

NUEVA EVIDENCIA ICNOLOGICA DE DINOSAURIOS EN EL CRETACICO INFERIOR DE LA RIOJA (ESPAÑA)

J. J. Moratalla*, J. L. Sanz* y S. Jiménez**

RESUMEN

Se describen 3 nuevos yacimientos de icnitas de Dinosaurios en el Cretácico inferior (Hauteriviense) de La Rioja: Valdeté, La Magdalena (ambos en el término de Préjano) y Muro de Aguas. La morfología y tamaño de las huellas sugiere que han sido causadas por al menos 3 diferentes tipos de dinosaurios Iguanodóntidos. Las icnitas de La Magdalena fueron producidas por un gran Ornitópodo graviportal desconocido osteológicamente. Su morfotipo indica un máximo desarrollo de este carácter dentro del conjunto de dinosaurios bípedos (Ornitópodos o Terópodos). En el caso de los Ornitópodos, la graviportalidad es un estadio estructural derivado a partir de una forma relativamente más grácil, tridáctila y mesaxónica.

Con respecto al cálculo de la velocidad que indican las trazas, la estimación de la altura de la extremidad (h) ha sido realizada por medio de un análisis estadístico dentro de diversos esqueletos de Iguanodóntidos conocidos. Las estimaciones de velocidad obtenidas presentan valores comunes en Ornitópodos de media y gran talla.

Se han descrito, hasta la fecha, al menos 10 morfotipos icnológicos de dinosaurios en la zona de la Rioja Baja y norte de Soria (4 Ornitópodos, 2 Terópodos, 1 Coelurosaurio y 2 Saurópodos).

Palabras clave: *Icnitas de dinosaurios, cretácico inferior, España.*

ABSTRACT

Three new Early Cretaceous (Hauterivian) dinosaur footprints outcrops are reported from La Rioja: Valdeté, La Magdalena (township of Préjano) and Muro de Aguas. The morphology and size of the footprints suggest that the track-makers are three different iguanodontids at least. The footprints from La Magdalena were printed by a graviportal ornithopod osteologically unknown. That morphotype shows a maximum development of graviportalitiy within the biped dinosaurs (ornithopods or theropods). Within ornithopod dinosaurs graviportalitiy is a derived structural state from a relatively slender, tridactyl, mesaxonic form.

Respect to the estimation of speed of the track-makers, the height of the limb (h) has been calculated by means of an statistical analysis within the osteological material of several iguanodontids. The speed values are the common ones reported within medium and great sized ornithopods.

Ten dinosaur footprint morphotypes, at least, have been reported from La Rioja Baja and the Nord area of Soria, up to now (four medium-great sized ornithopods, one small sized ornithopod, two theropods, one coelurosaur and two sauro pods).

Key words: *dinosaur footprints. Early cretaceous. Spain.*

Introducción

Los sedimentos fluvio-lacustres de las Facies Purbeck-Weald del Cretácico inferior en la zona de Cameros-Rioja Baja están constituidos por materiales detríticos depositados, en general, en un medio deltaico (Durantez *et al.*, 1982).

Esta región es especialmente importante en yacimientos paleoicnológicos, tanto por la cantidad de icnitas localizadas como por la variedad de formas y tamaños. Esto ha dado lugar durante los últimos años a numerosas publicaciones (Casanovas & Santafé, 1971, 1974; Viera & Torres, 1979; Aguirrezabala & Viera, 1980; Viera & Aguirrezabala, 1982; Aguirreza-

* Unidad de Paleontología. Dpto. de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma, Cantoblanco, 28049-Madrid.

** Iberduero. Sección de Mineralogía y Paleontología. Gardoquí, 8. 48008-Bilbao.

bala & Viera, 1983; Viera *et al.*, 1984; Sanz *et al.*, 1985; Aguirrezabala *et al.*, 1985; Casanovas *et al.*, en prensa; Martín-Escorza, en prensa).

El objetivo del presente estudio es la descripción y discusión de tres nuevos yacimientos de La Rioja relativamente próximos entre sí: Valdeté, La Magdalena (ambos en el término municipal de Préjano) y Muro de Aguas.

Situación (fig. 1)

Los yacimientos paleoicnológicos de La Rioja Baja están situados en una zona relativamente amplia alrededor de la Peña Isasa y distribuidos entre las cuencas del río Cidacos y del río Alhama.

El afloramiento de Valdeté se encuentra en el término municipal de Préjano. La zona también es denominada Fuente Rinilla, al norte de Ambas Aguas. El yacimiento de La Magdalena se encuentra igualmente situado en el término de Préjano. Finalmente, en Muro de Aguas existen dos afloramientos, el primero (A) está situado a la izquierda del camino que conduce de Muro de Aguas a Ambas Aguas, a 1 km. aproximadamente de Muro. El segundo (B) se encuentra en el Barranco del Chorrón del Saltadero.

La litología de los tres yacimientos está constituida por calizas lacustres con algunas intercalaciones margosas, probablemente de edad Hauteriviense (Durantez *et al.*, 1982).

Metodología

Los parámetros icnológicos que han sido considerados en una icnita tridáctila pueden ser comprobados en Moratalla *et al.*, (en prensa). Véase además apéndice 1.

Uno de los problemas básicos de la Paleoicnología consiste en la atribución de los icnofósiles a un grupo o especie de organismo determinado. En el caso de los Dinosaurios es a veces problemático discriminar icnitas tridáctilas causadas por Terópodos u Ornitópodos. Con el fin de disponer de un método cuantitativo práctico han sido establecidos, a partir de los parámetros icnológicos propuestos, una serie de índices morfométricos que nos permitan discriminar uno u otro grupo de icnitas expresado en porcentajes de probabilidad (Moratalla *et al.*, en prensa).

Los parámetros de traza que hemos considerado para este estudio pueden ser observados en Sanz *et al.*, (1985, fig. 2).

El cálculo de la velocidad de progresión ha sido efectuado en base a 3 metodologías alternativas: Alexander (1976), Demathieu (1984, 1986). La zancada (λ) es un parámetro que se calcula directamente sobre la propia traza, pero h (altura de la extremidad) hay que inferirlo a partir de la longitud de la icnita. Es, por tanto, evidente que la estimación de h ha de realizarse indirectamente a partir de las dimensiones de la icnita. Se han realizado diversos intentos para la estimación de esta altura. Avnimelech (1966 *vide* Thulborn & Wade, 1984) sugiere que la longitud del dígito III es aproximadamente un 18% de h . Posteriormente Alexander (1976) estima que la longitud de la huella es aproximadamente 0.25 h como valor medio, aunque reconoce que esta relación varía de 0.25 a 0.28 h . Thulborn (1982) sugiere que la altura (h) es la suma de las dimensiones del fémur, tibia, III metatarsal y un 9% que se refiere al tarso y a partes blandas de articulaciones. Posteriormente (Thulborn & Wade, 1984) sugieren que la longitud de la huella es, en general, aproximadamente similar a la longitud del III metatarsal, lo que permite estimar las dimensiones de la extremidad.

La estimación del cálculo de h introduce siempre un determinado

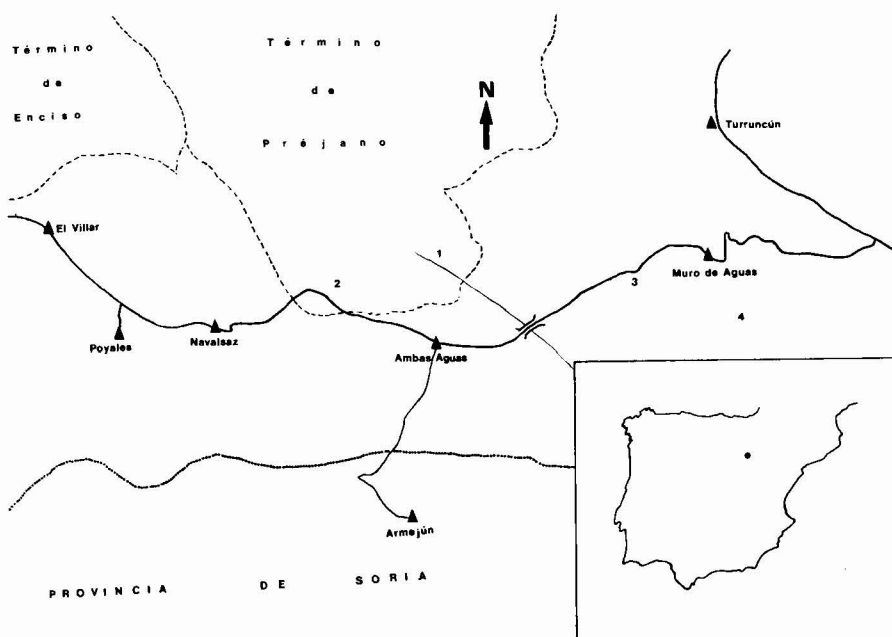


Fig. 1.—Mapa esquemático de la situación de los yacimientos estudiados. 1: Valdeté. 2: La Magdalena. 3: Muro de Aguas (afloramiento A). 4: Muro de Aguas (afloramiento B).

porcentaje de error porque una sobreestimación de la altura infravalorará la velocidad y viceversa.

En un intento de minimizar el error consecuente a la estimación del parámetro h proponemos el siguiente método, esbozado ya anteriormente (Sanz *et al.*, 1985), aunque ahora reformado: 1) Escoger el taxón de categoría más baja posible que contenga con alta probabilidad al responsable de la traza. 2) Efectuar un análisis estadístico de las formas representadas en dicho taxón a fin de establecer una ecuación que nos relacione la longitud de la icnita con la altura h . Para calcular la longitud de la extremidad se han tenido presentes dos aspectos: a) La longitud de la extremidad se ha estimado según el criterio de Thulborn (1982), como hemos indicado anteriormente. b) La longitud de la huella autopodial se ha calculado sumando a la longitud del dedo III un incremento del 50%, que se refiere a la dimensión antero-posterior de la zona distal del metatarso.

Con este propósito se ha comprobado dicha relación en cinco especies de Iguanodóntidos: *Thescelosaurus neglectus* (Gilmore, 1913; Galton, 1974); *Tenontosaurus tilleti* (Ostrom, 1970); *Muttaborrasaurus langdoni* (Bartholomai & Molnar, 1981); *Iguanodon atherfieldensis* (Hooley, 1925); *Iguanodon bernissartensis* (Norman, 1980)). Con estos datos se ha establecido una recta de regresión para la relación h/L , siendo ésta $y=3.91x+10.94$ (véase fig. 2).

Para el método de Demathieu (1984) la estimación de R se ha asimilado a la dimensión proximal del estilópodo (Sanz *et al.*, 1985), y la relación R/L ha sido considerada mediante el establecimiento de la recta de regresión: $y=0.53x-2.38$ (véase fig. 3).

Descripción

Valdeté

En este yacimiento existen tres afloramientos con icnitas de Dinosaurios, aunque la calidad de preservación de los mismos es bien diferente.

Afloramiento A

Se encuentra a unos 150-200 metros al NO de los Corrales de Fuente Rinilla y está formado por una serie de lajas meteorizadas y fracturadas. En su superficie pueden observarse 5 huellas tridáctilas aisladas, muy degradadas, producidas por animales bípedos de gran talla. La icnita mejor preservada presenta dimensiones máximas (longitud/anchura) equivalentes, de 55 cm. El contorno de la icnita tiende a ser circular, con dedos muy cortos, anchos y redondeados. La superficie plantar es extensa y el talón redondeado. La mala calidad, en general, de su preservación no ha hecho aconsejable en ningún caso la toma de determinados parámetros.

Los siguientes afloramientos se encuentran más alejados hacia el NO de los Corrales de Fuente Rinilla, y están situados uno frente a otro a cada lado del barranco.

Afloramiento B

Está situado a la margen izquierda del mencionado barranco, frente al afloramiento C, y consiste en un nivel calcáreo con unos 300 m.² de exposición. En su superficie se encuentran 7 icnitas muy erosionadas formando una traza. Las huellas son circulares (de 40 a 45 cm. de diámetro) sin que se aprecien dígitos ni otro tipo de estructuras. Es patente la presencia, en algunas, de un burlete periférico, formado por el lodo desplazado al exterior a causa de la presión ejercida por el autópodo durante la pisada. La morfología de las icnitas y la disposición de la pista sugiere que ha sido hecha por un animal cuadrúpedo. Las improntas son todas aproximadamente del mismo tamaño, exceptuando la número

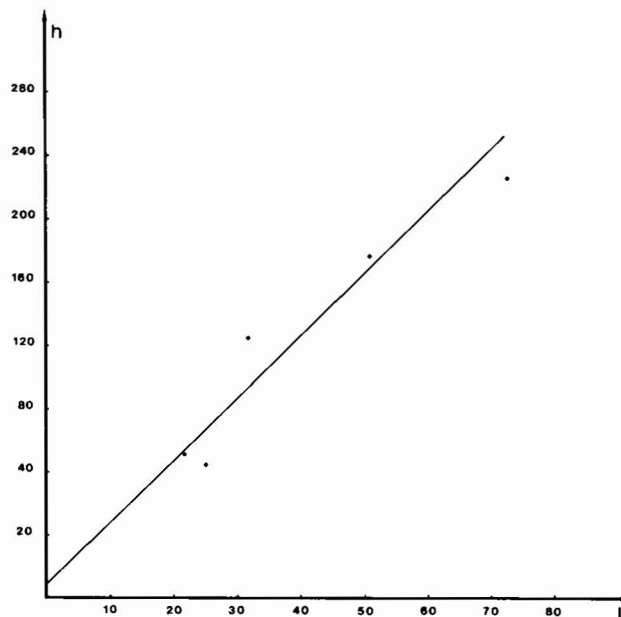


Fig. 2.—Representación gráfica de la relación entre la longitud de la icnita (L) y la altura de la extremidad (h) obtenida a partir de la morfología esquelética de 5 iguanodóntidos conocidos: *Thescelosaurus neglectus*, *Tenontosaurus tilleti*, *Muttaborrasaurus langdoni*, *Iguanodon atherfieldensis* e *Iguanodon bernissartensis*. La recta de regresión calculada presenta la siguiente ecuación: $y=3,91x+10,94$. En centímetros.

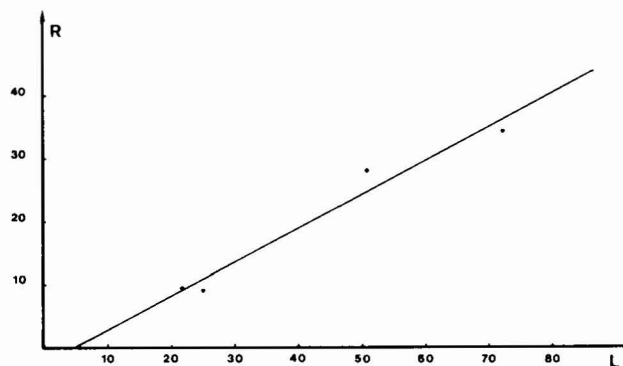


Fig. 3.—Representación gráfica de la relación entre la longitud de la icnita (L) y la dimensión proximal del estilópodo (R) obtenida a partir de las formas esqueléticas de 4 iguanodóntidos conocidos: *Thescelosaurus neglectus*, *Tenontosaurus tilleti*, *Muttaborrasaurus langdoni*, *Iguanodon atherfieldensis* e *Iguanodon bernissartensis*. La recta de regresión calculada presenta la siguiente ecuación: $y=0,53x+2,38$. En centímetros.

6, que se encuentra muy degradada por fenómenos de meteorización local.

Este tipo de icnitas circulares han sido normalmente atribuidas a Dinosaurios Saurópodos (Bird, 1944; Ginsburg *et al.*, 1966; Kaever & Lapparent, 1974; Antunes, 1976; Jenny *et al.*, 1981; Jenny & Jossen, 1982). No obstante, la escasa calidad en la preservación de las huellas y la precaria definición de la propia estructura de la traza desaconsejan entrar en una discusión sobre la identificación del autor.

Afloramiento C (figs. 4 y 8 A y C)

Es el afloramiento más importante. Está situado frente al yacimiento que acabamos de tratar, al otro lado del barranco. Consiste en un nivel calcáreo en cuya superficie existe un rastro constituido por 10 icnitas tridáctilas pertenecientes a un animal bípedo. Las icnitas han sido numeradas del 1 al 10 según el sentido de progresión. La icnita nº 5 prácticamente ha desaparecido —sólo se conserva el contorno posterior del talón— debido a una línea de fractura existente en la placa, prácticamente perpendicular a la dirección de la pista. La icnita nº 6 se encuentra asimismo muy degradada, aunque ha permitido la toma de algunas medidas. Las icnitas nº 9 y 10 se encuentran en un estado de conservación semejante, por lo que las medidas que han podido ser estimadas son también escasas.

Las icnitas son tridáctilas, con el contorno, en general, bien definido (véase fig. 4). La longitud de las mismas (media, 41,3 cm.) es mayor que su anchura (media, 33,2 cm.). Así pues, presentan un aspecto relativamente alargado ($L/A=1,31$). La icnita tiende a inscribirse en una subelipse. Los dígitos presentan el contorno distal redondeado y su morfología corresponde a un dedo ancho y relativamente corto ($BL2/AMII=1,15$; $BL3/AMIII=1,55$; $BL4/AMIV=1,31$). Como se puede ver por estos índices, el dígito III

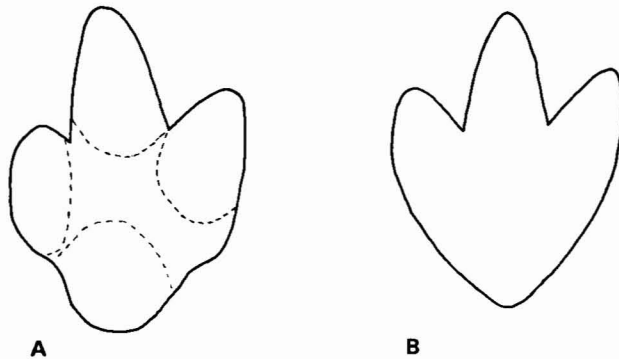


Fig. 4.—Esquema de las icnitas del yacimiento de Valdeté, afloramiento C (Préjano, La Rioja). A: icnita nº 2; la impronta corresponde al autópodo derecho; longitud, 37 cm. B: icnita correspondiente al autópodo derecho realizada en base a las medias paramétricas de toda la traza; longitud, 41,3 cm. El trazo discontinuo representa la disposición de las almohadillas autopodiales.

está sensiblemente más desarrollado que los laterales. Los índices que hacen referencia a las longitudes totales digitales también indican una morfología no estilizada para los mismos $LII/ABII=3,33$; $LIII/ABIII=3,71$; $LIV/ABIV=3,33$). No se observa la presencia de uñas en la zona digital distal. El dígito IV presenta un desarrollo longitudinal algo mayor que el dedo II. Es observable la presencia de cuatro almohadillas, en cada uno de los dígitos y en la región talonar. Es notoria también la presencia de una escotadura de unión del talón con los dígitos laterales. El contorno del talón está bien delimitado y es relativamente redondeado. La angulación interdigital es relativamente baja ($\alpha=25,7^\circ$ y $\beta=23,6^\circ$). La profundidad máxima corresponde a la región del dígito III, seguida del dedo II, del talón y del dedo IV.

La traza presenta un sentido de progresión de 90° E. Las icnitas tienden a disponerse ligeramente inclinadas hacia el interior de la línea media de la pista (rotación positiva *sensu* Sarjeant, 1975). La zancada (λ) presenta unos valores bastante uniformes a lo largo de la traza. El valor medio de la misma es de 181 cm. El paso, igualmente, es bastante uniforme, con unos valores medios de 94,3 cm. para el paso directo (Pa) y de 93 cm. para el paso en proyección (Pb). El ángulo de paso (γ) presenta un valor medio de $164,5^\circ$. La anchura de pista (AP) es de 46 cm.

La Magdalena (figs. 5 y 8 B y D)

El estrato donde se hallan las icnitas presenta un buzamiento de 31° NE. Sobre su superficie son observables numerosas líneas

Tabla 2.—Medidas de los parámetros de traza del rastro situado en el afloramiento C de Valdeté (Préjano, La Rioja). ICN, icnitas entre las que se ha realizado la estimación del parámetro correspondiente. λ , zancada. Pa, paso directo. Pb, paso en proyección. γ , ángulo de paso. AP, anchura de pista. Medidas en cm. (Véase Sanz *et al.*, 1985)

ICN	1-3	2-4	4-6	Medias
λ	181	185	—	ca.177
ICN	1-2	2-3	3-4	
Pa	96	88	99	94,3
Pb	94	88	97	93
ICN	1-2-3	2-3-4		
γ°	160	169		164,5
AP	46			46

Tabla 1.—Medidas de los parámetros icnológicos pertenecientes a la traza situada en el afloramiento C del yacimiento de Valdeté (Préjano, La Rioja). La icnita nº 1 corresponde al autópodo izquierdo. ICN: nº de icnita. L: longitud de icnita. A: anchura de la icnita; LII, LIV: longitud digital total. α , β : angulación interdigital. AB: anchura digital basal. AM: anchura digital en la zona media. BL: longitud de los dígitos desde la base. K, M: distancia talo-interdigital. Pf: profundidad máxima. II, III, IV: dígitos. T: talón. Medidas en cm. Véase también Moratalla *et al.*, (en prensa).

ICN	L	A	LII	LIV	α°	β°	ABII	AMII	ABIII	AMIII	ABIV	AMIV	BL2	BL3	BL4	K	M	PfII	PfIII	PfIV	PfT
1	37	35	32	—	29	—	12	8	11	8	ca.9	ca.7	10	13	4	25	27	—	—	—	3,5
2	45,5	34,5	31,5	37	21	28,5	—	—	11,5	10,5	12,5	10,5	—	14,3	15,5	22,5	—	4,5	5,5	3,5	4
3	45,5	35,5	37,5	42	22,5	21,5	12,5	9	12	12	11	8	6,5	13	8,5	29	33,5	4,5	4,5	4	3,5
4	40	31,5	31	37	25	23	11	7	11,5	9	13	10,5	6,5	15	14,5	31	26	3,5	6	4	3,5
6	44,5	33	31	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	4,5	—	4
7	38	34,5	38	34,5	34	21	10	8	10	8,5	8,5	7,5	11	14,5	11,5	24	22	3,5	3	1,5	3
8	39	29	31	32	23	24	8	8,5	12	9	11	7,5	10	19	13,5	28	24	3	2,5	2,5	4
9	40	29,5	—	30	—	27	—	—	—	—	—	—	—	—	10,5	—	—	—	—	—	—
10	43	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Medias	41,3	33,2	33,1	36,5	25,7	23,6	10,7	8,1	11,3	9,5	10,8	8,5	8,8	14,8	11,2	26,6	26,5	3,8	4,2	3	3,6

Tabla 3.—Relación de índices morfométricos obtenidos a partir de las medidas estimadas en el rastro de Valdeté C (Préjano, La Rioja). Véase Moratalla *et al.*, (en prensa)

Índices morfométricos	L/A	L/K	L/M	BL2/AMII	BL3/AMIII	BL4/AMIV	LII/ABII	LIII/ABIII	LIV/ABIV
Índices morfométricos	1,31	1,57	1,58	1,08	1,55	1,31	3,33	3,71	3,33

de fractura que forman sobre la misma una gran retícula. No se han observado «ripple-marks». El rastro considerado está formado por 7 icnitas de gran tamaño (numeradas del 1 al 7 según el sentido de progresión). Las cuatro primeras presentan un estado de preservación bastante bueno, sólo alterado por la presencia de las mencionadas líneas de fractura. La icnita nº 5 está totalmente destruida y no es posible realizar sobre ella ningún tipo de medida. Las números 6 y 7, igualmente, están muy deterioradas aunque han podido ser estimadas sus longitudes y, en la nº 6, su anchura. Las icnitas son tridáctilas y de gran tamaño (media de longitudes: 58,6 cm. y de anchuras: 60,1 cm.) (véase figs. 5 y 8).

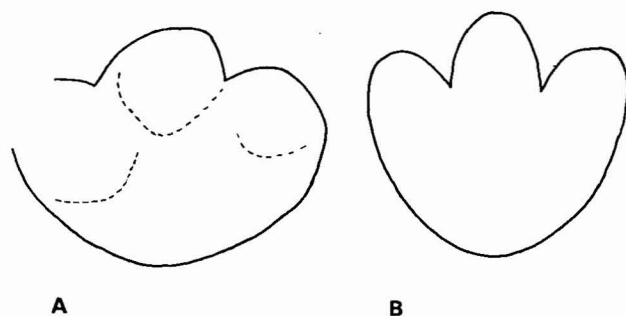


Fig. 5.—Esquema de las icnitas del yacimiento de La Magdalena (Préjano, La Rioja). A: icnita nº 3; la impronta corresponde al autópodo izquierdo; la línea discontinua representa la disposición de las almohadillas digitales; longitud, 57 cm. B: esquema de una icnita correspondiente al autópodo derecho realizado en base a las medias paramétricas de toda la traza; longitud, 58,6 cm.

El contorno de la huella (que es, en general, neto) tiende a inscribirse en un círculo. La anchura es sólo ligeramente mayor que la longitud, lo que confiere un índice L/A=0,97. Los dígitos son muy cortos, anchos y redondeados en la zona distal (BL2/AMII=0,61; BL3/AMIII=0,90; BL4/AMIV=0,84). Nótese que estos índices muestran que los dedos presentan una anchura mayor que su longitud. No es observable la presencia o vestigio de una uña. En las zonas digitales es notoria la existencia de una

gran almohadilla que cubre toda su extensión. Las longitudes de las mismas son considerables (medias, almohadilla dígito II: 24 cm.; dígito III: 21 cm.; dígito IV: 28,5 cm.). Los índices que hacen referencia a las longitudes totales de los dedos son muy bajos (LII/ABII=2,36; LIII/ABIII=2,48; LIV/ABIV=2,50), acordes con la morfología descrita para los mismos. Las icnitas presentan una profundidad en el sustrato considerablemente elevada. La profundidad máxima corresponde a la zona del talón, a continuación del dedo IV, el III y el II. Es notable la existencia de un gran burlete periférico cuyo valor máximo (3,5 cm. de altura) corresponde a la icnita nº 3, que es quizá la mejor conservada. La región del talón presenta una amplia superficie, sin ser apreciable ninguna escotadura en la zona de unión con los dígitos laterales. El contorno es redondeado, prácticamente una semicircunferencia. La angulación interdigital es relativamente baja ($\alpha=26,2^\circ$ y $\beta=28,5^\circ$). La morfología de la icnita corresponde a un autópodo con un desarrollo acropodial relativamente ancho y corto, con tendencia a desarrollar un área plantar muy amplia, con dedos cortos, anchos y robustos, sin mesaxonia acusada y, sin duda, propio de un Dinosaurio de gran talla y graviportal.

La traza presenta un sentido de avance de 130° SE. La estructura de la pista corresponde a un animal bípedo. El valor de la zancada (λ) se mantiene relativamente constante a lo largo de la traza (valor medio: 237 cm.). Igual ocurre con el valor del paso (Pa: 118 cm.; Pb: 114 cm.). La anchura de pista (AP) es elevada (87 cm.) y el ángulo de paso (γ) es relativamente pequeño: $154,5^\circ$. Las icnitas se disponen en general hacia el

Tabla 5.—Medidas de los parámetros de traza de la pista de La Magdalena (Préjano, La Rioja). Siglas como en la tabla II. Medidas en cm.

ICN	1-3	3-5	5-7	2-4	4-6	Medias
λ	234	238	240	224	250	237
(ICN)	1-2	2-3	3-4	6-7		
Pa	119,5	119	110	124		118
Pb	116	117	109	—		114
(ICN)	1-2-3	2-3-4				
γ°	152	157				154,5
AP	87					87

Tabla 4.—Medidas de los parámetros icnológicos pertenecientes al rastro del yacimiento de La Magdalena (Préjano, La Rioja). La huella nº 1 corresponde al autópodo izquierdo. Siglas como en la tabla I. Medidas en cm.

ICN	L	A	LII	LIV	α°	β°	ABII	AMII	AMIII	AMIII	AMIV	BL2	BL3	BL4	K	M	PfII	PfIII	PfIV	PfT	
1	59	60	48	55	32	26	20	15,5	22	18	21	16,5	10	20	15	42	42	4,5	4	6	5,5
2	59	58	49	51	27	33	17	12	27	22	22	16	6	17	12	46	44	—	7	7,5	7
3	57	63	49	54	27	27	25	15	22	20	21	15	10	17	13	41	41	6,5	7	—	7
4	—	ca.58,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
6	63	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
7	55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Medias	58,6	60,1	48,6	53,3	28,6	28,6	20,6	14,1	23,6	20	21,3	15,8	8,6	18	13,3	43	42,3	5,5	6	6,7	6,9

Tabla 6.—Índices morfométricos obtenidos a partir de las medidas realizadas en la pista de La Magdalena (Préjano, La Rioja). Obsérvese el pequeño valor de L/A y la poca diferencia existente entre los índices que se refieren a la morfología digital

Índices morfométricos	L/A	L/K	L/M	BL2/AMII	BL3/AMIII	BL4/AMIV	LII/ABII	LIII/ABIII	LIV/ABIV
Índices morfométricos	0,97	1,36	1,38	0,61	0,90	0,84	2,36	2,48	2,50

interior de la línea media de la pista (rotación positiva, *sensu* Sarjeant, 1975), hecho que se hace notablemente patente en la icnita nº 3. La traza es, pues, de una corta zancada con respecto a la longitud de la icnita y de una gran anchura, lo que le confiere el aspecto de haber sido producida por un animal pesado moviéndose pausadamente a baja velocidad.

Muro de Aguas (fig. 6)

En el afloramiento A (véase fig. 1) existen una serie de icnitas tridáctilas, aisladas, de gran tamaño muy mal preservadas. La que presenta un mejor estado tiene una longitud de 53 cm. y una anchura de 60 cm. La morfología general de estas icnitas es relativamente parecida a las de los afloramientos Valdeté A y La Magdalena.

En el afloramiento B (véase fig. 1) el nivel que contiene las icnitas presenta un buzamiento de 40° E. En su superficie pueden apreciarse algunas líneas de fractura. No se observan «ripple-marks». Sobre la laja se encuentra una serie de icnitas aisladas y dos rastros que se cruzan entre sí. Además de éstas, existen dos icnitas aisladas, una situada sobre el lecho del río (icnita denominada CHSA) que discurre por el mencionado barranco, y otra a la derecha de la placa principal (icnita denominada CHSB).

Tabla 7.—Medidas de los parámetros icnológicos que han podido ser estimados en la traza de Muro de Aguas B (Barranco del Chorrón del Saltadero). Parámetros como en la tabla 1. Medidas en cm.

ICN	L	A	LII	LIV	α°	β°	PfIII	PfT
1	34,5	35	—	—	—	—	—	—
2	38	32	—	—	—	—	—	—
3	43	32,5	—	—	—	—	—	—
4	31	29	—	—	—	—	—	5
5	38	29	27,5	31	22,5	21	—	4
6	29	31	27	26	22,5	34	3,5	—
Medias	35,6	31,4	27,2	28,5	22,5	27,5	3,5	4,5

Tabla 8.—Medidas de los parámetros de traza de la pista de Muro de Aguas B (Barranco del Chorrón del Saltadero). Parámetros como en la tabla 2. Medidas en cm.

ICN	3-5	4-6	Medias
λ	135	138	136,5
ICN	5-6		
Pa	77		77
Pb	71		71
ICN	4-5	5-6	
AP	45	42	43,5

El estado de preservación de las huellas es muy deficiente. El rastro principal presenta un sentido de avance de 42° NE y está constituido por 6 icnitas tridáctilas, cuya morfología sólo es claramente apreciable en las huellas números 5 y 6. Las icnitas tienden a inscribirse en un círculo. Los dígitos son cortos, anchos y con el contorno distal redondeado. La superficie plantar es amplia, con el contorno del talón redondeado. Las únicas medidas que han podido ser tomadas en esta pista pueden observarse en las tablas 7 y 8. El rastro que se cruza se halla constituido por 3 icnitas pequeñas muy deterioradas de forma subcircular sin que sean apreciables en ellas ningún tipo de estructuras, ni siquiera identificable el sentido de marcha.

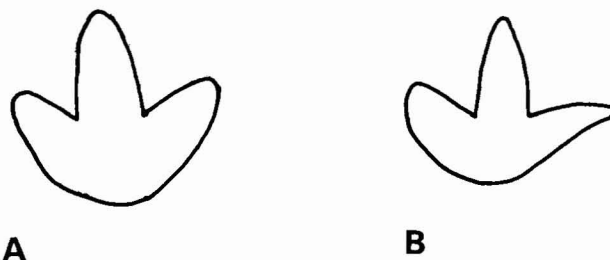


Fig. 6.—Esquemas de dos icnitas aisladas del Barranco del Chorrón del Saltadero (Muro de Aguas B). A: icnita CHSA; longitud, 28,5 cm. B: icnita CHSB; longitud, 23 cm.

Por el contrario, las dos icnitas aisladas, CHSA y CHSB, presentan un mejor estado de preservación. Ambas huellas son de morfología semejante. Su anchura es mayor que su longitud ($L/A=0,98$ para CHSA y $0,92$ para CHSB). El contorno tiende a inscribirse en una circunferencia. Los dedos son cortos, anchos y con el contorno distal redondeado ($BL2/AMII=1,25$; $BL3/AMIII=1,85$; $BL4/AMIV=1,28$ para CHSA. $BL2/AMII=1,15$; $BL3/AMIII=1,75$; $BL4/AMIV=2,71$ para CHSB). Los índices que hacen referencia a las dimensiones totales de los dedos en relación con su anchura basal también reflejan esta morfología ($LII/ABII=2,75$; $LIII/ABIII=3,16$; $LIV/ABIV=2,70$ para CHSA. $LII/ABII=2,00$; $LIII/ABIII=3,54$; $LIV/ABIV=4,25$ para CHSB). Nótese que para la icnita CHSB los índices que se refieren al dedo IV presentan valores muy elevados. Esto es debido a que el mencionado dígito se halla alterado en su estado de conservación y presenta un aspecto estilizado, largo y fino. La angulación interdigital es elevada ($\alpha=37^\circ, \beta=43^\circ$ para CHSA; $\alpha=42^\circ, \beta=56^\circ$ para CHSB). La superficie plantar es relativamente amplia y el contorno del talón redondeado.

Discusión

Las icnitas tridáctilas de edad mesozoica han sido atribuidas en general a Dinosaurios. De estos, los grupos taxonómicos capaces de dejar improntas seme-

Tabla 9.—Medidas de los parámetros icnológicos de las dos huellas aisladas (CHSA y CHSB) del afloramiento de Muro de Aguas B (Barranco del Chorrón del Saltadero). Parámetros como en la tabla 1. Medidas en cm.

ICN	L	A	LII	LIV	α°	β°	ABII	AMII	ABIII	AMIII	ABIV	AMIV	BL2	BL3	BL4	K	M
CHSA	28,5	29	22	23	37	43	8	6	9	7	8,5	7	7,5	13	9	15,5	14,5
CHSB	23	25	15	17	42	56	7,5	5	6,5	6	4	3,5	6	10,5	9,5	10,5	9,5

Tabla 10.—Índices morfométricos obtenidos a partir de las medidas realizadas sobre las dos icnitas aisladas (CHSA y CHSB) en el afloramiento de Muro de Aguas B (Barranco del Chorrón del Saltadero)

ICN	L/A	L/K	L/M	BL2/AMII	BL3/AMIII	BL4/AMIV	LII/ABII	LIII/ABIII	LIV/ABIV
CHSA	0,98	1,84	1,96	1,25	1,85	1,28	2,75	3,16	2,70
CHSB	0,92	2,19	2,42	1,15	1,75	2,71	2,00	3,54	4,25

jantes son dos: Terópodos y Ornitópodos. Las icnitas de Valdeté, La Magdalena y Muro de Aguas se caracterizan por: a) presencia de grandes almohadillas, contorno del talón redondeado; b) el pequeño valor relativo de diversos índices morfométricos (Moratalla *et al.*, en prensa). Todo ello sugiere su identificación como un Ornitópodo. Los índices morfométricos que hacen referencia a la morfología digital y a las dimensiones totales de la icnita están por debajo del umbral establecido, por lo que la probabilidad de atribución a un Dinosaurio Ornitópodo se considera en un rango del 90-97% (Moratalla *et al.*, en prensa).

Dentro de los Ornitópodos, los grupos que pueden potencialmente dejar icnitas de este tipo son fundamentalmente cuatro: Hadrosaurios, Paquicefalosaurios, Hipsilofodóntidos e Iguanodóntidos. La consideración de los Hadrosaurios como posibles autores es improbable por razones estratigráficas y paleobiogeográficas. No obstante, han sido citadas icnitas atribuidas a este grupo en el Cretácico inferior de Canadá (Currie & Sarjeant, 1979) y Colorado, lo que sugiere que este grupo de Ornitópodos probablemente estuviese bien establecido antes del Campaniense (Lockley, 1985). Los Paquicefalosaurios son formas, en general, pertenecientes al Cretácico superior, aunque se conocen ejemplares primitivos como *Yaverlandia* en el «Weald» de la Isla de Wight (Galton, 1971). Tanto Hipsilofodóntidos como Paquicefalosaurios corresponden a formas gráciles de relativa pequeña talla, lo que parece en principio excluirlos como posibles responsables de las icnitas de Valdeté, La Magdalena y Muro. La familia Iguanodontidae es posiblemente un taxón polifilético (Galton, 1974) en el que se incluyen los Ornitópodos graviportales sin las especializaciones típicas de Hadrosaurios y Paquicefalosaurios. La morfología y tamaño de las icnitas objeto de este estudio, podría en principio sugerir su inclusión dentro de la familia Iguanodontidae, aunque es evidente que existe una amplia variabilidad. Una identificación a un más bajo nivel taxonómico no es posible.

Las icnitas del yacimiento de La Magdalena son de tamaño relativo mayor. Icnitas de parecida morfología han sido descritas por diversos autores (Gabouniya, 1951, 1952; Lapparent, 1960; Casanovas & Santafé, 1971; Antunes, 1976). Igualmente las citamos también en Valdeté A y Muro de Aguas A. Las icnitas descritas por Gabouniya (1951, 1952) en niveles del Cretácico inferior del Monte Sataplia (URRS) son de menor tamaño (longitud: 48 cm. y anchura: 37 cm.) y han sido atribuidas a un Ornitópodo, probablemente un «Camptosáurido». Las descritas por Lapparent (1960) en el Cretácico inferior de Spitsbergen, son algo mayores que las de La Magdalena (longitud: 68 cm. y anchura: 60 cm.). Han sido atribuidas al género *Iguanodon*. Del mismo modo, Casanovas & Santafé (1971) atribuyen icnitas parecidas a las de La Magdalena, situadas en la Cuesta de Andorra (término municipal de Navalsaz, La Rioja) a un Dinosaurio Iguanodóntido, probablemente *Iguanodon*. Semejante identificación realiza Antunes (1976) para las icnitas de Dinosaurios bípedos de Lagosteiros (Portugal). Si atendemos a la morfología general de la huella y a la forma de los dedos, las improntas de La Magdalena se parecen mucho más a las de Monte Sataplia y Lagosteiros que a las de Spitsbergen y Cuesta de Andorra. En estas últimas, los dígitos son algo más estilizados y presentan un grado de mesaxonia más acusado. Por el contrario, las icnitas de Monte Sataplia y Lagosteiros presentan dígitos cortos, anchos y muy redondeados sin que se aprecie en ellos una mesaxonia notoria. No obstante, estas huellas son relativamente menos anchas, por lo que presentan un índice L/A menor (véase tabla 11).

El tamaño de las icnitas de La Magdalena hace pensar en un Dinosaurio bípedo de gran talla. La altura estimada desde el suelo hasta la cadera (h) ofrece un resultado de 258 cm., valor realmente alto para un animal bípedo. Al mismo tiempo, la tendencia a presentar un autópodo ancho y corto, con un gran desarrollo plantar y ausencia de mesaxonia, sugiere la

Tabla 11.—Índices L/A de diversas icnitas de gran talla atribuidas a Iguanodóntidos. Nótese el valor relativamente bajo de este parámetro en las improntas de La Magdalena

	La Magdalena	Monte Sataplia	Lagosteiros	Spitsbergen	Cuesta Andorra
L/A	0,97	1,29	1,05	1,13	1,13

atribución a un Dinosaurio de tipo graviportal con un desarrollo columnar de la extremidad. Un animal graviportal es aquél cuya estructura de la extremidad está primordialmente o enteramente diseñada para resolver los problemas de la sustentación del peso (Coombs, 1978). Por el contrario, en una forma «mediportal» existen algunos caracteres adaptativos hacia una forma «corredora» («cursorial»), tal como cierto digitigradismo y pérdida de los dedos laterales (Coombs, *op. cit.*) donde se incluiría los Ornitópodos.

La estimación de un determinado tipo adaptativo, a partir únicamente de los caracteres icnológicos, es problemática ya que se carece de parámetros osteológicos significativos, tales como dimensiones de los metatarsales, proporciones de miembros (relación tibia/fémur, III metatarsal/tibia), etc. No obstante, el tamaño relativamente grande del Dinosaurio que causó la traza de La Magdalena, así como la morfología descrita para las icnitas, sugiere que la morfología autopodial está fuertemente condicionada por una biomasa relativamente elevada. Los caracteres que indican este tipo adaptativo en estas improntas son: a) tendencia a ser circulares (a presentar la máxima superficie plantar); b) dedos cortos, anchos y robustos; c) mesaxonia poco acusada, es decir, con menor simetría axial; además, el peso parece distribuirse, de forma significativa, en el eje talón-dedos III-IV. En estas icnitas el único carácter «corredor» («cursorial») que podría aducirse es la tridactilia. El aumento de talla y, por tanto, del peso corporal, debe de llevar consigo adaptaciones a la graviportalidad. En el caso de los Ornitópodos, las formas derivadas de mayor tamaño reflejarán algunos caracteres de los antecesores relativamente más gráciles. El hallazgo de icnitas como las de La Magdalena sugiere que el encasillamiento de los grandes Ornitópodos dentro del rango «mediportal-subcursorial» (Coombs, 1978) no debe ser exclusivo, ya que una forma graviportal no sería solamente aquella que presenta un autópodo pentadáctilo, con ausencia de fuerte simetría axial (Coombs, *op. cit.*) sino que podemos considerar como tales formas derivadas con un proceso adaptativo graviportal a partir de morfotipos tridáctilos. Existe una tendencia hacia la graviportalidad que alcanza su máximo desarrollo entre los Hadrosaurios (en el Cretácico superior). Entre los miembros de la familia Iguanodontidae el caso de graviportalidad más acusada sea quizá *Iguanodon bernissartensis*. La morfología de esta especie

sugiere *a priori* que las improntas dejadas presentarían los dígitos relativamente más estilizados que los de La Magdalena debido fundamentalmente a la presencia de primeras falanges mucho más elongadas que las intermedias, y falanges ungueales de terminación distal redondeada con una longitud igual o mayor que la primera falange (Norman, 1980; Sanz *et al.*, 1984). En los Hadrosaurios la primera falange es relativamente más corta y la falange ungueal ha sufrido un significativo acortamiento presentando forma de pezuña o casco (véase Maryanska & Osmólka, 1984; Sanz, 1985). Las icnitas de La Magdalena constituyen probablemente el caso de graviportalidad conocida más desarrollada entre los Ornitópodos sin que exista correlación, por una parte, con los restos osteológicos conocidos de este grupo (Iguanodóntidos o Hadrosaurios) ni, por otra, con icnitas atribuidas a Iguanodóntidos (véanse referencias citadas y tabla 11) o Hadrosaurios (Currie & Sarjeant, 1979; Lockley, 1985). La estructura autopodial causante de estas huellas podría reconstruirse en base a los siguientes supuestos (fig. 7): 1) mantenimiento de la fórmula falangeal común en los Ornitópodos (0, 3, 4, 5, 0); 2) primera falange muy corta, relativamente parecida o ligeramente mayor que las intermedias; 3) falange ungueal muy corta, ancha y redondeada, probablemente similar a la de los Hadrosaurios; 4) metatarsales cortos y anchos, sin adoptar una posición plantigrada, carácter este que no se observa en otros grupos graviportales (Saurópodos, Elefantes).

Las icnitas de Valdeté C son de menor talla, con una forma general relativamente más estilizada, lo que se refleja también en los dígitos. El dedo III está mucho más desarrollado que los laterales, lo que le confiere una más acusada mesaxonia. Por otra parte, el talón es algo más alargado y en sus zonas laterales presenta escotaduras (véase fig. 4). Se trata, pues, de un Dinosaurio de menor talla (altura hasta la cadera: 175 cm.) y menor grado de graviportalidad.

Por otro lado, las icnitas de la traza del yacimiento de Muro de Aguas B, a pesar de su mal estado de preservación, presentan una morfología parecida a las de las icnitas aisladas (CHSA y CHSB). Su tamaño es menor que las de Valdeté y La Magdalena. Presentan también un mayor grado de desarrollo del dedo III (mesaxonia) y un área plantar relativamente más reducida, lo que sugiere, en principio, que han sido causadas por Dinosaurios de menor talla y relativamente más gráciles.

Las velocidades de progresión estimadas pueden observarse en la tabla 12. Nótese que los tres métodos de estimación proporcionan valores semejantes. Las relaciones λ/h obtenidas se hallan dentro de las estimaciones normales para Ornitópodos de media y gran talla (Thulborn, 1982, 1984).

Las direcciones de las tres trazas estudiadas muestran un sentido preferencial E-SE, concordante con la

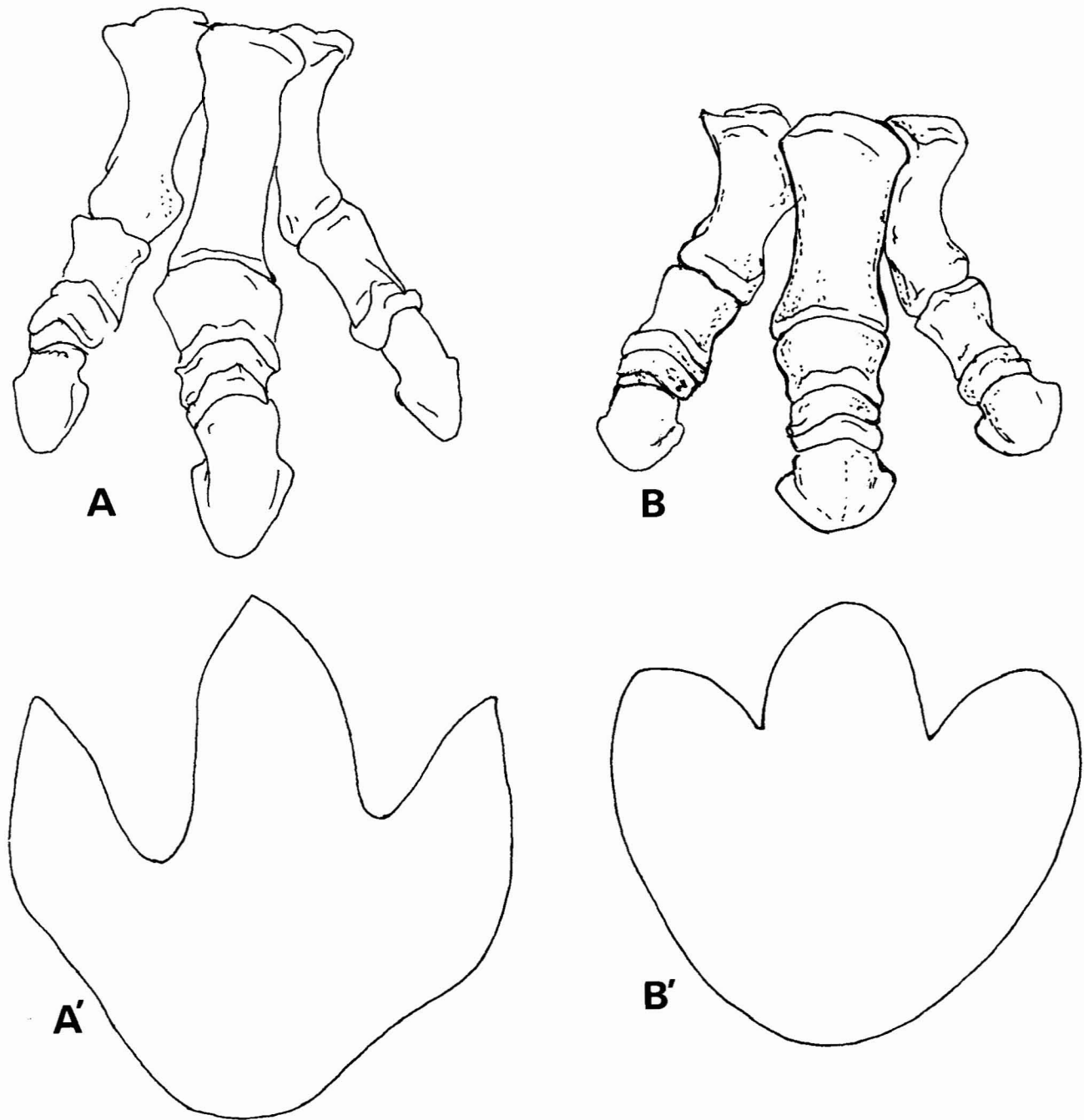


Fig. 7.—A: Autópodo posterior de *Iguanodon bernissartensis* en la vista anterior. Según Norman, 1980 (redibujado). A': Icnita atribuida a *I. bernissartensis*. Según Dollo (1883). B: Reconstrucción hipotética del autópodo posterior del Ornitópodo responsable de las huellas de La Magdalena (Préjano, La Rioja). Vista anterior. Obsérvese la mayor robustez relativa de la totalidad de elementos autopodiales en relación a *I. bernissartensis*. Véase texto para comprobación de los supuestos establecidos en la reconstrucción hipotética del autor. B': Icnita dibujada según la media paramétrica de las huellas que componen la traza de La Magdalena.

tendencia, en la Cuenca del Cidacos, de un alto porcentaje de icnitas que presentan una dirección de avance hacia el Sur (Martín-Escorza, en prensa).

Las estimaciones de profundidad de las icnitas

pueden proporcionar una idea relativa de la distribución del peso durante la pisada. Debido a que las alteraciones locales pueden enmascarar en gran medida los resultados, utilizamos a este fin las medias de las

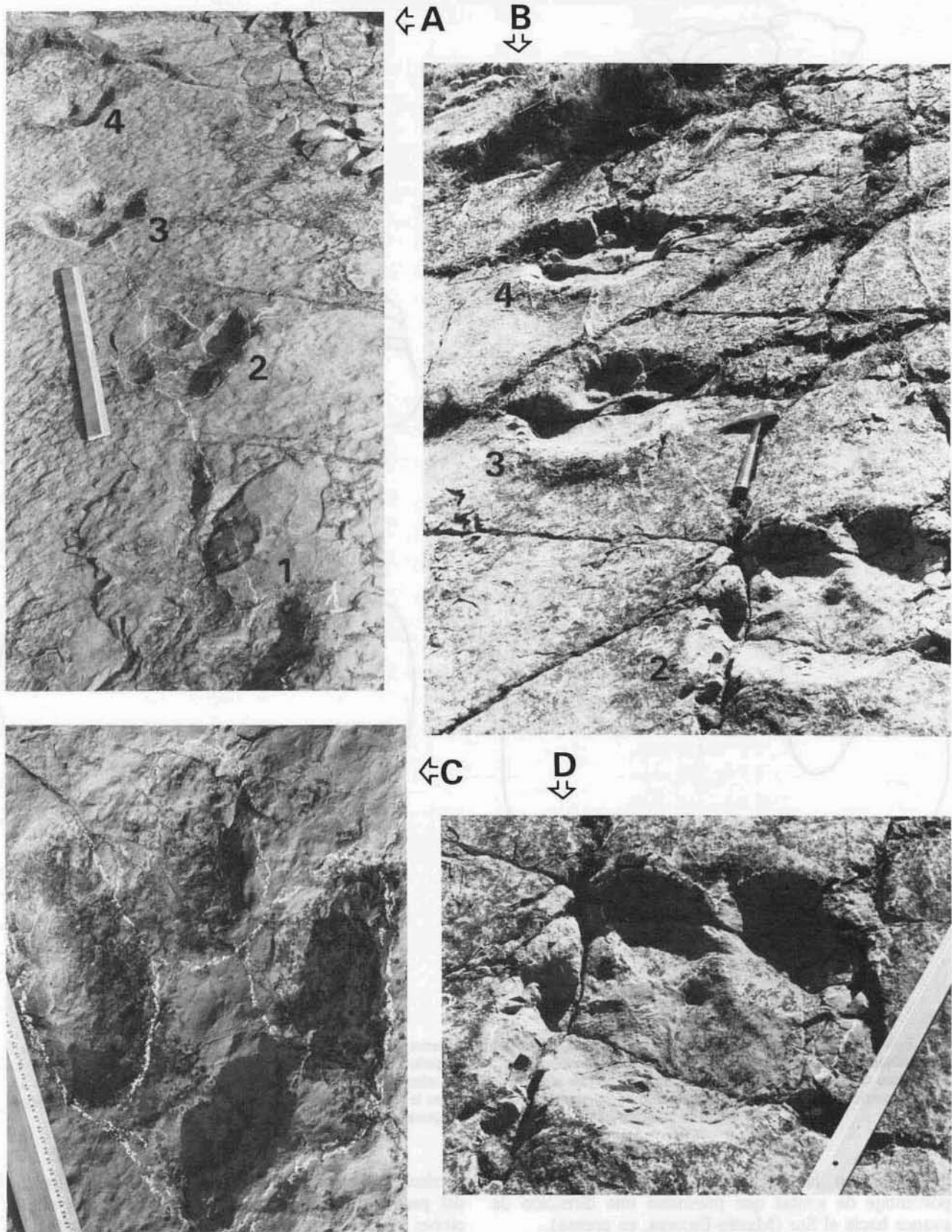


Fig. 8.—Icnitas de los yacimientos de Valdeté C y La Magdalena (Préjano, La Rioja). A: 4 primeras icnitas de la traza de Valdeté C; escala 80 cm. B: 3 icnitas de la pista de La Magdalena; escala 80 cm. C: Valdeté C, icnita nº 3. D: La Magdalena, icnita nº 2.

Tabla 12.—Parámetros cinéticos obtenidos de las trazas de Valdeté C y La Magdalena (Préjano, La rioja). λ : Zancada. h: altura de la extremidad. V_A : velocidad según el método de Alexander (1976). V_{DI} : velocidad según el método de Demathieu (1984). V_{DII} : ídem según el método de Demathieu (1986). En km/h.

	h	V_A	V_{DI}	V_{DII}	λ/h	
Valdeté	181	175	3,9	3,8	3,7	1,03
La Magdalena	237	258	4,1	4,2	4,4	0,92

mismas. En el caso de Dinosaurios bípedos la constitución tridáctila del autópodo sugiere *a priori* que la mayor parte de la presión ejercida sobre el sustrato estará localizada a lo largo del eje del dígito III. Esto parece confirmarse en las icnitas, donde los valores de máxima profundidad están precisamente localizados en el dígito III y en la zona del talón, aunque esta presión está relativamente desviada hacia la zona autopodial externa en las icnitas de La Magdalena.

La ausencia de impresiones de los autópodos delanteros sugiere que los Dinosaurios causantes de estas huellas eran bípedos «preferenciales» o incluso «obligados». Por otro lado, no se han hallado impresiones de la cola.

Las icnitas de los yacimientos estudiados sugieren la presencia de al menos tres tipos de Iguanodóntidos, aunque parece existir una mayor variabilidad en el conjunto de la icnofauna de la región. Básicamente existen 5 morfotipos generales de icnitas en la zona: A) Icnitas tridáctilas de media y gran talla atribuidas a Ornitópodos; dentro de este grupo podrían diferenciarse 4 submorfotipos. B) Icnitas tridáctilas de pequeño tamaño (longitud de 15-22 cm.) atribuidas a Ornitópodos. C) Icnitas tridáctilas de media y gran talla atribuidas a Terópodos; dentro de este grupo podrían diferenciarse 2 submorfotipos. D) Icnitas circulares atribuidas a Saurópodos. E) Icnitas de pequeña talla atribuidas a Coelurosaurios.

Las icnitas de los grandes Ornitópodos sugieren que existirían al menos 4 formas diferentes de Dinosaurios, probablemente dentro de la familia Iguanodontidae. Una forma de gran talla, graviportal (yacimientos de La Magdalena), probablemente representado también en Valdeté A, Muro de Aguas A y Cuesta de Andorra (Casanovas & Santafé, 1971). Los dos siguientes submorfotipos (de un tamaño relativo similar) estarían representados, por una parte, por el autor de la traza de Valdeté C (con grandes almohadillas autopodiales y escotadura en la zona de talón) y, por otra, por el autor de la traza de Cornago (Sanz *et al.*, 1985). Este último es, además, el submorfotipo más abundante dentro de las icnitas de ornitópodos y puede ser observado en todos los yacimientos de la zona. El último submorfotipo, de un tamaño relativo menor, se encuentra en el yacimiento de Muro de

Aguas B, con icnitas relativamente más mesaxónicas y con una superficie plantar menor.

Las icnitas de pequeño tamaño (15-22 cm., aproximadamente) son poco abundantes: Los Cayos (Cornago), Munilla (Viera *et al.*, 1984) y la morfología de las mismas parece sugerir su inclusión dentro de los Ornitópodos. No obstante, la falta actual de criterios clarificadores para intentar discernir entre especies adultas de Iguanodóntidos de pequeña talla, juveniles o individuos de familias como Hipsilofodóntidos o Paquicefalosaurios no permite un intento de identificación más precisa.

Parece existir dos submorfotipos de icnitas de Terópodos. El primero está representado por huellas de gran talla relativamente estilizadas, con dígitos largos, finos y de terminación distal acuminada, localizado principalmente en los yacimientos de Valdecevilla (Casanovas & Santafé, 1974) y Bretún (Aguirrezabala & Viera, 1980). El segundo está representado por icnitas de menor tamaño con una menor estilización digital, representando principalmente en los yacimientos de El Villar (Casanovas & Santafé, 1971) y Munilla (Viera *et al.*, 1984).

Las icnitas de morfología subcircular atribuidas a Dinosaurios Saurópodos son poco abundantes en La Rioja baja. Existe una traza en el yacimiento de Valdecevilla, con un índice de heteropodia relativamente acusado y otra en Los Cayos (Cornago) que presenta una mayor homopodia, por lo que en principio sugiere que han sido producidas por animales diferentes.

Icnitas de pequeña talla atribuidas a Coelurosaurios han sido citadas en el afloramiento de Valdebrajos, Igea (Aguirrezabala *et al.*, 1985).

Esta relativamente abundante variabilidad en la morfología y tamaño de las icnitas de la región sugiere la presencia de diferentes tipos de Dinosaurios (Saurisquios y Ornitópodos) en la zona de la Cuenca del Cidacos, variabilidad faunística que, a falta de hallazgos de restos directos, sólo puede ser inferida a partir de estas trazas fósiles.

AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos expresar nuestra más sincera gratitud a Iberduero y a la Consejería de Educación, Cultura y Deportes del Gobierno de La Rioja por su colaboración, apoyo y financiación del presente estudio. A Isabel Melero por su colaboración en los trabajos de campo. A Mauricio Antón por el dibujo de la reconstrucción del autor de las huellas de La Magdalena. A. G. F. Kurtz por el procesamiento fotográfico.

Apéndice 1

Relación de los índices morfométricos utilizados:

L/A. Relación entre la longitud de la icnita y su anchura.

L/K. Relación entre la longitud de la icnita y el parámetro K,

es decir, la distancia entre el borde posterior del talón y el hypex, para los dedos II y III.

L/M. Idem para los dígitos III y IV.

BL2/AMII, BL3/AMIII, BL4/AMIV. Relación entre las longitudes digitales consideradas desde la base y la anchura digital respectiva en la zona media.

LII/ABII, LIII/ABIII, LIV/ABIV. Relación entre las longitudes digitales consideradas desde el contorno posterior del talón y la anchura digital respectiva en la zona basal del dedo.

Referencias

- Aguirrezabala, L. M.; Torres, J. A. & Viera, L. I. (1985). El Weald de Igea (Camerós-La Rioja). Sedimentología, Bioestratigrafía y Paleocnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-138.
- Aguirrezabala, L. M. & Viera, L. I. (1980). Icnitas de Dinosaurios en Bretún (Soria). *Munibe*, 3, 257-279.
- Alexander, R. McN (1976). Estimates of speeds of Dinosaurs. *Nature*, 261, 129-130.
- Antunes, M. T. (1976). Dinosaurios Eocretácicos de Lagosteiros. *Ciencias de Terra (Universidade Nova de Lisboa)*, 1-35.
- Bartholomai, A. & Molnar, R. E. (1981). *Muttaborrasaurus*, a new iguanodontid (Ornithischia: Ornithopoda) Dinosaur from the Lower Cretaceous of Queensland. *Mem. Qd. Mus.*, 20, 319-349.
- Bird, R. T. (1944). Did Brontosaurus ever walk on land? *Natural History*, 53, 61-67.
- Casanovas, M. L.; Pérez, F.; Santafé, J. V. & Fernández, A. (en prensa). Nuevos datos icnológicos del Cretácico inferior de la Sierra de Cameros (La Rioja, España). *Paleont. i Evolució*, 19.
- Casanovas, M. L. & Santafé, J. V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño. *Acta Geológica Hispánica*, 6, 139-142.
- Casanovas, M. L. & Santafé, J. V. (1974). Dos nuevos yacimientos de icnitas de Dinosaurios. *Acta Geológica Hispánica*, 9, 88-91.
- Coombs, W. P. (jr.) (1978). Theoretical aspects of cursorial adaptations in Dinosaurs. *The Quarterly review of Biology*, 53, 393-418.
- Currie, P. J. & Sarjeant, W. A. S. (1979). Lower Cretaceous Dinosaur footprints from the Peace River Canyon, British Columbia, Canadá. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 28, 103-115.
- Demathieu, G. R. (1984). Utilisation de lois de la mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des Vertébrés tétrapodes du passé. *Geobios*, 17, 439-446.
- Demathieu, G. R. (1986). Nouvelles recherches sur la vitesse des Vertébrés auteurs de traces fósiles. *Geobios*, 19, 327-333.
- Dollo, M. L. (1883). Troisième note sur les dinosauriens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal*, 2, 85-120.
- Durantez, O.; Sole, J.; Castiella, J. & Villalobos, L. (1982). Hoja 'Cervera del Río Alhama'. IGME, 41 págs.
- Gabouniya, L. K. (1951). Sur des traces de Dinosauriens du Crétacé inférieur de la Georgie occidentale. *C. R. Acad. Sci. URRS*, 81, 917-919.
- Gabouniya, L. K. (1952). Traces de Dinosaurius Au'mont Sataplia. *La Natura*, 1, 122-123.
- Galton, P. M. (1971). A primitive dome-headed Dinosaur (Ornithischia: pachycephalosauridae) from the Lower Cretaceous of England and the function of the dome of Pachycephalosaurids. *J. Paleontology*, 45, 40-47.
- Galton, P. M. (1974). Notes on *Thescelosaurus*, a conservative Ornithopod Dinosaur from the Upper Cretaceous of North America, with comments on Ornithopod classification. *J. Paleontology*, 48, 1048-1067.
- Gilmore, Ch. W. (1913). A new Dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 61, 1-5.
- Ginsburg, L.; Lapparent, A. F. de; Loiret, B. & Taquet, P. (1966). Empreintes de pas de Vertébrés tétrapodes dans les séries continentales à l'Quest d'Agadés (Republique du Niger). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 263, 28-31.
- Haubold, H. (1971). Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilun. In: *Handbuch der Paläoherpetologie*. Ed. Dr. O. Kühn. München, G. Fischer Verlag. Stuttgart-Portland-USA.
- Hooley, R. M. (1925). On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). *Q. J. Geol. Soc. Lond.*, 321, 1-61.
- Jenny, J. & Jossen, J. A. (1982). Découverte d'empreintes de pas de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut-Atlas central (Maroc). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 294, 223-226.
- Jenny, J.; Le Marrec, A. & Monbaron, M. (1981). Les empreintes de pas de Dinosauriens dans le Jurassique moyen du Haut-Atlas central (Maroc): Nouveaux gisements et précisions stratigraphiques. *Geobios*, 14, 427-431.
- Kaever, M. & Lapparent, A. F. de (1974). Les traces de pas de Dinosaures du Jurassique de Barkhausen (Basse Saxe, Allemagne). *Bull. Soc. geol. France*, 16, 516-525.
- Lapparent, A. F. de (1960). Footprints of Dinosaur in the Lower Cretaceous of Vetspitsbergen-Svalborg. *Reprint from Norsk Polarinstittut.*, 14-21.
- Lockley, M. G. (1985). Environments of deposition (and trace fossils) of Cretaceous sandstone of the western interior. In: *Soc. Econ. Paleontologists Mineralogists Guidebook*, 2 nd Mid-Year Mts., Golden, Colorado, section 3, 1-142.
- Martín-Escorza, C. (en prensa). Orientación de la marcha de los Dinosaurios de Rioja-Soria. *Actas Soc. Esp. de Hist. Nat.*
- Maryanska, T. & Olsmolska, H. (1984). Postcranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on other Hadrosaurs. *Paleontologica polonica*, 46, 119-141.
- Moratalla, J. J.; Sanz, J. L. & Jiménez, S. (en prensa). Multivariate analysis on Lower Cretaceous Dinosaur footprints. (*Geobios*).
- Norman, D. B. (1980). On the ornithischian Dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). *Mém. Inst. Roy. Nat. Belg.* 178. 1-105.
- Ostrom, J. H. (1970). Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, 35, 1-234.
- Sanz, J. L. (1985). Nouveaux gisements de Dinosaures dans le Crétacé espagnol. Colloque International de Paleontologie, Les Dinosaures de la Chine a la France, 83-88, Toulouse, France.
- Sanz, J. L.; Moratalla, J. J. & Casanovas, M. L. (1985). Traza icnológica de un Dinosaurio Iguanodóntido en el Cretácico inferior de Cornago (La Rioja, España). *Estudios Geol.*, 41, 85-91.
- Sarjeant, W. A. S. (1975). Fossil tracks and impressions of vertebrates. In: *The Study of Trace Fossils*. Frey, R. W., 283-324; N.Y.
- Thulborn, R. A. (1982). Speeds and gaits of Dinosaurs. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 38, 227-256.
- Thulborn, R. A. (1984). Preferred gaits of bipedal dinosaurs. *Alcheringa*, 8, 243-252.

- Thulborn, R. A. & Wade, M. (1984). Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Mem. Od. Mus.*, 21, 413-517.
- Viera, L. I.; Aguirrezabala, L. M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de Dinosaurios (I). *Munibe*, 34, 245-270.
- Viera, L. I. & Torres, J. A. (1979). El Wealdico de la zona de Enciso (Sierra de los Cameros) y su fauna de grandes reptiles. *Munibe*, 1, 141-157.
- Viera, L. I.; Torres, J. A. & Aguirrezabala, L. M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de Dinosaurios (II). *Munibe*, 36, 3-22.

Recibido el 16 de febrero de 1988
Aceptado el 30 de abril de 1988