracks, and Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas) because of the occurrence of trackways. This group of tracks is attributable to the ichnogenus *Pteraichnus*, and the existence of a new ichnospecies has been verified (*Pteraichnus palaciei-saenzi*). To this moment, only sporadic tracks from these flying reptiles have been found in the other localities and this poor fossil trackway record cannot be attributed to a specific ichnospecies. These findings together with the trackway found in Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas), described by Moratalla (1993) and Lockley *et al.* (1995), and digit impressions of these animals found at Río Ventosa and Valdehuérteles (Fuentes y Meijide, 1996) confirm the generalised presence of these animals in the Oncala Formation, more specifically at subunits IV-b of the Huérteles Aloformation and at the base of V-b of the Valdeprado Aloformation. This can be explained on the basis of environmental conditions in this area at that time—a muddy plain covered at one point by lakes with a more or less long life—being appropriate for these reptiles, who are always associated to coastal or aquatic terrestrial environments, to live and develop.

Key words: *Footprints, Pterosaurs, Pteraichnus, Weald Facies, Soria, Spain.*

* IES. Margarita de Fuenmayor. Alameda de Antonio Machado, s/n. 42100 Agreda (Soria).

** Dpto. de Ing. y Morfología del Terreno. Esc. Tec. Sup. Ing. C. C. y P. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

Introducción

En 1957, L. W. Stokes crea el icnogénero *Pteraichnus*, a partir de un rastro de huellas aparecido en la formación Morrison (Arizona, EE.UU.), consistente en impresiones de manos con tres dedos dirigidos hacia fuera y hacia atrás del mismo, y huellas de pies funcionalmente tetradáctilos, atribuyendo su autoría a un pterosaurio de andar plantígrado y cuadrúpedo. Tal hipótesis durante muchos años pasó bastante desapercibida, sobre todo porque se asumía que los pterosaurios no estaban capacitados para moverse sobre el suelo o su desplazamiento terrestre era muy torpe, arrastrándose por el mismo. Hacia 1984, Padian y Olsen reinterpretan tales huellas, atribuyéndolas a un pequeño cocodrilo por su similitud con las producidas actualmente por pequeños caimanes. Desde entonces muchos investigadores dejaron de asociarlas a pterosaurios y pasaron a ser atribuidas a cocodrilos o quelonios (Unwin, 1989; Wellnhofer, 1991; Moratalla, 1993). A mediados de los años noventa el hallazgo de nuevos rastros, mucho mejor conservados, en los que claramente se aprecian únicamente tres impresiones de dedos en las huellas de las manos, permite retomar la hipótesis de Stokes y reasignar este tipo de huellas a pterosaurios (Logue, 1994; Lockley *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1995). A partir de ese momento, parece bastante bien afianzada la idea de que fueron pterosaurios los autores de semejante registro icnológico, quedando por resolver de forma precisa el modo de desplazamiento terrestre de estos animales (Lockley *et al.*, 1995; Mazin *et al.*, 1995; Unwin, 1996, 1997; Bennet, 1997).

En una de las últimas publicaciones relativas al problema de su asignación (Lockley *et al.*, 1995) se cita, por primera vez en España, la existencia de un rastro de *Pteraichnus* en la localidad de Santa Cruz de Yanguas (Soria), reconocido con anterioridad por Moratalla (1993), pero atribuido a un quelonio nadando, señalándose la posibilidad de existencia de huellas de pterosaurios en Los Cayos (La Rioja), Las Hoyas (Cuenca) y Ribadesella (Asturias).

El presente artículo tiene como objeto dar a conocer la presencia de huellas de pterosaurios a lo largo de gran parte del Grupo Oncala, especialmente de la subunidad IV-b de la Aloformación Huérteles. Las mismas aparecen en profusión a lo largo de toda ella y poseen características semejantes a las señaladas por Stokes (1957) al describir el icnogénero *Pteraichnus*. Sin embargo, la apreciación de diferencias entre las huellas sorianas y las de las icnoespecies de América y Europa, nos llevan a crear una nueva (*Pteraichnus palaciei-saenzi*) y considerar la posibilidad de la existencia de otras.

Meijide Calvo, M. y Fuentes Vidarte, C. (1999) dan cuenta del descubrimiento de huellas de ptero-

saurios en el Weald de Soria (España) a lo largo de una franja delimitada por los ríos Cidacos, Baos, Linares, Ventosa y Magaña. Este hecho confirma el ambiente idóneo que disfrutó la Cuenca de Cameros para la vida de los pterosaurios a lo largo de la deposición de la subunidad IV-b de la Aloformación Huérteles y su importancia como reservorio de este tipo de huellas.

Situación geográfica y estratigrafía

La Aloformación Huérteles, establecida por Gómez Fernández (1992) durante la realización de su tesis doctoral sobre las etapas iniciales de relleno de la Cuenca de Cameros, se extiende entre las provincias de Soria y La Rioja según una dirección NO-SE, marcadamente estructural [esta unidad es equivalente a la parte intermedia del «Grupo Oncala» de Tischer (1965) y al Ciclo IIC de Salomón (1982) en el centro y Este de la Cuenca]. En ella distingue varias subunidades, siendo la IV-b aquella en la que hemos encontrado la casi totalidad de las huellas de pterosaurios. Esta subunidad la podemos apreciar sobre todo en la llamada Región de Olvega (Gómez Fernández, 1992), apareciendo sus mejores afloramientos en una estrecha franja que con la dirección señalada anteriormente se extiende entre los ríos Cidacos y Alhama (fig. 1). Sus sedimentos se hallan compuestos tanto por materiales terrígenos como carbonatados, propios de un complejo «playa-lake» (Gómez Fernández y Meléndez, 1994), habiéndose depositado en una llanura fangosa en la que aparecerían ocasionalmente lagos efímeros. Lo más característico de esta subunidad y especialmente de las zonas donde aparecen las icnitas de pterosaurios es la presencia de numerosos mud-craks y ripple-marks, así como la ritmicidad de secuencias sedimentarias de limolitas ocreas, limolitas grises muy oscuras y calizas casi negras. Los restos de macrofauna y microfauna no son abundantes, ni relevantes a la hora de datar sus capas. Por ello, se aceptan las dadas para esta zona: Berriasiense medio (Martín i Closas, 1989) y Berriasiense superior (Salomón, 1982).

Dentro de la subunidad IV-b, los yacimientos de huellas de pterosaurios son numerosos, destacando el del «Barranco de Valdelavilla», situado al oeste del pueblo del mismo nombre (coordenadas UTM 30T-WM653471. Hoja n.º 318(23-13) Almarza, del Mapa Topográfico Militar a escala 1:50.000) y el de Santa Cruz de Yanguas, localizado en el yacimiento de dinosaurios de Los Tormos (Aguirrezabala & Viera, 1983), cuyas coordenadas UTM son 30T-WM453570 [Hoja n.º 280(23-12), Enciso, del Mapa Topográfico Militar a escala 1:50.000].

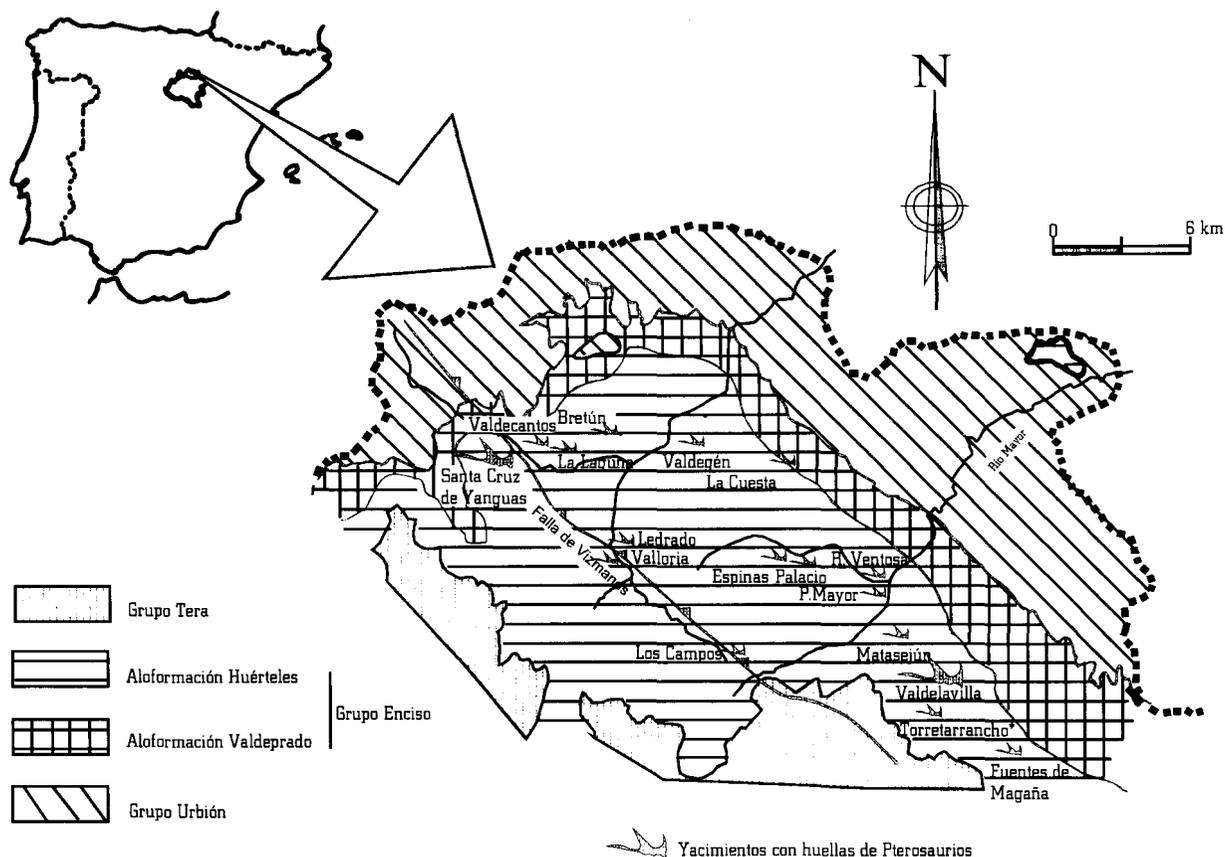


Fig. 1.—Localización de los principales yacimientos de huellas de Pterosaurios en el «Grupo de Oncada» (Soria).

Las escasas huellas de pterosaurios encontradas, por ahora, en otros yacimientos de la unidad IV-b de la Aloformación Huérteles, consecuencia sobre todo del mal afloramiento de sus capas, se sitúan en El Frontal (Bretún), Barranco de Serrantes (Villar del Río), Valdecantos (Santa Cruz de Yanguas), Barranco de Valdegén (Villar del Río), Palacio de San Pedro, Barranco Espinas (Montaves), confluencia de los ríos Mayor y Ventosa, río Ventosa, Los Campos, El Castillejo (Matasejún), La Laguna, Ladrado, Barranco de la Torre (Torretorrancho), Torretorrancho, Barranco de Miraflores (Fuentes de Magaña) y Valloria.

El único yacimiento presente en una Aloformación distinta, Afm. Valdeprado (equivalente a la parte superior del «Grupo Oncala» de Tischer, 1965, y al Ciclo IID de Salomón, 1982), La Canteira, está situado a poca distancia de la localidad de La Cuesta, en una pequeña cantera junto a la carretera que conduce a San Pedro Manrique. En este caso las huellas se encuentran impresas sobre calizas arenosas de grano fino, ubicadas entre dos grandes series de calizas grises en la inferior de

las cuales hace pocos años se encontró un ejemplar incompleto de *Lepidotes* (Romero Marín, 1994).

Estudio icnológico

Metodología

El estudio de huellas de pterosaurios se realiza siguiendo las técnicas generales de análisis de huellas de dinosaurio, adaptadas, en este caso, a las peculiaridades del reptil en cuestión (figs. 2a y 2b).

Sobre la base de una cartografía detallada de las huellas, se han realizado medidas de:

- Longitud del pie - L_p
- Longitud de la huella de la mano - L
- Abertura del pie con vértice en el talón - α
- Longitud de los dedos I, II y III de la mano - L_{bI} , L_{bII} y L_{bIII}
- Angulos interdigitales de los dedos de la mano - $I^{\wedge}II$, $II^{\wedge}III$, $I^{\wedge}III$
- Paso - P
- Angulo de paso - AP
- Anchura del pie - A_p
- Anchura de la huella de la mano - A
- Zancada - z
- Anchura de rastro - Ar

Las medidas de los rastros y de las huellas (longitudes en cm y ángulos en grados sexagesimales) se reflejan en el anexo.

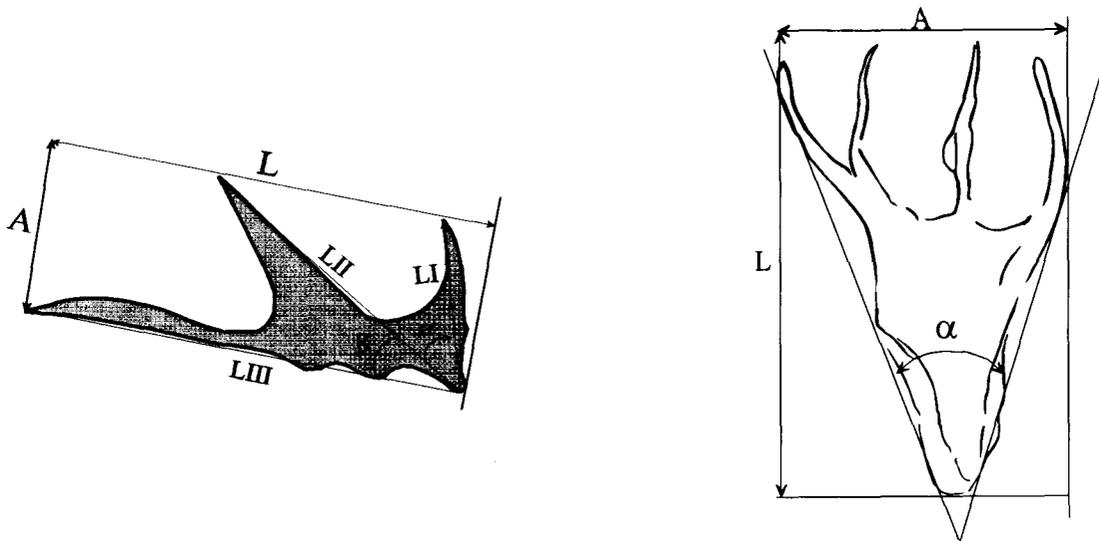


Fig. 2a.—Variables en una mano y en un pie.

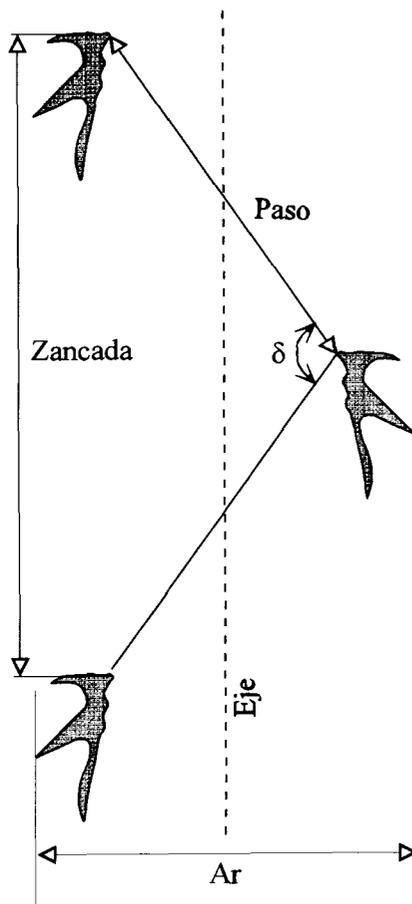


Fig. 2b.—Variables de un rastro.

Descripción de las huellas

Valdelavilla

A lo largo del Barranco de Valdelavilla se pueden apreciar numerosos niveles con huellas de pterosaurios (fig. 3), junto a otras de dinosaurios (Pascual y Sanz, en prensa).

Nivel I

Este nivel sólo ha proporcionado, hasta ahora, una huella de mano y la parte anterior de la de un pie (fig. 4). Ambas aparecen sobre limolitas arenosas algo verdosas. La mano, pequeña (apenas 4 cm), tridáctila, es fuertemente asimétrica, siendo el primer dedo el de menor dimensión y el tercero, casi en ángulo recto con el primero, el mayor de todos. La huella del pie nos revela que el reptil se apoyó sobre la parte anterior del mismo, apreciándose, como consecuencia, sólo las impresiones de sus últimas falanges. Los dedos, en número de cuatro, son delgados, afilados en su parte anterior y subparalelos, observándose una ligera divergencia en los mismos. Mano y pie no parecen, por su situación, pertenecer a un mismo individuo.

Nivel II (anexo, tabla 1)

En un reducido espacio de escasamente medio metro cuadrado, sobre limolitas arenosas claras, algo carbonatadas, se observa la presencia de un rastro (fig. 5) constituido por tres huellas (aunque debajo de las capas que lo recubren es de esperar en encontrar más) de un pequeño pterosaurio. Está compuesto sólo por impresiones de manos de pequeño tamaño (longitud: 2,5 cm) bastante separadas entre sí, dando lugar a un rastro ancho, propio de un animal con desplazamiento cuadrúpedo.

Las huellas, tridáctilas, presentan una gran asimetría. Aunque su estado de conservación no es muy bueno, puede apreciarse que la longitud de las marcas de los dedos aumenta progresivamente del primero al tercer dedo. La terminación de los mismos es aguda. Se orientan hacia atrás y hacia fuera del rastro,

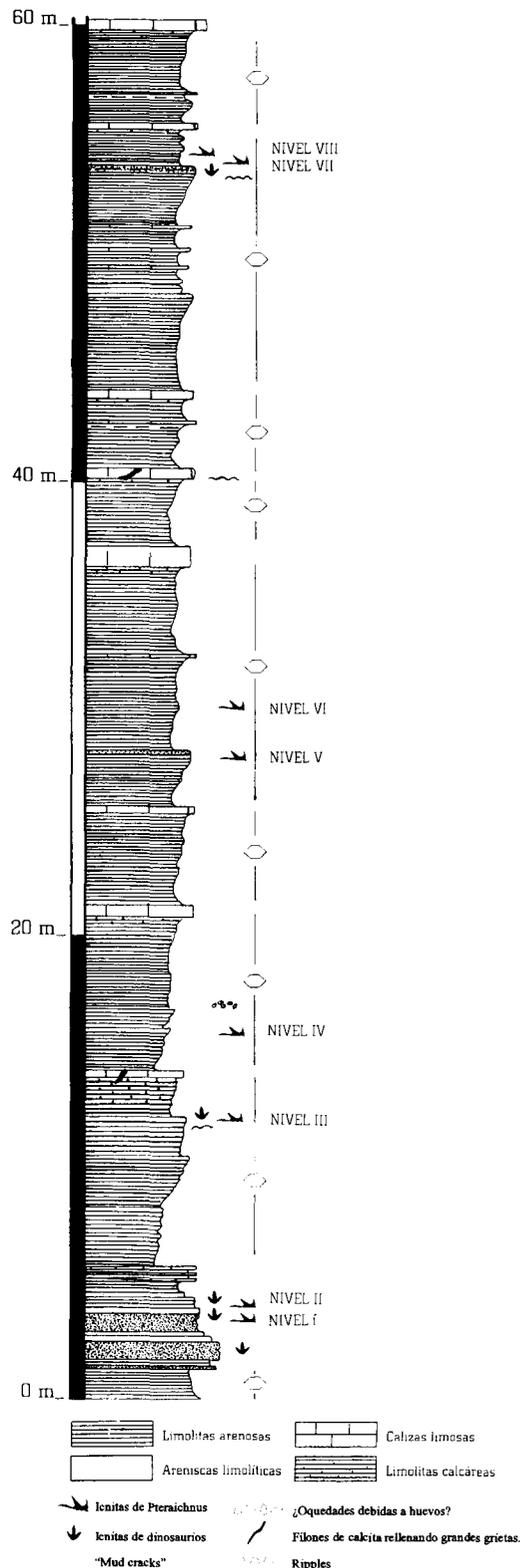


Fig. 3.—Columna estratigráfica del yacimiento de Valdelavilla.

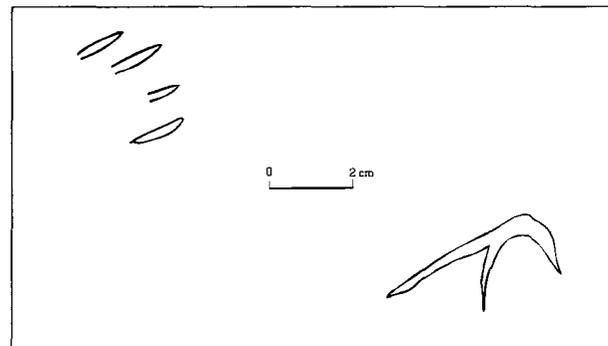


Fig. 4.—Barranco de Valdelavilla. Nivel I.

percibiéndose que la dirección del tercero es casi paralela al eje del mismo. El ángulo que forma la dirección del primer dedo con el eje del rastro está comprendido entre 95°-112°; valor que aumenta hasta los 140°-145°, en el caso del segundo dedo, mientras para el tercero oscila entre 160° y 180°. La disposición de las manos es alternante con respecto al eje de marcha, habiéndose medido un ángulo de paso de casi 92°, un paso de 13 cm y una zancada de 19 cm.

Nivel III (anexo, tablas 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8)

El tercer nivel de icinitas de pterosaurio aparece asociado a huellas de dinosaurios terópodos. Este es el nivel (fig. 6) más importante del yacimiento, pues en él pueden distinguirse cientos de pisadas de este reptil volador sin formar, aparentemente, rastros (sólo se ha podido reconocer uno minúsculo). La capa que las contiene posee en su final medio centímetro de limolitas arenosas bastante calcáreas y su superficie presenta «ripples marks» y abundantes «mud cracks» (fig. 7).

Las huellas no muestran ningún tipo de organización, existiendo zonas con abundancia y acumulación de las mismas y espacios prácticamente sin ellas. Para su estudio se han agrupado en tramos, seis de los cuales han sido cartografiados y analizados (cinco junto a la carretera y uno hacia la mitad del barranco).

En el tramo 2 (figs. 8 y 10) aparece el único posible rastro de este nivel, el cual está compuesto por tres huellas de manos, con probable presencia del inicio de una cuarta y potencial pasada existencia de una quinta, destruida por «mud cracks». Dicho rastro posee las mismas características que el descrito en el nivel II, aunque aquí el tamaño de las huellas y el ángulo de paso (118°) son algo mayores.

Del resto del nivel (figs. 9, 10, 11, 12, 13 y 14) se puede decir, en general, que destaca la presencia de multitud de manos y la casi ausencia de pies. Los pocos que aparecen, casi en su totalidad en la parte media del barranco, poseen cuatro dedos largos, delgados y divergentes que, en su parte anterior, se muestran con frecuencia curvados y, algunos, al menos, terminados en uñas, estrechas y alargadas. Las huellas de los pies están formadas por las impresiones de los dedos y el metatarso, presentando, en general, una longitud menor que el doble de su anchura (fig. 15). Su estrecho talón, confiere a la huella una forma de triángulo isósceles alargado. En algunas de ellas, parece apreciarse una irregularidad del contorno del pie que podría indicar la presencia del quinto dedo. Observando el interior de las huellas, se distingue parte de las señales dejadas por los dedos. Dada la precariedad de las mismas no se puede asegurar que algunas de ellas puedan corresponder a los huesos del metatarso. La presencia de estas impresiones define dos zonas en la huella: una, anterior, en la que se aprecian marcas producidas por los dedos, y una posterior, más profunda, sin señales, más o menos lisa. De ellas, la parte anterior es ligeramente

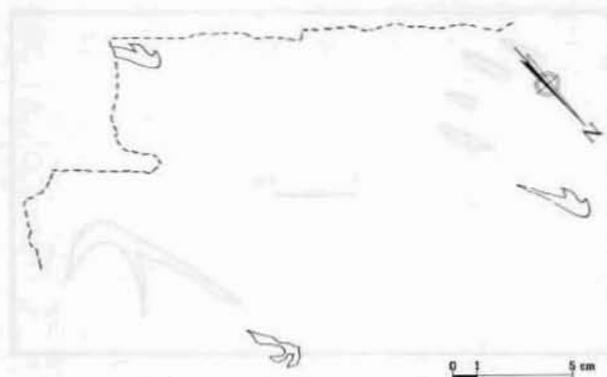


Fig. 5.—Nivel II. Rastro I.

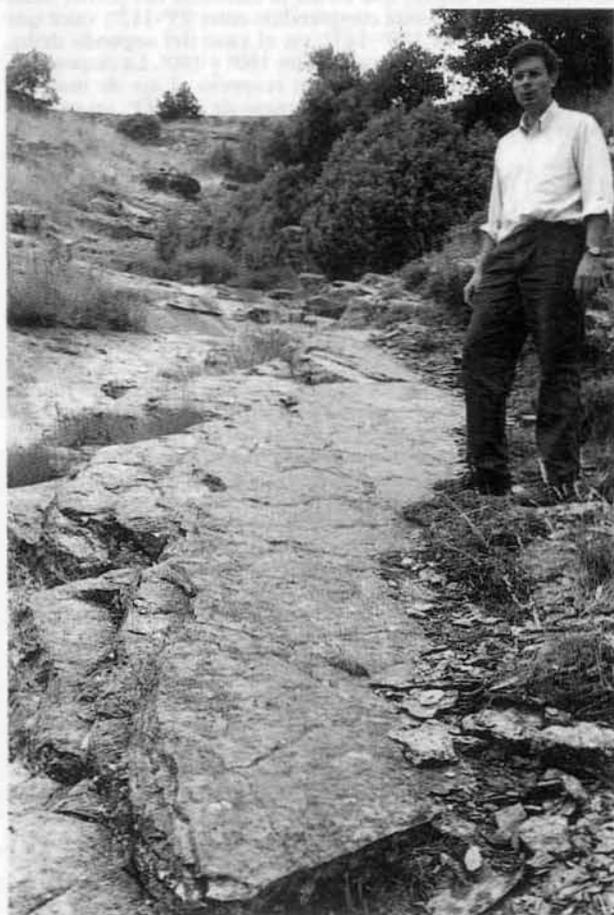


Fig. 6.—Yacimiento de Valdelavilla. Nivel III. Tramo 6.

mayor que la posterior (4/7 de la longitud de la huella). Los dedos parecen estar unidos mediante una membrana de la que sobresalen uñas, largas y más bien estrechas.

Las huellas de las manos son siempre tridáctilas, fuertemente asimétricas, con un desarrollo progresivo de las marcas de los dedos (ver anexo, tabla 8), alcanzando valores medios de 2,7 cm, 5,0 cm y 7,6 cm para los dedos I a III, respectivamente.

Todos ellos son delgados y, al menos algunos, terminados en uñas, pudiéndose apreciar, en casos excepcionales, las marcas asociadas a falanges del segundo dedo (fig. 16d). La señal dejada por el primer dedo (I) forma un ángulo medio con la del tercero de unos 74° (en el rastro, aparece casi perpendicular al eje de marcha) y su unión a la mano es claramente redondeada. En el caso del segundo dedo (II), su impresión se encuentra situada de tal forma que su dirección representa casi la bisectriz del ángulo que forman las de los otros dos (ángulos medios: $\alpha = 41,3^\circ$; $\beta = 33,1^\circ$). En general, el ángulo $I^{\wedge}III$ suele ser bastante constante; aunque no puede decirse lo mismo de los valores de α y β , observándose con bastante frecuencia que α es algo mayor que β . Su orientación siempre es contraria al sentido de la marcha. La señal del último dedo (III) se sitúa casi paralela al eje del rastro, resultando ser, en algunos casos, algo más estrecha que la de los demás dedos y percibiéndose, muchas veces, su terminación acuminada y ligeramente curvada hacia el eje. En ningún caso posee un grosor muy superior a las de los otros dos.

En la parte media de la mano aparece, en ocasiones, una concavidad que por la forma y posición pudiera haber sido producida por la articulación bicondilar (fig. 16b). En otra ocasión se ha podido apreciar una franja que al aparecer, como prolongación del primer dedo, podría ser la señal dejada por un metacarpo (fig. 16c). Uniendo los dedos II y III ha podido apreciarse, en una huella, la existencia de una superficie lisa (fig. 17) cuya apariencia de fina lámina hace pensar que pudiera representar la huella dejada por una membrana interdigital, sin que por ahora, la falta de mejores y más abundantes impresiones permita afirmarlo.

Aunque no existen rastros que proporcionen datos sobre el tamaño relativo de pies y manos, las pocas impresiones de pies existentes están rodeadas, generalmente, de huellas de manos más pequeñas que ellos. El tamaño relativo de las impresiones de pies oscila entre 1,2 y 1,7 veces el de las manos cercanas. En ningún caso se observa una orientación dominante de las manos y pies.

Nivel IV

Este nivel apenas ofrece huellas de *Pteraichnus*. Sobre limolitas arenosas y algo margosas gris a gris claro, con numerosos «mud-cracks», aparecen impresiones de manos y señales de presencia de pies. Las manos son similares de tamaño a las del nivel II (4-5 cm), pero menores que las del nivel III. Los pies poseen finos dedos, presumiblemente terminados en estilizadas uñas (las finas impresiones de los dedos apenas se diferencian de las de las uñas, si exceptuamos una ligera curvatura en éstas). La presión de los mismos deja ver que existe una membrana que los une (fig. 18a). Junto a estas impresiones aparecen las marcas de arañazos, como grupos de 4 finas líneas rectas y paralelas, que por el grosor, separación entre ellas y encontrarse sólo cuando aparece este tipo de icnitas, bien pudieran haber sido ocasionadas por estos reptiles voladores (fig. 18b), si bien no se descarta la posibilidad de que pudieran corresponder a otro tipo de animal, como, por ejemplo, pequeñas tortugas, aunque en este caso suelen producir marcas paralelas y curvadas.

El resto de las características de las huellas encontradas son semejantes a las mencionadas hasta el momento para este tipo de huellas.

Niveles V y VI

Las huellas aparecen sobre limolitas arenosas grises muy oscuras, algo azuladas y sumamente cubiertas de «mud cracks». En estos niveles y, en general, en casi todos los que poseen características similares en este yacimiento, son pequeñas (figs. 18c y 18d), fluctuando su tamaño entre 3 y 4,5 cm.



Fig. 7.—«Mud cracks», Valdelavilla.

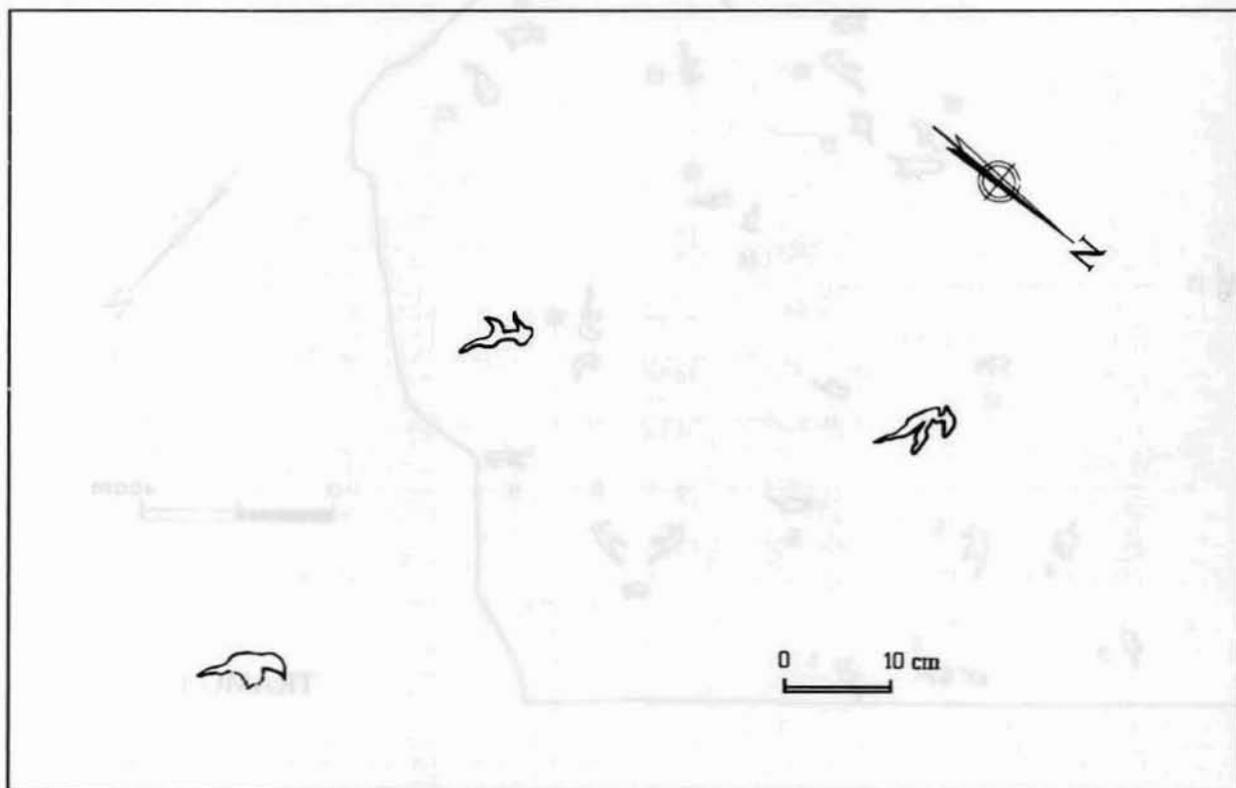


Fig. 8.—Nivel III, Rastro 1, Valdelavilla (Soria).

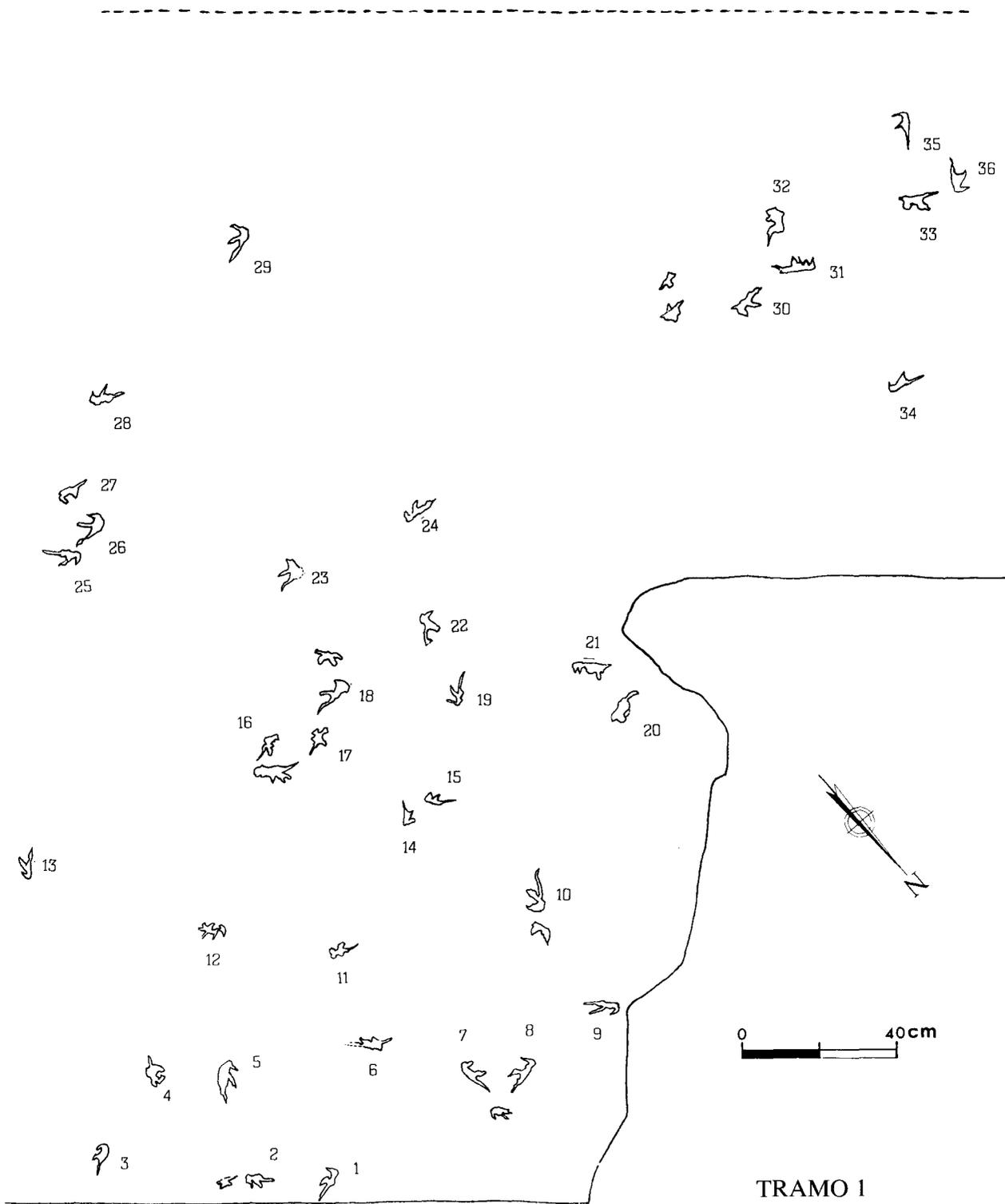


Fig. 9.—Nivel III. Tramo 1. Valdelavilla (Soria).

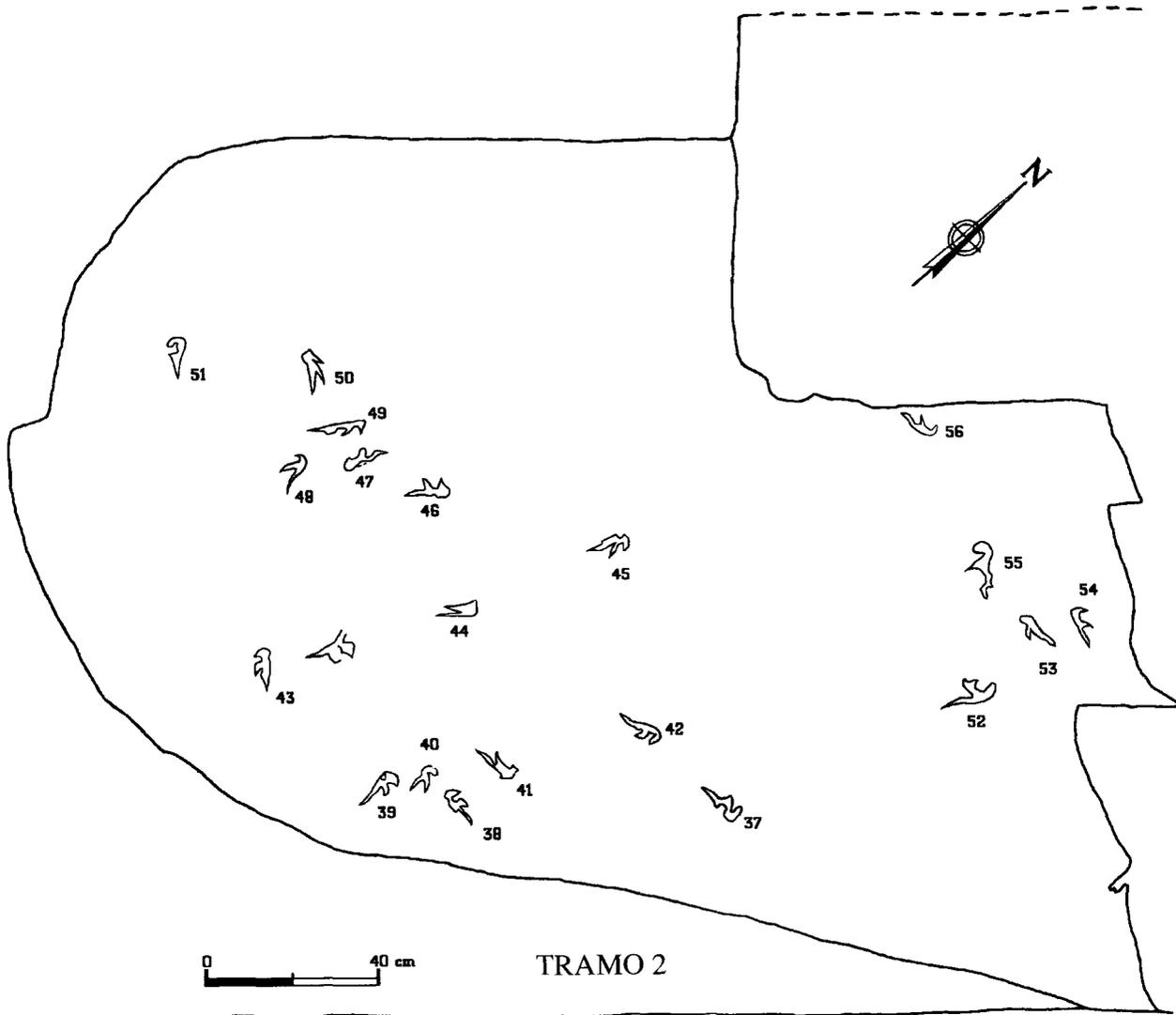


Fig. 10.—Nivel III. Tramo 2. Valdelavilla (Soria).

Como consecuencia de esta circunstancia, el grosor de las señales dejadas por sus dedos es sumamente fino. La peculiaridad más reseñable reside en el valor del ángulo de abertura entre los dedos primero y tercero, que sobrepasa los 90° (105°-115°). El resto de sus características son semejantes a las descritas en los niveles anteriores.

Nivel VII (anexo, tabla IX)

Muy por encima de las capas anteriores podemos encontrar limolitas arenosas grises muy oscuras, algo azuladas, de superficie endurecida y abundantes «mud cracks», semejantes a las descritas en los niveles V y VI. En ellas se distinguen diminutas huellas de *Pteraichnus* (fig. 18g), de apenas 2,5 cm de longitud, las más pequeñas de todo el registro de Valdelavilla.

Aparecen formando grupos, pero nunca rastros. Una vez más, excepto una impresión que sugiere arañazo y presión de la parte anterior de un pie, el resto son manos.

La impresión de los dedos se reduce casi a una línea. En cuanto al resto de caracteres, siguen el mismo modelo descrito hasta ahora, excepto en el hecho de que el ángulo entre los dedos I y III es mayor de 90 grados y muy constante en todas ellas (unos 120°). La separación de los dedos I y II es clara, mientras, entre el segundo y el tercero aparece una zona que desciende hacia el interior de la huella en forma de rampa curvada.

En algunas zonas descarnadas y algo carbonatadas de la capa que contiene estas huellas aparecen, a 1 cm por debajo de la superficie, huellas de pterosaurios semejantes a las presentes en los niveles IV, V y VI, pero embebidas en la propia masa del sedimento y no en un plano de discontinuidad, como en el resto de los casos.

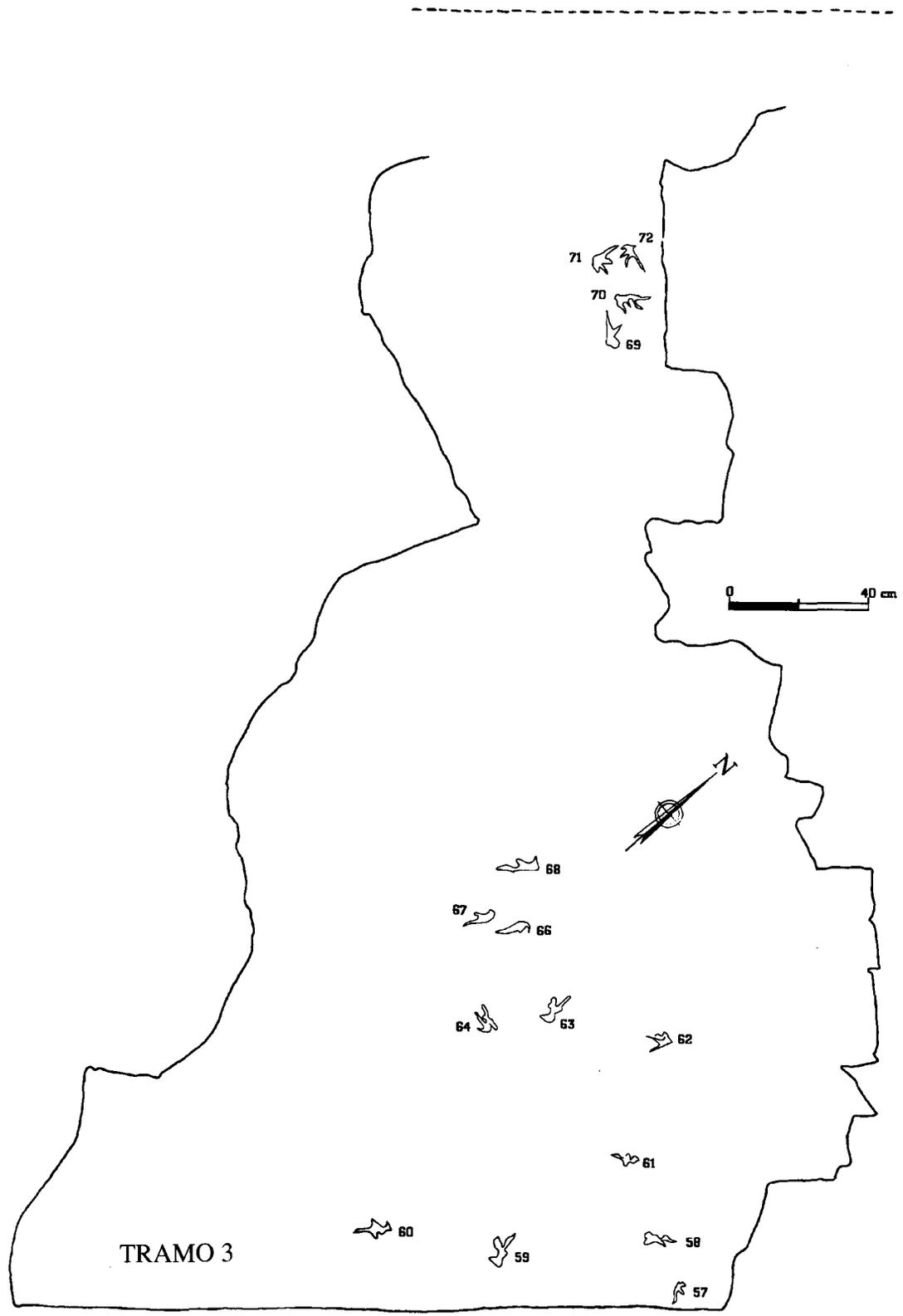


Fig. 11.—Nivel III. Tramo 3. Valdelavilla (Soria).

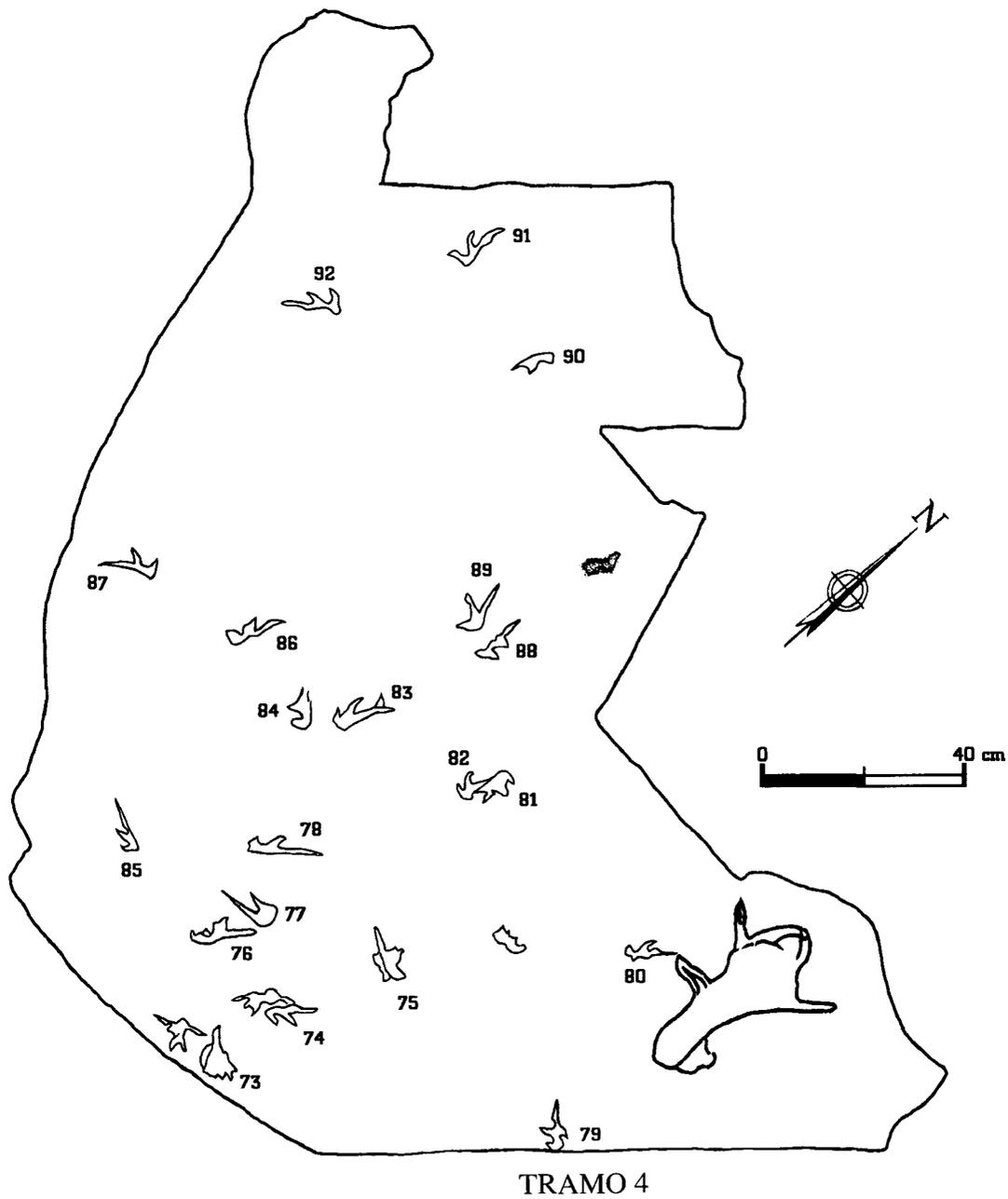


Fig. 12.—Nivel III. Tramo 4. Valdelavilla (Soria).

Nivel VIII

Por encima del nivel anterior, a poca distancia (3 cm), se localiza un nivel limolítico arcilloso. En él los pterosaurios han dejado sus huellas (fig. 18e), tanto de manos como de pies. El poco registro localizado posee las mismas características enumeradas en los casos anteriores. Es de destacar, sin embargo, el hallazgo de una parte de un pie (fig. 18f) en la que se pueden observar las huellas de las primeras falanges de sus dedos, cuya fisonomía concuerdan con la de los modelos asociados a estos

animales. Aunque pequeña, puede apreciarse una ligera divergencia en los dedos del mismo. Como en casos anteriores, aparecen juntas a ellas raspaduras producidas por uñas las cuales, por los mismos motivos aducidos con anterioridad, consideramos realizadas por pterosaurios.

Por encima de las capas mostradas en el corte, existen más capas cuya naturaleza es similar a las descritas. En ellas, últimamente, se han encontrado huellas de manos de pterosaurio con las mismas características descritas en los niveles inferiores.

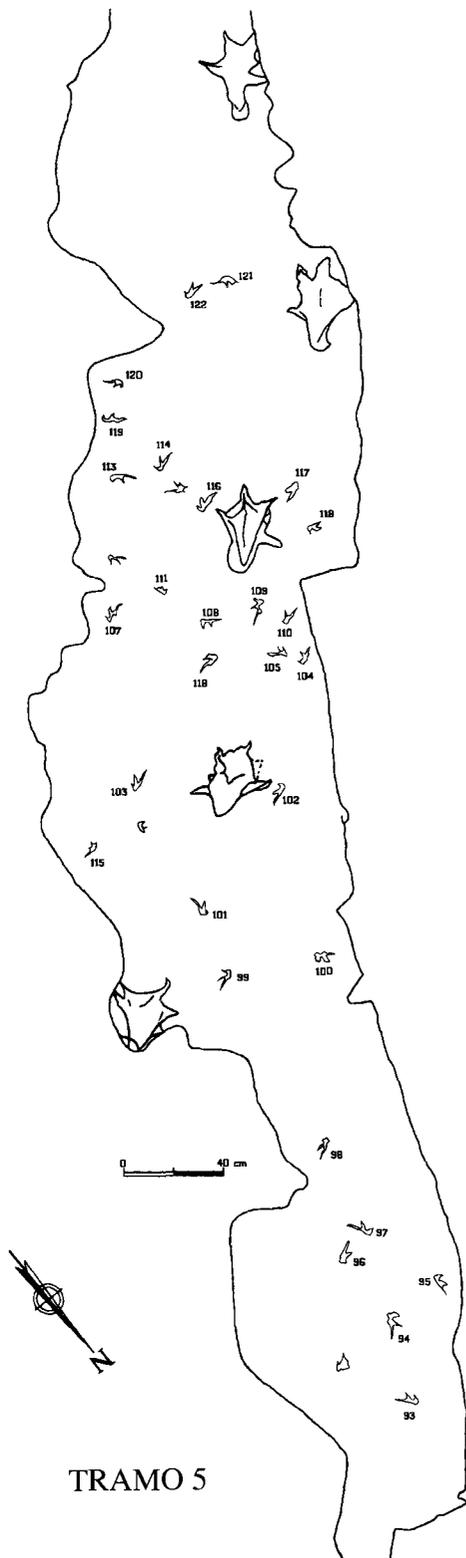


Fig. 13.—Nivel III. Tramo 5. Valdelavilla (Soria).

Santa Cruz de Yanguas

Las primeras huellas de pterosaurio presentes en el yacimiento de Los Tormos se sitúan entre los niveles ST0 y ST1 de Aguirrezabala y Viera (1983). Corresponden a impresiones de manos de 6-9 cm de longitud, no observándose que formen rastros. Sus características son semejantes a las que presentan las manos del nivel III de Valdelavilla.

Encima, a 3-4 cm, aparece el nivel ST1 de Aguirrezabala y Viera (1983) en el que puede apreciarse el rastro LTR-T1 de Moratalla (1993) y cuatro rastros más.

Características de los rastros (anexo, tablas X y XI, figs. 19 y 20)

— *Rastro I*. Se extiende de SE a NO. Está compuesto por 10 impresiones de manos y 9 de pies. Tanto las manos como los pies aparecen alternantes con respecto al eje de marcha y dirigidos hacia fuera del rastro (rotación positiva), situándose los pies delante de las manos. Las huellas de éstas son alargadas (11,4 x 4,2 cm), adquiriendo forma subovooidal. Debido a su mala conservación, no se pueden distinguir bien las impresiones de los dedos. Las huellas de pies plantígrados son más largas que anchas (14 x 10 cm). Poseen forma subtriangular, con mayor anchura en su parte anterior, y terminan en un estrecho talón, redondeado. En ellas se aprecian las señales dejadas por cuatro dedos, algunos de los cuales muestran señales indicativas de la presencia de largas y afiladas uñas. En general, las huellas de las manos son más profundas que las de los pies; sin embargo, hay casos en los que puede apreciarse una gran profundidad en la parte anterior de los últimos, como si hubiera apoyado más esa parte del pie y luego lo hubiera hecho de forma gradual el resto. Tanto el paso (71,6 cm) como la zancada (137,1 cm) son bastante regulares, apreciándose un ángulo de paso superior al ángulo recto (121,4°).

— *Rastro II*. Se orienta oblicuamente a los rastros I y III, extendiéndose desde el comienzo del primero al final del tercero. Consta de 10 huellas de manos y 9 de pies, alternantes con relación al eje de marcha, como en el caso anterior, mostrando los pies delante de las manos. Las impresiones, tanto de las manos como de los pies, manifiestan las mismas características enumeradas en el rastro I, aunque en este caso suele aparecer la marca con terminación acuminada del segundo dedo de la mano y se aprecian las señales dejadas por parte de las falanges de los dedos, en algunos pies. El talón presenta una ligera curvatura hacia el exterior del rastro. La longitud de la señal del metatarso es menor que la dejada por los dedos, representando su longitud aproximadamente los 3/7 de la de la huella. El rastro posee una pequeña curvatura que contribuye al desarrollo no homogéneo del paso (65,9 cm) y de la zancada (115,8 cm), mostrando ángulo de paso cercano a los 115°.

— *Rastro III* (LTR-T1 de Moratalla, 1993). Está formado por un conjunto de nueve impresiones de manos y parcialmente de dos pies (parece observarse la leve señal de la parte anterior de un tercer pie). Las manos son alargadas, fuertemente asimétricas y aparecen, en general, cubiertas con material del estrato superior, por lo que apenas muestran detalles. Esta circunstancia y la existencia de un sustrato todavía no consolidado en el momento de producirse la impresión, hace que las mismas se presenten con forma subovooidal. Su primer dedo es muy pequeño, presumiblemente terminado en una delgada y alargada uña, estando ligeramente curvado hacia adelante en su parte anterior. Casi paralela al eje del rastro aparece la impresión del tercer dedo, que es la más larga de todas. La abertura total de los dedos de la mano ($\alpha + \beta$) es próxima a los 90°, adquiriendo en algún caso un valor algo superior. En estas ocasiones, el ángulo interdigital entre los dedos I y II es claramente superior al que forman los dedos II y III, mientras que,

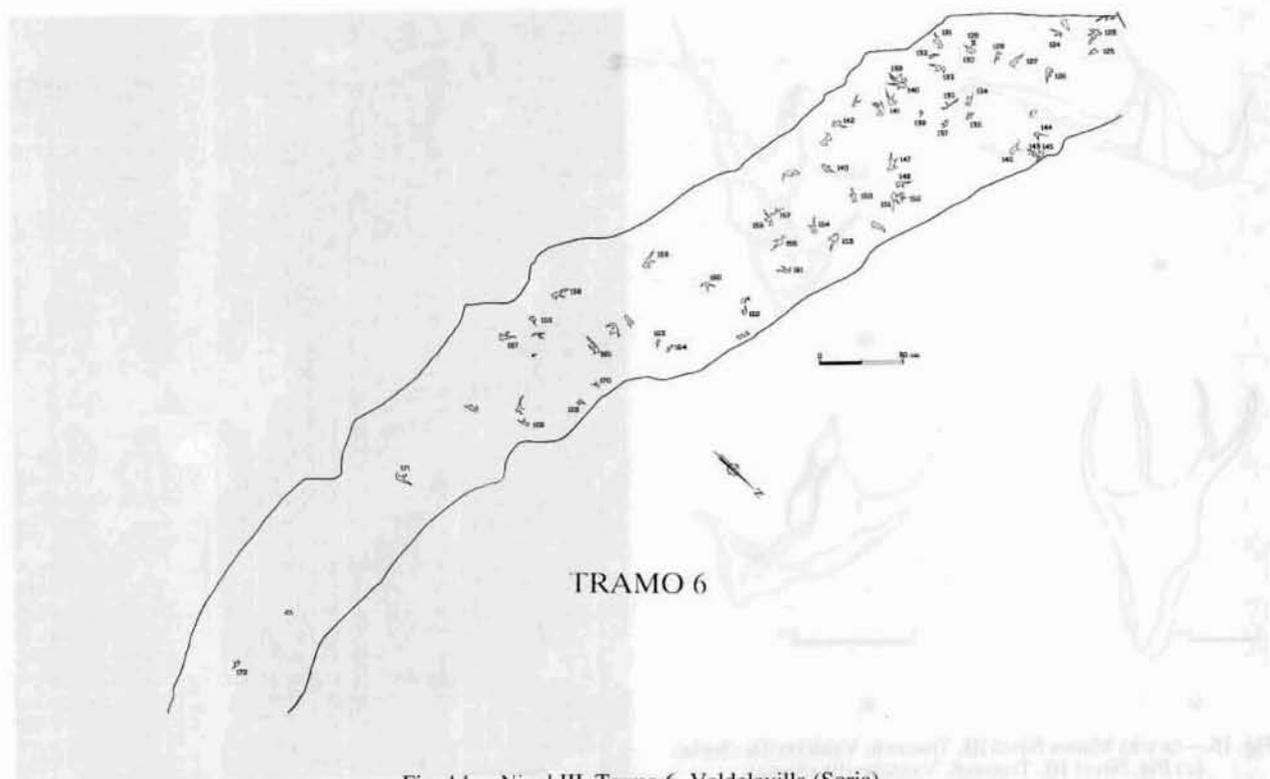


Fig. 14.—Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla (Soria).

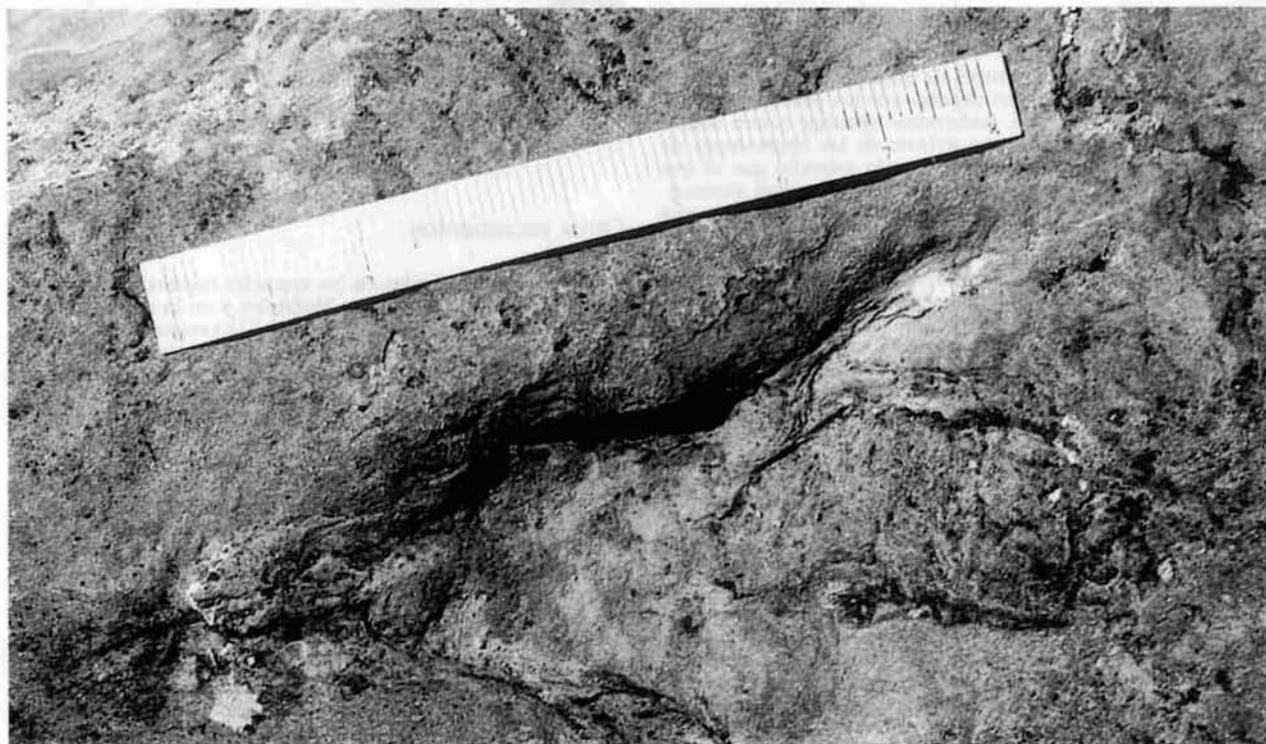


Fig. 15.—Pie de *Pteraichnus* sp. Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla.

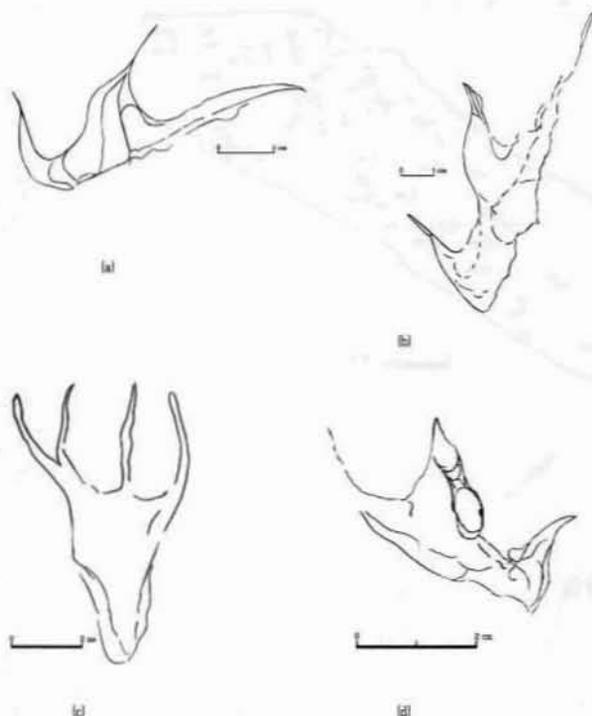


Fig. 16.—(a y b) Manos Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla (Soria).
(c) Pie. Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla (Soria).
(d) Mano. Detalle. Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla (Soria).

como norma general, el primero de ellos es ligeramente superior al segundo. Las señales dejadas por los pies muestran la huella de su parte anterior, pudiéndose apreciar cuatro dedos, terminados en uñas. Aparecen delante de las impresiones de las manos, formando un rastro algo más estrecho que el que configuran ellas. Tanto unas como otras se presentan alternantes con respecto al eje de marcha. El rastro completo se curva ligeramente hacia la izquierda, contribuyendo a la asimetría de pasos y zancadas.

Rastros IV y V. Se encuentran separados de los otros tres por una pequeña torcertera. Están compuestos de 3 y 4 parejas de huellas mano-pie, respectivamente, de características similares a las descritas en los casos anteriores. Merece destacarse la claridad con que se aprecian algunas de las impresiones de las uñas de los dedos de los pies y la mala conservación de bastantes de sus huellas a causa del paso cotidiano del ganado ovino de la localidad.

La apariencia subvoidal de muchas de las impresiones de las manos se debe a la forma de presionar las mismas contra un sustrato blando. La presión predominante de la parte posterior de los dedos hizo que éstos se hundieran mucho en el sedimento, quedando sus partes anteriores algo más elevadas y que los dedos, más juntos que en otras ocasiones, se situarán muy paralelos al eje de marcha.

En todos los rastros la distancia mano-pie es relativamente constante (unos 13 cm), dependiendo de lo rectilíneo de sus trayectorias. Asimismo, en todos ellos la forma de la parte anterior de los pies sugiere la presencia de una membrana que uniera los dedos, de la que sobresalen largas y estilizadas uñas.

En este mismo nivel, junto a los primeros rastros aparecen tenues huellas de manos de apenas 5 cm de largo, semejantes a las existentes en los niveles de Valdelavilla.



Fig. 17.—Mano de *Pteraiichmus* sp. Nivel III. Tramo 6. Valdelavilla.

Otros yacimientos

Las huellas aparecidas en los restantes lugares de la subunidad IV-b de la Aloformación Huérteles y en la subunidad V-b de la Aloformación Valdeprado (fig. 21) presentan las mismas características generales que las presentes en Valdelavilla, relacionándose sobre todo con las de sus tramos limolíticos oscuros, tanto por la forma como por el tamaño, aunque las longitudes relativas de las impresiones de los dedos de las manos y los ángulos interdigitales en ellas muestran, a veces, valores bastante variables.

Los pies son tetradáctilos y muestran un ángulo de apertura de los dedos casi siempre muy cercano a los 40° (anexo, tabla 12), poseyendo dedos delgados y curvados en su tercio anterior. En algún caso, han aparecido pies diminutos con dedos rectilíneos y divergentes. La profundidad de estas huellas de pies es semejante a la de las manos o ligeramente inferior.

Las manos son tridáctilas y fuertemente asimétricas. Como en algunos casos de Valdelavilla, la inserción del segundo dedo parece desplazada un poco de la del primero, no pudiéndose saber si se debe a la disposición de los mismos o a la forma de presionar la mano contra el suelo. Las pocas huellas descubiertas no permiten realizar un análisis estadístico de sus variables.

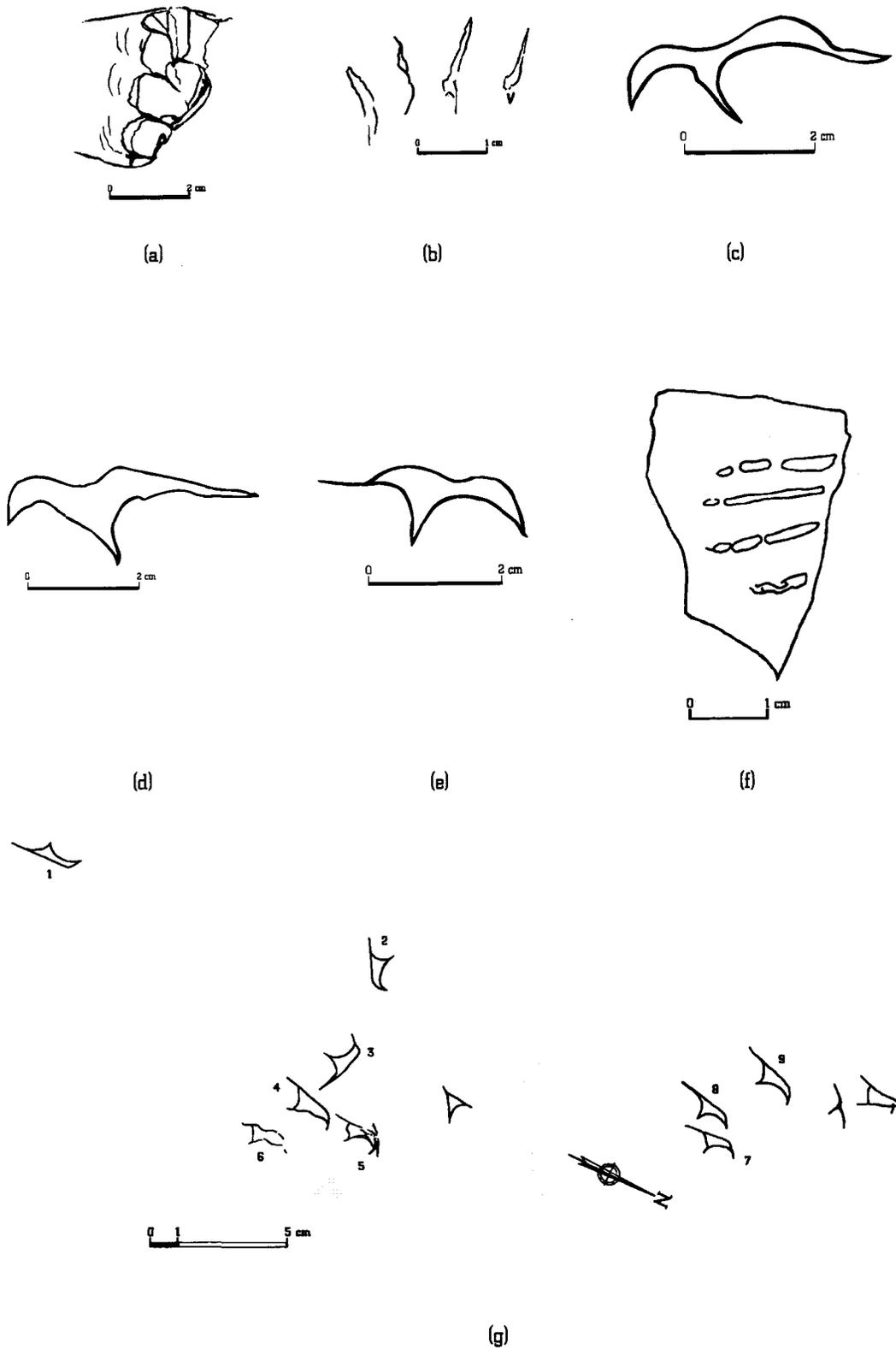


Fig. 18.—Huellas de pterosaurios de los niveles IV (a y b), V (c), VI (d), VIII (e y f) y VII (g). Valdelavilla (Soria).

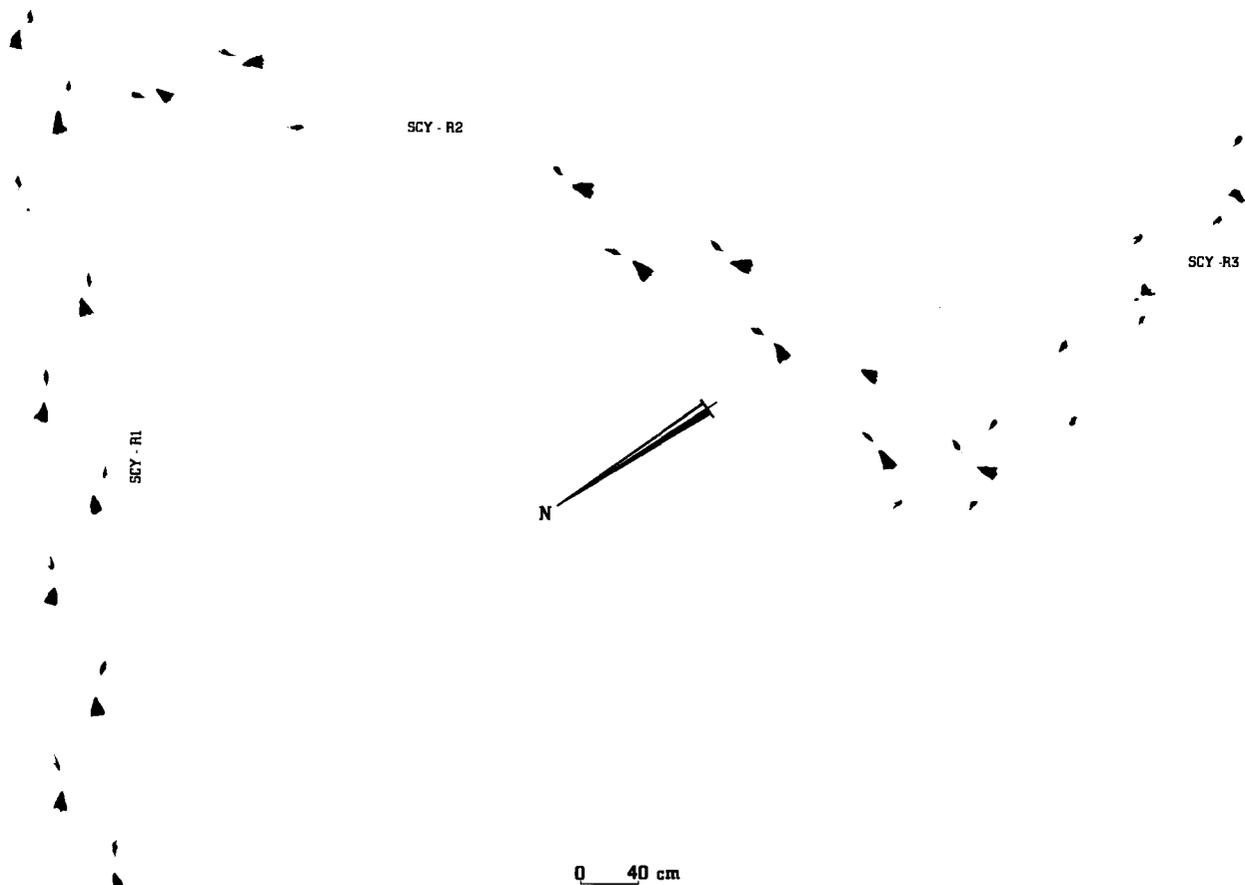


Fig. 19.—Rastros SCY-R1, SCY-R2, SCY-R3 de *Pteraichnus palaciei-saenzi*. Yacimiento Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas, Soria).

Discusión y conclusiones

El reconocimiento icnológico del «Grupo Oncala» ha permitido encontrar, por ahora, en las capas de la Aloformación Huérteles miles de huellas de pterosaurios (apenas unas pocas en la Aloformación Valdeprado). El hecho de que éstas aparezcan a largo de una única subunidad de esta Aloformación y que su presencia esté generalizada en toda ella, indica claramente que el ambiente reinante en esta zona de la provincia de Soria era ideal para este tipo de reptiles voladores. Si observamos las características que presentan las capas que las contienen, se puede comprobar que se encuentran asociadas a limolitas grises, más o menos oscuras, que, en muchas ocasiones, muestran contaminaciones de carbonatos y en las que se observa con frecuencia «ripples marks» y abundantes «mud-cracks», lo cual es indicativo de una preferencia de estos animales por un ambiente determinado, que en este caso apunta hacia zonas encharcadas u orillas de

lagos, plenamente continentales, de acuerdo con la observación hecha por algunos investigadores (Lockley y Unwin, 1996) de la presencia generalizada de tales huellas en sedimentos no marinos del Cretácico inferior.

El análisis de los cientos de huellas de manos tri-dáctilas y pies funcionalmente tetradáctilos encontradas en esa Aloformación muestra que todas ellas, independiente de su tamaño y del nivel en el que se localizan, poseen los siguientes rasgos comunes:

— Las marcas de los pies aparecen delante de las de manos, cuando forman rastros, equidistando ambas del eje de marcha.

— La disposición tanto de las huellas de las manos como de los pies es alternante con respecto al eje de marcha.

— Las impresiones de las manos muestran señales de tres dedos, cuyas longitudes son muy desiguales, siendo la de I la menor y la de III la mayor.

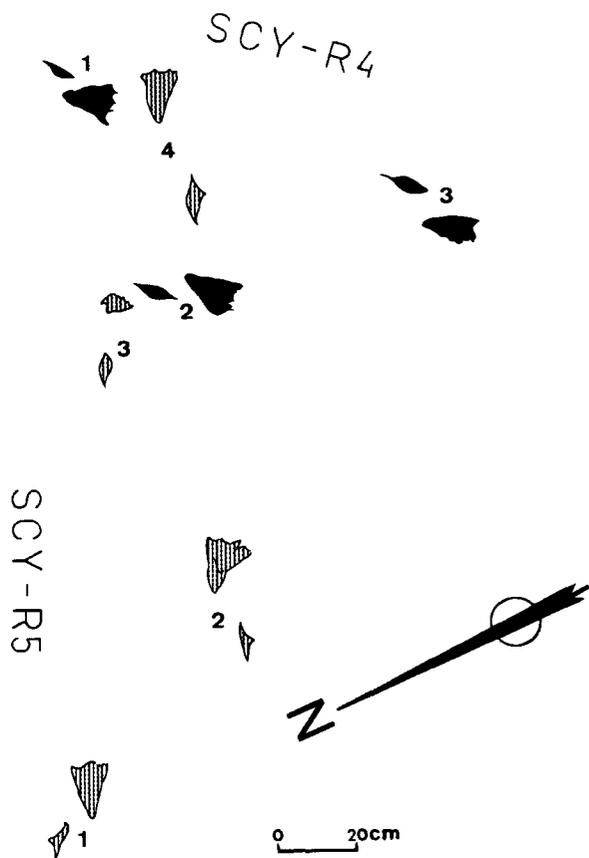


Fig. 20.—Rastros SCY-R4 y SCY-R5 de *Pteraichnus palaciei-saenzi*. Yacimiento de Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas, Soria).

- El ángulo interdigital I^VIII es grande.
- Los dedos de las manos se dirigen hacia fuera del rastro y hacia atrás, siendo la dirección del tercer dedo casi paralela al eje de marcha.
- Las huellas de los pies presentan forma de triángulos isósceles muy alargados, apreciándose en ellas las impresiones de cuatro dedos de aproximadamente igual longitud y ligeramente divergentes.
- Las icnitas de pies presentan rotación positiva, es decir, se orientan hacia fuera del rastro.

Este conjunto de características indica claramente que tales huellas deben ser asociadas con el icnogénero *Pteraichnus*, creado en 1957 por Stokes, en el cual se distinguen hasta ahora dos icnoespecies: *Pteraichnus saltwashensis* (Stokes, 1957) y *Pteraichnus stokesi* (Lockley et al., 1995). La falta de rastros en la casi totalidad de los yacimientos y la escasez de huellas de pies no permite, en la mayor

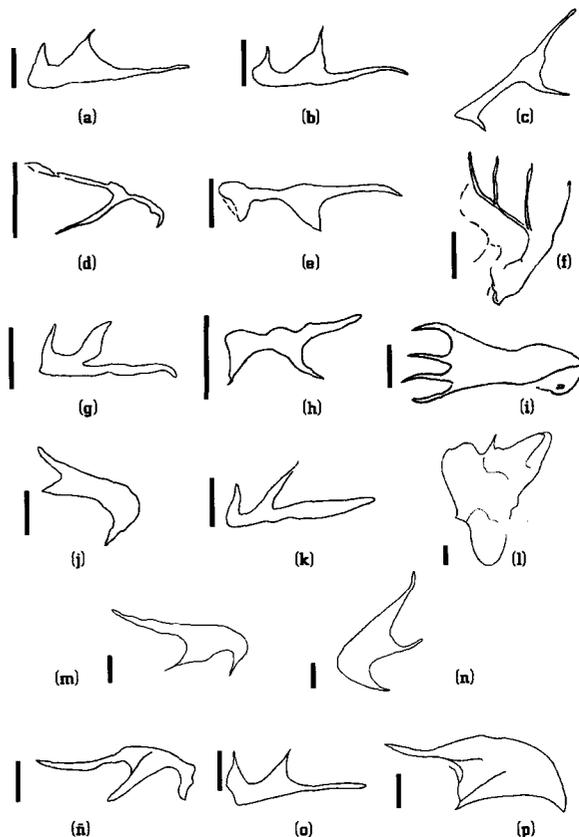


Fig. 21.—Icnitas de Pterosaurio en otras localidades de la unidad IV-b de la Aloformación Huérteles y V-B de la Aloformación Valdeprado (a). Los Campos; (b) Espinas (Montaves); (c) El Frontal (Bretun); (d) Barranco de Serrantes (Villas del Río); (e) El Castillejo (Matasejún); (f) La Cuesta; (g) Puente Río Mayor; (h) Palacio de San Pedro; (i) Barranco de Miraflores (Fuentes de Magaña); (j) Valdegen; (k) Río Ventosa; (l) Valdecantos; (m) Barranco de la Torre (Torretarrancho); (n) Torretarrancho; (ñ) Ladrado; (o) Valloria; (p) La Laguna. Escalas gráficas: 2 cm.

parte de los casos, adscribir las a una icnoespecie determinada; sin embargo, existen suficientes datos que revelan que estas huellas poseen características que no concuerdan con las que ostentan esas dos icnoespecies.

Las huellas del yacimiento de Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas) son las únicas que han proporcionado rastros de pies y manos de *Pteraichnus*. Las características de éstos y de sus huellas, diferentes de las presentes en las dos únicas icnoespecies creadas hasta el momento, permiten diferenciar una nueva icnoespecie, a la que denominamos *Pteraichnus palaciei-saenzi*.

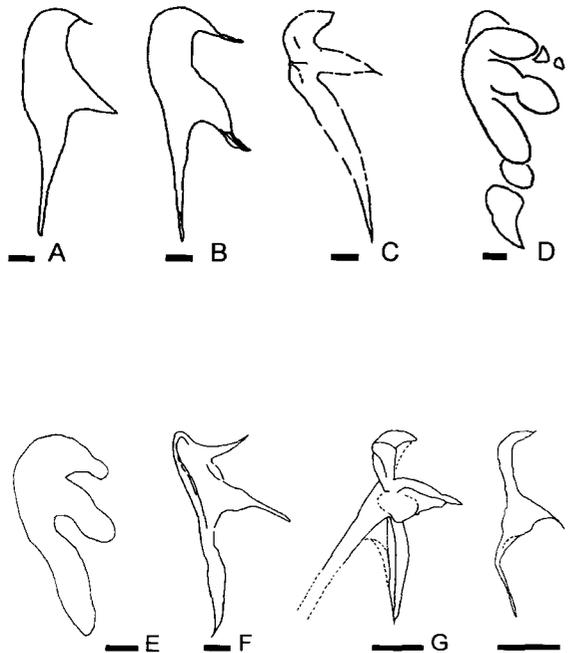


Fig. 22.—Impresiones de manos de pterosaurios (A) *Pteraichnus palaciei-saenzi*, basada en la totalidad de huellas, Sta. Cruz de Yanguas; (B) *Pteraichnus* sp. Nivel III, Valdelavilla; (C) *Pteraichnus saltwashensis* (redibujado de Stokes, 1957), Arizona; (D) *Pteraichnus stokesi* (redibujado de Bennett, 1997) Formación Sundance; (E) *Pteraichnus stokesi* (redibujado de Lockley *et al.*, 1995); (F) *Pteraichnus* cf. *saltwashensis* (redibujado de Lockley *et al.*, 1995), Formación Summerville; Pterosaurio pterodactiloide (redibujado de Mazin *et al.*, 1995). Crayssac; (H) *Pteraichnus* sp VDV-VII. Valdelavilla. Escala: 1 cm.

Holotipo de mano (provisional, en espera de encontrar huellas mejor conservadas): Huella VDV-R3-7m. Paratipo de mano: Huella VDV-R3-6m. Yacimiento «Los Tormos». Santa Cruz de Yanguas (Soria, España).

Holotipo de pie: Huella VDV-R2-7p. PARATIPO DE PIE: Huella VDV-R4-1p. Yacimiento «Los Tormos». Santa Cruz de Yanguas (Soria, España).

Horizonte: Limolitas arenosas y areniscas limolíticas de la unidad IV-b de la Aloformación Huértiles (Gómez Fernández, 1992), dentro del Grupo Oncala (Tischer, 1966). Edad probable: Berriasense elevado (Cretácico inferior).

Derivatio nominis: El nombre «palaciei-saenzi» hace referencia a Pedro Palacios y Clemente Sáenz García, dos de los grandes estudiosos de la geología de Soria.

Diagnosis (figs. 22 y 23).

Rastro: Los rastros descubiertos en Santa Cruz de Yanguas (Soria) corresponden a un animal de tamaño pequeño, funcionalmente cuadrúpedo con rotación positiva de manos y pies, con disposición alter-

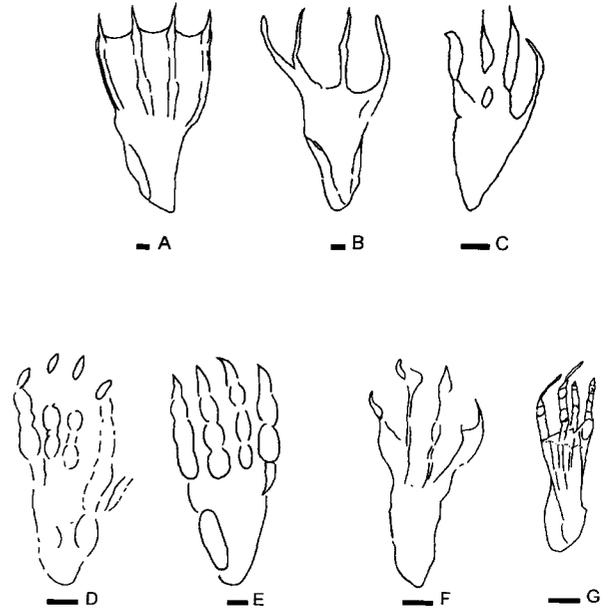


Fig. 23.—Icnitas de pies de pterosaurios (A) *Pteraichnus palaciei-saenzi* basada en la totalidad de las huellas de Santa Cruz de Yanguas; (B) *Pteraichnus* sp. Nivel III. Valdelavilla; (C) *Pteraichnus saltwashensis* (redibujado de Stokes, 1957), Arizona; (D) *Pteraichnus stokesi* (redibujado de Lockley *et al.*, 1995). Formación Sundance; (E) *Pteraichnus stokesi* (redibujado de Bennett, 1997; (F) *Pteraichnus* cf. *saltwashensis* (redibujado de Lockley *et al.*, 1995), Formación Summerville; (G) Pterosaurio pterodactiloide (redibujado de Mazin *et al.*, 1995) Crayssar. Escala: 1 cm.

nante de ambos con respecto al eje de marcha, y mostrando las impresiones de los pies por delante de las de las manos. El paso y zancada son bastante constantes, pudiéndose evaluar su longitud en unos 66 cm y 112 cm, respectivamente. El ángulo de paso oscila entre los 92° y 135°. La anchura de rastro de las manos es muy ligeramente superior a la de los pies.

Pies: Son alargados (valor medio 14,7 cm), con una relación media de L_p/A_p de 1,4, plantígrados y de forma subtriangular, anchos en su parte anterior y con un estrecho talón ligeramente curvado hacia fuera del rastro. Funcionalmente son tetradáctilos, queriéndose observar un ensanchamiento cerca del talón, donde podría estar situado el quinto dedo. Los dedos terminan en grandes uñas que sobresalen claramente de los pies. La señal que deja el metatarso, libre de marcas de sus huesos, representa los 3/7 de la longitud total de la huella. Las impresiones de los dedos (fig. 24) indican que son similares de tamaño (muy levemente más largos los centrales) y ligeramente divergentes. La angulación interdigital I/IV es de unos 36°. Sus huellas se orientan hacia fuera del rastro (rotación positiva) un ángulo medio de 19°.



Fig. 24.— Pie de *Pteraichnus palaciei-saenzi*. Rastro II. Santa Cruz de Yanguas (Soria).

Manos: Presencia de una fuerte asimetría. La longitud de su huella tiene un valor medio de 10,7 cm (similar a la anchura de los pies), mientras su anchura sólo alcanza los 4,3 cm. De sus tres dedos impresos, el primero es el más corto, aumentando progresivamente el tamaño de los mismos en proporción cercana a 1:2:4. Se orientan hacia fuera del rastro y hacia atrás de tal manera que el primer dedo forma con el eje del mismo un ángulo de 80°-85°, el segundo de unos 130°-135° y el tercero es casi paralelo al mismo (168°-175°).

Relación con otras icnoespecies

Aunque semejantes en forma al resto de huellas clasificadas como *Pteraichnus* (figs. 22 y 23, tabla A), éstas se diferencian de *Pteraichnus saltwas-hensis*, además de por su mayor tamaño, porque la anchura del rastro, medida en función de la anchura del pie, es menor: 5 veces, mientras suele ser de 6 veces. Al registrar los ángulos de paso encontramos que en la especie soriana son ligeramente mayores (117,5° de media, frente a 105°-115°). Es sin duda la

relación L/A de los pies lo que más las diferencian. De forma bastante constante la relación L/A adquiere un valor próximo a 1,4 y nunca llega a los valores de esta otra icnoespecie (2-2,1). Aunque, en general, la distancia glenoacetabular medida por el método de Baird (1954) es parecida, siempre se observan valores superiores en *Pteraichnus palaciei-saenzi* (2,7-2,8; nunca inferior a 2,6).

Si comparamos la nueva icnoespecie con *Pteraichnus stokesi*, las diferencias aún son más grandes. El ángulo de paso aumenta considerablemente con respecto a la icnoespecie de Sundance (valor medio de 117,5° en lugar de 90°). Semejante diferencia también la encontramos al comparar la rotación de los pies con respecto al eje de marcha. *Pteraichnus palaciei-saenzi* presenta señales de pies casi en la dirección de marcha (+19°), mientras que en *Pteraichnus stokesi* están girados 45°. Como en el caso anterior, la relación L/A de los pies es bastante más baja en la nueva icnoespecie (1,4 contra 2,2).

En cuanto a la icnoespecie clasificada como pterodactiloide por Mazin *et al.* (1995), las diferencias son muy numerosas. La forma del rastro, con los



Fig. 25.—Mano de *Pterachnus* sp. Nivel III. Tramo 5. Valdelavilla.

pies por detrás de las manos, la gran anchura del de éstas con relación a la anchura del de los pies, su diminuto tamaño, la disposición de los dedos..., indican claramente no sólo que no se corresponde con la nueva icnoespecie, sino que pensamos que pertenece a un icnogénero distinto.

damente un tercio de la longitud de la huella, presenta una apreciable uña y aparece ligeramente curvado en su parte anterior en sentido de la marcha. La impresión de II es unos 9/5 la de I, formando con éste un ángulo medio de 41°. La señal dejada por el dedo III es más larga que las otras (unas tres

ICnoespecie	AP (°)	L_p/A_p	P (cm)	z (cm)	α (°)	Ar (cm)
<i>P. saltwashensis</i>	105-115	2-2,1	18,2	39,2	40	20,6 (5,4 A_p)
<i>P. stokesi</i>	90	2,2	30	42	30	27 (6,75 A_p)
<i>Pterosaurio pterodactiloide</i>	115	3	13,9	27,7	—	—
<i>P. palaciei-saenzi</i>	117,5	1,4	66	112	36	41 (5 A_p)

Las huellas presentes en el yacimiento de Valdelavilla se pueden reunir en tres grupos:

a) Huellas del nivel III (anexo, tabla VIII, fig. 25). Este horizonte muestra icnitas de manos cuyo tamaño medio es de 8 cm. Las impresiones medias de sus dedos nos indican que I es aproxima-

vezes la del I), bastante constante, anchura, en general, algo inferior a las de éstas y terminación aguda, que en muchos casos se curva hacia la línea media del rastro. La abertura angular entre el segundo dedo y el tercero es ligeramente inferior (31,6°). En algunos casos dicho valor supera al medido entre los dedos I y II, sin embargo, el ángulo \angle III



Fig. 26.—Mano de *Pteraichmus* sp. Nivel VII. Valdelavilla.

se mantiene bastante constante (unos 72°). La relación existente entre las longitudes de las marcas de los dedos muestra que existe un aumento progresivo en el tamaño de las mismas de acuerdo con el incremento en longitud de los sucesivos dedos de la mano en los pterosaurios.

b) Huellas de los niveles I, II, IV, V y VI. En ellos aparecen huellas cuya semejanza morfológica con las del nivel III es evidente. Se diferencian de las anteriores por su tamaño: unos 5 cm.

c) Huellas del nivel VII (fig. 26). En este nivel aparecen huellas de tamaño muy pequeño (apenas 2,5 cm) y con un valor de $I^{\wedge}III$ muy grande y constante (unos 120°).

El análisis de estos tres grupos nos indica que todas ellas poseen un gran parecido con las presentes en Santa Cruz de Yanguas, pudiéndose pensar que perteneciesen a la misma icnoespecie, si no fuera porque existen algunos valores de las variables de sus manos y pies que no coinciden. Así, por ejemplo, la relación L/A en los pocos pies des-

cubiertos en Valdelavilla es mayor que en los de Santa Cruz de Yanguas (1,85 frente a 1,4). Por otra parte, en el caso del último grupo, el ángulo $I^{\wedge}III$ en las impresiones de sus manos es bastante mayor. Esas diferencias aconsejan que clasifiquemos las huellas de Valdelavilla como *Pteraichmus* sp. indeterminada, en tanto que no se localicen nuevas icnitas que permitan un mejor estudio de las mismas.

Con respecto al resto de huellas aparecidas en otros yacimientos, la escasez de las mismas, no proporciona medios para una clasificación concreta. Dada su apariencia (fig. 27), en muchos casos, similar a las huellas de Valdelavilla, podemos reunir las bajo el denominador común de *Pteraichmus*, sin poder indicar si pertenecen o no a una única icnoespecie, aunque el estudio de los pies aparecidos en las diferentes localizaciones parece indicar que pueden existir varias icnoespecies (los valores L/A suelen ser bastante altos, en algunos casos superiores a 2, y los ángulos de abertura de los mismos (α) son más elevados que los que aparecen en *Pteraichmus* conocidos).

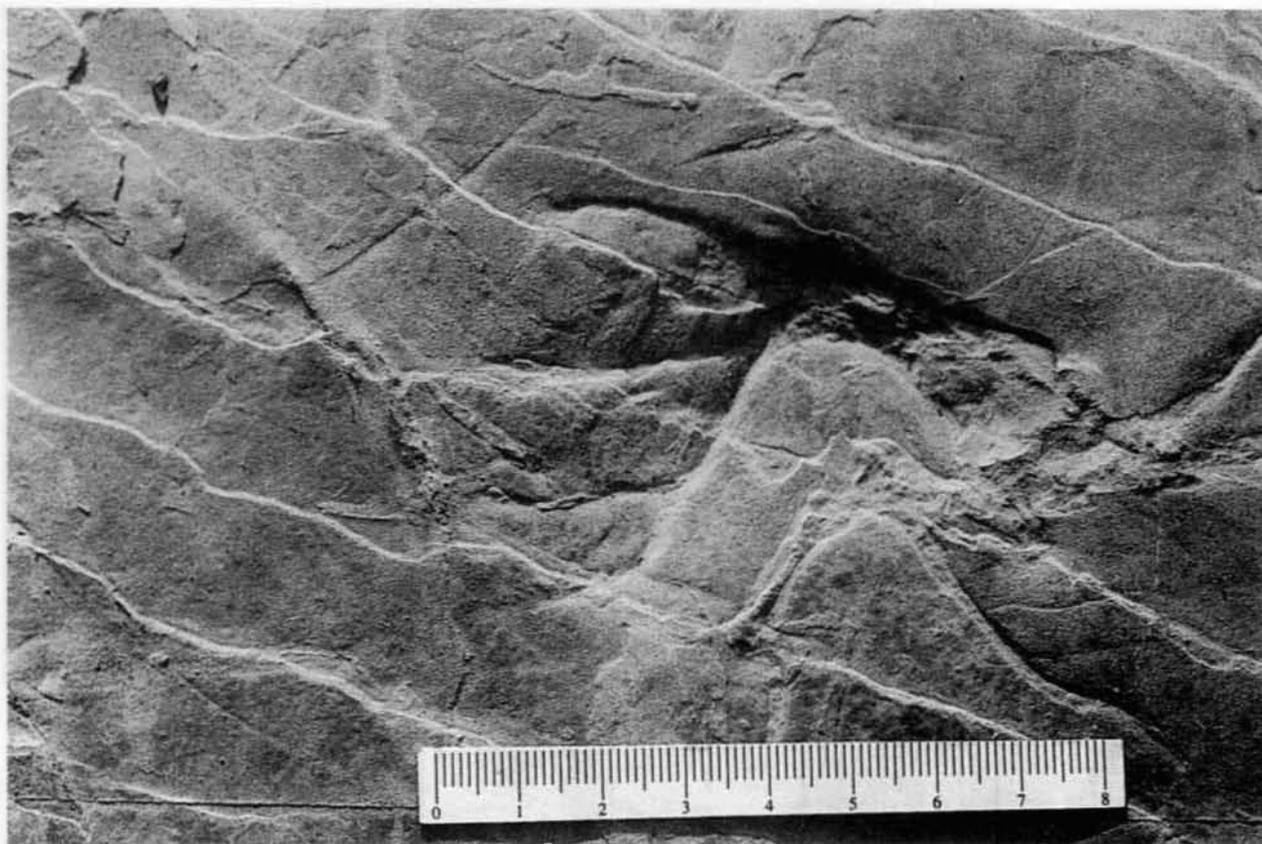


Fig. 27.—Pie de *Pteraichnus* sp. «La Cantera» (La Cuesta).

Solamente en el caso de Valdecantos (fig. 21-1, la similitud de forma y tamaño de huella permite atribuir las a la misma icnoespecie de Santa Cruz de Yanguas, es decir, a *Pteraichnus palaciei-saenzi*. Similar clasificación parece merecer las existentes en Valdegén y La Laguna, aunque la falta de huellas de pies en esos lugares no autoriza a hacerlo de forma segura.

La agrupación de huellas se presenta a lo largo de toda la zona de dos formas diferentes. Una primera se caracteriza por la presencia de gran número de huellas desordenadas de manos, entre las que aparecen, de vez en cuando, algunas marcas de pies, cuyo principal yacimiento se sitúa en Valdellavilla, y una segunda determinada por la presencia de rastros, lo cual constituye un hecho puntual, por ahora, alrededor del yacimiento de Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas). La justificación del primer hecho sólo es posible si suponemos que los pterosaurios realizaban una actividad que propiciaba un registro tan caótico, tal como alimentarse en zonas encharcadas o en las orillas de lagos, idea que cobra día a día más aceptación (Unwin, 1997). Por otra parte, la presencia casi exclusiva de huellas de manos requiere otro tipo de tratamiento.

Dado el gran tamaño de la cabeza y de sus extremidades anteriores, la presión ejercida por las manos sobre el suelo debió ser superior a la realizada por los pies, lo cual contribuyó a que las huellas de las manos tuvieran menos probabilidad de desaparecer que las de los pies (Lockley *et al.*, 1995). En nuestro caso, una mayor presión de las manos facilitaría el que éstas atravesasen la fina capa de fango existente bajo el agua, alcanzando el sustrato más duro, mientras los pies apenas desplazarían el limo. A consecuencia de las débiles corrientes o el simple movimiento del agua por acción del viento, los finos limos se redistribuirían borrando las no consolidadas huellas de pies producidas por el animal, pero respetando las impresiones realizadas por las manos en el más duro sustrato.

Los rastros, por otra parte, se formarían sobre un sustrato no cubierto de agua o en todo caso por una fina película, cuando el animal se desplazaba, saliendo de las zonas encharcadas, ya fuese para buscar una nueva zona de alimentación, emprender el vuelo... Las condiciones para la creación y conservación de las huellas serían mucho más precarias, lo cual explicaría la escasez de rastros.

Anexo

Tabla 1

N.º	Ar	z (cm)	P (cm)	AP (º)	I^E (º)	II^E (º)	III^E (º)
VDV-III	11	19	13	92	94	147	169
VDV-VII	26,7	68	39,3	118	110	134	172

Términos y parámetros utilizados: Ar = anchura de rastro; z = zancada media; P = paso medio; AP = ángulo de paso medio; I^E, II^E y III^E, ángulos medios entre los dedos I, II y III y el eje de marcha. VDV son las siglas del yacimiento de Valdelavilla.

Tabla 2.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 1

N.º	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I^II (α) (º)	II^III (β) (º)	I^III (º)
1	7,7	2,9	2,65	2,9	5,2	7,5	0,56	0,39	46	26	72
2	6,0	2,9	2,07	3,0	4,0	5,7	0,75	0,53	40	35	75
3	6,8	2,7	2,52	2,7	4,2	6,8	0,64	0,40	20	24	44
4	9,5	4,3	2,21	3,3	5,4	9,5	0,61	0,35	24	40	64
5	11,1	4,6	2,41	3,7	6,7	10,6	0,55	0,35	37	27	64
6	6,5	2,3	2,83	1,5	—	6,5	—	0,23	30	36	66
7	9,7	3,6	2,69	2,7	4,6	8,7	0,59	0,31	43	40	83
8	8,6	3,7	2,32	2,8	5,9	8,0	0,47	0,35	36	31	67
9	7,7	2,9	2,65	2,7	6,5	7,5	0,41	0,36	38	22	60
10	10,0	3,9	2,56	3,5	6,7	9,6	0,52	0,36	39	26	65
11	7,4	3,3	2,24	2,6	4,6	7,2	0,56	0,36	52	33	85
12	7,2	3,4	2,12	3,1	5,0	7,2	0,62	0,43	35	31	66
13	7,4	2,8	2,64	2,5	5,5	7,1	0,45	0,35	31	23	54
14	8,0	3,3	2,42	3,4	5,6	7,8	0,61	0,44	39	29	68
15	7,0	3,3	2,12	2,5	4,6	7,0	0,54	0,66	35	20	55
16	9,0	4,2	2,14	3,0	6,2	7,6	0,48	0,39	54	31	85
17	7,7	3,2	2,41	1,3	3,7	7,6	0,35	0,17	34	40	74
18	10,1	4,2	2,40	3,9	6,6	10,0	0,59	0,39	40	27	67
19	7,9	3,1	2,55	3,0	5,3	7,9	0,57	0,38	37	28	65
20	10,0	3,2	3,12	—	5,4	9,2	—	—	50	32	82
21	9,5	5,3	1,79	3,1	7,3	9,5	0,42	0,33	42	42	84
22	8,8	5,1	1,73	2,9	5,8	8,8	0,5	0,33	52	50	102
23	7,8	4,2	1,86	3,5	5,9	7,6	0,59	0,46	51	31	82
24	8,8	4,0	2,2	3,4	6,7	8,8	0,51	0,39	34	30	64
25	8,2	3,4	2,41	2,6	4,8	7,8	0,54	0,33	40	40	80
26	7,9	3,8	2,08	3,2	5,3	7,6	0,60	0,42	29	35	64
27	7,6	3,5	2,17	2,5	4,2	7,1	0,59	0,35	46	44	90
28	8,7	3,9	2,23	2,5	5,4	8,5	0,46	0,29	35	32	67
29	8,5	4,8	1,77	3,8	5,4	8,5	0,70	0,45	50	27	77
30	9,3	5,3	1,75	4,5	6,8	9,3	0,66	0,48	34	29	63
31	9,7	3,8	2,55	1,8	5,2	9,6	0,35	0,19	53	32	85
32	11,4	5,7	2,0	3,8	5,0	11,0	0,76	0,35	33	43	76
33	8,1	4,1	1,98	3,4	7,2	8,1	0,47	0,42	35	32	67
34	9,2	3,9	2,36	3,3	5,7	8,6	0,58	0,38	44	38	82
35	7,8	4,5	2,18	4,3	5,4	9,5	0,8	0,45	32	38	70
36	7,5	3,5	2,14	2,9	4,7	7,3	0,61	0,40	52	32	84
Media	8,51	3,85	2,24	3,06	5,50	8,26	0,56	0,38	39,47	32,59	72,06

Tabla 3.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 2

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I^II (α) (º)	II^III (β) (º)	I^III (º)
37	8,8	3,3	2,67	2,9	4,8	8,6	0,60	0,34	44	37	81
38	9,0	2,8	3,21	2,6	5,2	8,9	0,50	0,29	49	22	62
39	8,5	3,2	2,66	3,7	5,5	8,3	0,67	0,45	28	36	64
40	5,7	3,0	1,90	2,2	4,8	5,5	0,46	0,40	30	32	62
41	9,0	3,3	2,73	2,4	5,5	8,6	0,44	0,28	47	29	76
42	9,0	3,5	2,57	3,0	5,1	8,6	0,59	0,35	45	25	70
43	7,1	2,6	2,73	2,4	4,8	6,9	0,50	0,35	40	27	67

Tabla 3.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 2 (continuación)

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [^] II (α) (°)	II [^] III (β) (°)	I [^] III (°)
44	6,5	2,4	2,71	2,4	5,0	6,5	0,48	0,37	64	26	90
45	8,5	3,9	2,18	2,7	5,6	8,0	0,48	0,34	36	29	65
46	8,0	3,6	2,22	3,2	4,9	7,8	0,65	0,41	34	36	70
47	8,6	3,1	2,77	2,3	4,9	8,4	0,47	0,27	33	31	64
48	8,4	3,4	2,47	2,5	5,1	8,0	0,49	0,31	30	60	90
49	10,3	2,8	3,68	2,1	4,2	9,9	0,50	0,21	38	42	80
50	7,6	3,0	2,53	3,1	5,4	7,1	0,57	0,44	27	25	52
51	6,9	2,5	2,76	2,3	3,1	6,6	0,74	0,35	27	29	56
52	10,2	5,0	2,04	2,8	6,0	9,0	0,47	0,31	48	42	90
53	8,5	3,0	2,83	2,2	5,5	8,0	0,40	0,28	52	23	75
54	8,1	2,1	3,86	2,7	5,3	7,8	0,51	0,35	46	26	72
55	10,9	4,4	2,48	3,0	6,9	10,2	0,43	0,29	36	34	70
56	8,8	5,0	1,76	2,3	5,5	8,4	0,42	0,27	45	28	73
Media	8,42	3,29	2,64	2,64	5,15	8,05	0,52	0,33	39,95	31,95	71,45

Tabla 4.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 3

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [^] II (α) (°)	II [^] III (β) (°)	I [^] III (°)
57	6,6	2,7	2,44	2,0	3,9	6,2	0,51	0,32	50	34	84
58	7,6	3,5	2,17	3,2	5,6	7,3	0,57	0,44	22	53	75
59	10,0	4,1	2,44	3,0	7,3	9,8	0,41	0,31	43	26	69
60	10,1	4,0	2,53	2,2	5,5	9,9	0,40	0,22	36	31	67
61	6,2	2,8	2,21	1,7	2,7	5,3	0,63	0,32	30	54	84
62	6,0	3,5	1,71	2,9	5,1	6,0	0,57	0,48	35	40	75
63	9,1	4,1	2,22	3,5	6,8	8,8	0,51	0,40	57	27	84
64	7,7	3,4	2,26	3,2	6,5	7,7	0,49	0,42	44	21	65
65	7,5	3,5	2,14	3,5	5,0	7,1	0,70	0,49	43	31	74
66	6,6	2,5	2,64	2,0	3,7	6,2	0,54	0,32	55	32	87
67	6,8	3,2	2,12	3,1	3,2	6,3	0,96	0,49	37	43	80
68	8,1	3,1	2,61	3,3	5,2	7,9	0,63	0,41	47	35	82
69	10,0	3,3	3,03	3,0	6,0	9,0	0,50	0,33	36	37	73
70	6,6	4,5	1,47	4,2	4,2	6,6	1,00	0,64	30	32	62
71	8,2	4,4	1,86	3,2	5,2	8,0	0,62	0,40	50	32	82
72	8,6	4,5	1,91	2,9	5,0	8,2	0,58	0,35	35	35	70
Media	7,86	3,57	2,24	2,93	5,06	7,52	0,60	0,40	40,62	35,19	75,81

Tabla 5.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 4

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [^] II (α) (°)	II [^] III (β) (°)	I [^] III (°)
74	6,6	3,1	2,13	2,9	5,4	6,6	0,54	0,44	30	31	61
75	9,1	4,2	2,17	1,8	5,3	9,1	0,34	0,20	58	32	90
76	11,1	4,5	2,47	2,5	6,5	10,0	0,38	0,25	26	36	62
77	8,0	3,8	2,11	3,8	5,0	7,5	0,76	0,51	43	32	75
78	10,0	3,2	3,13	2,8	6,0	10,0	0,47	0,28	33	27	60
79	10,4	5,4	1,93	4,2	5,7	9,5	0,74	0,44	45	40	85
80	8,2	3,2	2,56	3,0	5,5	7,4	0,55	0,41	45	45	90
81	7,2	2,6	2,77	2,6	4,2	7,2	0,62	0,36	28	32	60
82	7,2	2,5	2,88	2,8	4,4	7,2	0,64	0,39	29	31	60
83	8,9	3,7	2,41	3,7	6,7	8,5	0,55	0,44	33	32	65
84	6,7	3,2	2,09	2,5	3,9	—	0,64	—	35	50	85
85	10,6	3,5	3,03	3,3	6,9	10,2	0,48	0,32	38	30	68
86	8,4	3,3	2,55	3,3	6,0	8,4	0,55	0,39	49	30	79
87	7,5	3,3	2,27	3,5	5,8	7,3	0,60	0,48	41	39	80
88	9,5	2,8	3,39	3,2	5,2	9,5	0,62	0,24	33	21	54
89	7,7	3,5	2,20	2,8	6,1	7,0	0,46	0,40	53	32	85
90	7,0	2,8	2,50	1,8	5,3	6,9	0,34	0,26	38	22	60
91	8,9	3,7	2,41	3,0	6,1	8,9	0,49	0,34	44	36	80
92	7,3	3,9	1,87	2,9	4,5	7,1	0,64	0,41	40	34	74
Media	8,53	3,50	2,49	2,99	5,59	8,24	0,54	0,37	39,22	32,33	71,55

Tabla 6.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 5

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [^] II (α) (°)	II [^] III (β) (°)	I [^] III (°)
93	8,4	3,3	2,55	3,4	5,9	8,2	0,58	0,41	28	32	60
94	8,0	4,0	2,00	3,3	5,5	8,0	0,60	0,41	31	34	65
95	10,5	4,0	2,63	3,2	6,5	10,3	0,49	0,31	41	30	71
96	8,8	2,9	3,03	2,6	5,4	8,8	0,48	0,30	44	26	70
97	9,1	3,1	2,94	2,3	6,1	9,1	0,38	0,25	54	29	83
98	8,4	2,7	3,11	2,5	4,8	8,4	0,52	0,30	47	31	78
99	6,5	2,8	2,32	2,3	4,1	6,0	0,56	0,38	47	31	78
100	6,9	3,4	2,03	2,4	5,2	6,7	0,46	0,36	60	30	90
101	8,4	3,6	2,33	2,7	5,2	7,9	0,52	0,34	58	32	90
102	8,2	2,7	3,04	1,8	4,3	7,8	0,42	0,23	44	34	78
103	8,2	3,2	2,56	2,7	5,4	7,8	0,50	0,35	28	34	62
104	7,8	3,3	2,36	2,4	4,8	7,8	0,50	0,31	40	34	74
105	7,3	3,2	2,28	3,1	4,1	7,3	0,76	0,42	30	24	64
106	7,2	2,9	2,48	—	4,6	7,0	—	—	—	—	—
107	8,0	3,4	2,35	2,3	5,0	7,8	0,46	0,29	33	32	65
108	5,3	1,9	2,79	1,7	3,0	4,9	0,57	0,35	65	25	90
109	8,9	4,2	2,12	3,1	5,3	8,9	0,58	0,35	45	33	78
110	6,5	3,0	2,17	2,7	5,0	6,5	0,54	0,42	41	34	75
111	4,2	1,8	2,33	1,9	2,9	4,1	0,66	0,46	47	37	84
112	5,4	2,7	2,00	2,5	4,8	5,3	0,52	0,47	39	25	64
113	9,9	3,3	3,00	2,7	5,5	9,2	0,49	0,29	46	30	76
114	9,0	3,6	2,50	2,8	6,1	8,5	0,46	0,33	55	32	87
115	7,3	2,5	2,92	2,5	3,0	5,9	0,83	0,42	47	30	77
116	8,3	3,5	2,37	2,7	5,1	8,0	0,53	0,34	30	38	68
117	6,8	2,6	2,62	1,1	4,8	6,8	0,23	0,16	50	28	78
118	7,0	3,3	2,12	3,3	5,7	6,9	0,58	0,48	37	31	68
119	9,8	3,2	3,06	2,7	5,2	9,8	0,52	0,28	46	28	74
120	6,3	2,5	2,52	2,0	3,7	5,8	0,54	0,34	35	35	70
121	9,0	3,9	2,31	3,0	3,6	7,0	0,83	0,43	70	55	125
122	9,3	3,7	2,51	3,3	6,8	9,1	0,49	0,36	35	30	65
Media	7,84	3,15	2,51	2,59	4,92	7,54	0,54	0,35	43,90	31,86	76,10

Tabla 7.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 6

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [^] II (α) (°)	II [^] III (β) (°)	I [^] III (°)
123	9,0	4,5	2,00	4,0	5,5	9,0	0,73	0,44	34	27	61
124	7,5	2,3	3,26	1,9	3,5	6,8	0,54	0,28	40	50	90
125	5,5	2,3	2,39	2,2	3,9	5,5	0,56	0,40	40	29	69
126	8,6	3,8	2,26	3,4	4,8	8,4	0,71	0,40	28	32	60
127	7,8	3,7	2,11	3,6	4,4	7,8	0,82	0,46	36	33	69
128	8,6	3,1	2,77	2,9	5,2	8,0	0,56	0,36	54	34	88
129	4,7	2,5	1,88	1,5	3,0	3,9	0,50	0,38	53	35	88
130	6,9	3,2	2,16	2,4	4,4	6,7	0,55	0,36	39	28	67
131	8,8	3,0	2,93	3,0	6,1	8,8	0,49	0,34	44	27	71
132	6,0	2,2	2,73	2,3	3,0	5,8	0,77	0,40	32	28	60
133	9,3	3,1	3,00	3,1	5,6	8,7	0,55	0,36	47	32	79
134	6,7	2,0	3,35	2,0	4,0	6,4	0,50	0,31	46	23	69
135	8,5	3,0	2,83	2,3	4,8	8,0	0,48	0,29	54	36	90
136	4,8	2,0	2,40	1,8	3,8	4,4	0,47	0,41	58	32	90
137	4,7	1,9	2,47	1,8	3,7	4,7	0,49	0,38	46	27	73
138	4,3	2,1	2,05	1,8	3,2	4,3	0,56	0,42	36	32	68
139	8,4	3,2	2,63	3,0	4,5	7,8	0,67	0,38	35	35	70
140	10,4	3,6	2,89	3,6	5,2	8,9	0,69	0,40	40	30	70
141	9,3	3,7	2,51	3,4	4,6	8,6	0,74	0,40	41	39	80
142	8,5	4,2	2,02	2,5	4,8	7,8	0,52	0,32	56	29	85
143	6,1	2,7	2,26	1,7	4,1	5,8	0,41	0,29	44	26	70
144	6,2	3,7	1,68	—	5	6,0	—	—	—	50	—
145	6,9	3,5	1,97	3,1	4,8	6,5	0,65	0,48	40	33	73
146	8,3	2,7	3,07	2,5	5,3	8,1	0,47	0,31	39	26	65
147	9,0	4,6	1,96	4,2	6,7	9,0	0,63	0,47	46	34	80
148	7,5	3,5	2,14	3,5	5,5	7,5	0,64	0,47	30	39	69
149	8,5	3,5	2,43	2,5	4,9	8,0	0,51	0,31	49	27	76
150	8,3	2,9	2,86	2,5	4,4	8,0	0,57	0,31	42	26	68

Tabla 7.—Valdelavilla - Nivel III - Tramo 6 (continuación)

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [∧] II (α) (°)	II [∧] III (β) (°)	I [∧] III (°)
151	10,0	4,2	2,38	3,1	6,9	9,8	0,45	0,32	41	25	66
152	5,0	2,3	2,17	2,2	4,3	5,0	0,51	0,44	33	34	67
153	9,3	3,8	2,45	2,5	5,2	9,0	0,48	0,28	40	30	70
154	8,9	2,7	3,30	3,0	5,3	8,7	0,57	0,34	25	28	53
155	8,8	3,5	2,51	2,7	5,4	8,1	0,50	0,33	54	35	89
156	9,2	3,5	2,63	2,8	5,4	9,0	0,52	0,31	35	30	65
157	6,9	3,1	2,23	2,1	4,2	6,3	0,50	0,33	62	43	105
158	8,9	4,0	2,23	3,2	6,0	8,7	0,53	0,37	33	36	69
159	8,3	3,4	2,44	3,3	5,5	8,1	0,60	0,41	41	32	73
160	6,5	3,7	1,76	2,1	4,5	5,5	0,47	0,38	50	80	130
161	5,0	2,0	2,50	1,5	3,0	4,6	0,50	0,33	55	35	90
162	4,8	2,3	2,09	2,0	2,7	4,4	0,74	0,45	40	40	80
163	5,1	2,2	2,32	2,0	3,2	4,4	0,63	0,45	52	30	82
164	5,3	2,0	2,65	1,7	3,4	5,1	0,50	0,33	43	37	80
165	8,8	3,6	2,44	3,5	5,5	8,0	0,64	0,44	52	30	82
166	6,5	3,1	2,10	2,3	3,7	6,3	0,62	0,37	44	35	79
167	6,3	3,1	2,03	3,2	5,0	6,2	0,64	0,52	30	32	62
168	6,3	2,2	2,86	2,2	4,2	6,3	0,52	0,35	45	30	75
169	3,8	2,0	1,90	1,9	2,0	3,8	0,95	0,50	30	80	110
170	4,5	1,7	2,65	1,4	3,5	4,5	0,40	0,31	28	32	60
171	10,9	4,8	2,27	3,4	6,0	10,0	0,57	0,34	61	38	99
172	5,4	2,3	2,35	1,8	3,0	5,4	0,60	0,33	46	44	90
Media	7,29	3,03	2,44	2,58	4,52	6,95	0,57	0,37	42,63	34,39	77,02

Tabla 8.—Resumen de las medidas de las manos del nivel III de Valdelavilla

Tramo	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [∧] II (α) (°)	II [∧] III (β) (°)	I [∧] III (°)
1	8,51	3,85	2,24	3,06	5,50	8,26	0,56	0,38	39,47	32,59	72,06
2	8,42	3,29	2,64	2,64	5,15	8,05	0,52	0,33	39,95	31,95	71,45
3	7,86	3,57	2,24	2,93	5,06	7,52	0,60	0,40	40,62	35,19	75,81
4	8,53	3,50	2,49	2,99	5,59	8,24	0,54	0,37	39,22	32,33	71,55
5	7,84	3,15	2,51	2,59	4,92	7,54	0,54	0,35	43,90	31,86	76,10
6	7,29	3,03	2,44	2,58	4,52	6,95	0,57	0,37	42,63	34,39	77,02
Media	7,96	3,35	2,42	2,76	5,04	7,65	0,56	0,37	41,32	33,14	74,46

Tabla 9.—Valdelavilla - Nivel VII - Tramo 1

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	L _b I (cm)	L _b II (cm)	L _b III (cm)	L _b I/L _b II	L _b I/L _b III	I [∧] II (α) (°)	II [∧] III (β) (°)	I [∧] III (°)
1	2,5	0,6	4,17	0,5	1,1	2,3	0,45	0,22	100	29	129
2	1,95	0,9	2,17	0,6	1,3	1,7	0,46	0,35	86	42	128
3	2,2	1,0	2,20	0,65	1,3	2,1	0,5	0,31	68	47	115
4	2,3	0,9	2,55	0,6	1,5	2,0	0,4	0,3	85	35	120
5	1,85	0,85	2,17	0,8	1,3	1,7	0,61	0,47	55	41	96
6	1,9	0,8	2,37	0,6	1,35	1,7	0,44	0,35	95	29	124
7	2	0,7	2,86	0,6	1,05	1,2	0,57	0,5	78	45	123
8	2,3	0,8	2,87	0,45	1,0	2,0	0,45	0,22	81	50	131
9	2,5	0,8	3,12	0,4	1,3	2,1	0,31	0,19	85	40	125
Media	2,17	0,82	2,72	0,58	1,24	1,87	0,46	0,32	81,4	39,8	121,2

Tabla 10.—Santa Cruz de Yanguas

Rastros	Ar _p (cm)	z _p (cm)	P _p (cm)	AP _p (°)	Ar _m (cm)	z _m (cm)	P _m (cm)	AP _m (°)
SCY-R1	40,9	137,1	71,6	134,2	38,1	137,3	76,3	121,4
SCY-R2	46	115,8	65,9	128,5	40	113,1	66,2	114,8
SCY-R3 (*)	—	94	—	—	41	91,3	58,4	102
SCY-R4	46,7	96,5	58,7	111	48	94,5	66	92
SCY-R5	34,7	122	65,3	135	37,2	119,5	65,3	118,5

Ar_p, Ar_m = Anchura media de rastro de pies, manos; z_p, z_m = zancada media de pies, manos; P_p, P_m = Paso medio de pies, manos; AP_p, AP_m = ángulo de paso medio de pies, manos. (*) Corresponde con LTR-T1 de Moratalla (1993) y Lockley *et al.*, 1995.

Tabla 11.—Santa Cruz de Yanguas

Pareja pie-mano	L _p (cm)	A _p (cm)	α (°)	L (cm)	A (cm)
SCY-R1-1	15	10	34	10	5
SCY-R1-2	15	10	30	11	4,5
SCY-R1-3	—	—	—	11	4
SCY-R1-4	13,5	10	35	10	3,6
SCY-R1-5	14	10	38	11	4,5
SCY-R1-6	14	9,5	30	11	4
SCY-R1-7	14,5	10	38	11	4
SCY-R1-8	12,5	10	36	12	4
SCY-R1-9	14	10	39	13	4
SCY-R1-10	13	8	29	14	4,5
SCY-R2-1	15	10	39	11	4,2
SCY-R2-2	15,5	10,5	33	11	4,5
SCY-R2-3	—	—	—	11	4,5
SCY-R2-6	15,5	10,3	38	(7)	4,2
SCY-R2-7	16	10	36	12	4
SCY-R2-8	16	10,2	35	11	5
SCY-R2-9	15	10,7	38	11	4,5
SCY-R2-10	15	10	41	10	5
SCY-R2-11	15	10	32	—	—
SCY-R2-12	15	9,5	36	10	4,5
SCY-R3-1	—	—	—	10,5	4,5
SCY-R3-2	—	12,2	—	8,5	4
SCY-R3-3	—	—	—	10	5,5
SCY-R3-4	—	12	—	9	4,5
SCY-R3-5	—	—	—	10	5
SCY-R3-6	—	—	—	(8)	4,5
SCY-R3-7	—	—	—	9,5	4
SCY-R3-8	—	—	—	8,5	3,5
SCY-R3-9	—	—	—	10,5	4,5
SCY-R4-1	15,2	11	33	9,5	3
SCY-R4-2	15,2	10,5	45	12,7	3,5
SCY-R4-3	14	(8)	35	11	4,4
SCY-R5-1	14,7	9,5	37	9,8	4,4
SCY-R5-2	15	13	45	10	4,5
SCY-R5-3	—	(8)	—	9	3,7
SCY-R5-4	14	9,5	35	13	5,5
Medias	14,7	10,1	36,1	10,7	4,3

L_p = largo pie; A_p = ancho pie; α = ángulo de apertura del pie; L_m = largo mano; A_p = ancho pie. Los datos entre paréntesis corresponden a los de huellas incompletas. SCY: siglas de Santa Cruz de Yanguas.

Tabla 12.—Medidas de pies en los diversos yacimientos, excepto Santa Cruz de Yanguas

Nº	L (cm)	A (cm)	L/A	α (°)
VDV-III-6-73	10,2	5,5	1,85	38
VDV-VI(a)	8,8	5,2	1,69	40
VDV-VI(b)	12,3	6,8	1,8	29
VDV-VI(c)	14	7,2	1,9	32
VDV-VI(d)	13,3	6,65	2	37
SCY-(a)	5,9	3,2	1,84	37
LCT-(a)	8	4,9	1,63	35
MTJ-(a)	3,2	1,4	2,13	33
FTM-(a)	7,5	3,5	2,14	34

Abreviaturas: VDV-Valdelavilla; SCY-Santa Cruz de Yanguas; LCT-La Cuesta; MTJ-Matasejún; FTM-Fuentes de Magaña.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento al revisor anónimo por las sugerencias realizadas y que han servido para mejorar el artículo.

Referencias

Baird, Donald (1954). *Chirotherium Lulli*, a psedosuchian reptile from New Jersey. *Bull. Mus. Comparative Zool.*, 111: 165-192.

Bennet, Ch. (1997). Terrestrial locomotion on pterosaurs: a reconstruction based on *Pteraichnus trackways*. *J. Vertebrate Paleont.*, 17: 104-113.

Cámara, P. y Durantez, O. (1981). Enciso. Mapa Geológico de España E. 1: 50.000. Hoja 280(23-12). Mapa geológico y memoria. IGME, 27 págs.

Clark, L. M., Hopson, J. A., Hernández, R., Fastovsky, D. E. y Montellano, M. (1998). Foot posture in a primitive pterosaur. *Nature*, 391: 886-889.

Fuentes Vidarte, C. y Meijide Calvo, M. (1996). Restos de Pterosaurios en el «Weald» de Soria (España). *Studia Geol. Salmanticensis*, 32: 15-22.

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. UCM, 343 págs.

Gómez Fernández, L. C. y 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: 121-139.

Hunt, A. P., Lockley, M. G., Hups, K. y Schultz, R. J. (1995). Jurassic vertebrate paleontology of Cactus Park, West-Central Colorado. *Geol. Soci. Amer. Abstracts with Programs. Rocky Mountain Section*, 15.

Lockley, M. G., Logue, T. J., Moratalla, J. J., Hunt, A. P., Schultz, R. J. y Robinson, A. P. (1995). The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodylian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos*, 4: 7-20.

Lockley, M. G. y Unwin, D. (1996). The case for *Pteraichnus* as a common pterosaurian track. Evidence, implications and controversy. *J. Vertebrate Paleont.*, 16(3), Supl., 49A.

Logue, T. J. (1994). Alcova, Wyoming tracks of *Pteraichnus saltwashensis* made by pterosaurs. *Geol. Soc. Amer. Abstracts with Program. South Central Section*, 26: 10.

Martín i Closas (1989). *Els caròfits del Cretaci inferior de las conques perifèriques del bloc de l'Ebre*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona (inédita), 581 págs.

Mazin, J. M.; Hantzpergue, P.; Lafaurie, G. y Vignaud, P. (1995). Des pistes de ptérosaures dans le Tithonien de Crayssac (Quercy, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Ser. II*, 321 (5-7), 417-424.

Meijide Calvo, M. y Fuentes Vidarte, C. (1999). Huellas de pterosaurios en el Weald de Soria (España). *I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes.

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. (inédita).

- Padian, K. y Olsen, P. E. (1984). The fossil trackway *Pteraichnus*: not pterosaurian, but crocodylian. *J. Paleontol.*, 58: 178-184.
- Pascual, C. y Sanz, E. (en prensa). Icnitas de dinosaurios en Valdelavilla (Soria, España).
- Rey de la Rosa, J. y Rivera Navarro, S. (1981). Agreda. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja 319(24-13). Mapa geológico y memoria. IGME, 24 págs.
- (1981). Almarza. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja 318(23-13). Mapa geológico y memoria. IGME, 28 págs.
- Romero Marín, A. (1994). Hallazgo paleontológico en La Cuesta. *Rev. Soria*, 7: 49-50.
- Salomón, J. (1982). Les formations continentales du Jurassique supérieur-Crétacé inférieur (Espagne du Nord-Chaînes Cantabrique et NW Ibérique). *Mém. Géol. l'Univ. Dijon*, 6: 1-210.
- Stokes, W. L. (1957). Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *J. Paleontol.*, 31: 952-954.
- Tischer, G. (1965). Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beih. Geol. Jahrb.*, 44: 123-164.
- (1966). El delta wealdico de las montañas ibéricas occidentales y sus enlaces tectónicos. *Notas y Comunicaciones*, IGME, 81: 57-78.
- Unwin, D. W. (1989). A predictive method for the identification of vertebrate ichnites and its application to pterosaur tracks. En: *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press, Cambridge, págs. 259-274. (D. D. Gillette and M. G. Lockley, eds.)
- (1996). Two legs bad, four legs good: the truth about pterosaur tracks. *Paleontological Association*. 40th Annual Meeting, Lapworth Museum, University of Birmingham.
- (1997). Pterosaur tracks and the terrestrial ability of pterosaurs. *Lethaia*, 29: 373-386.
- Wellnhofer, P. (1991). *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, Jtd., London, 192 págs.

Recibido el 9 de julio de 1999.
Aceptado el 6 de abril de 2000.