

Caracteres distintivos de la marcha con impresión de cola de dinosaurios. Nuevas rastrilladas en el Cretácico Inferior de La Rioja (España)

ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ¹*, FÉLIX PÉREZ-LORENTE²

RESUMEN

Son muy pocos los lugares en los que los dinosaurios normalmente bípedos en marcha dejan icnitas de los autopodios y de la cola. En este trabajo, se estudian dos rastrilladas con marcas de cola encontradas en La Rioja (Grupo de Enciso. Cretácico Inferior) que muestran caracteres de sus autores y de su progresión. Cada una de las nuevas rastrilladas se compone de los huecos debidos a los autopodios y de una acanaladura sigmoidal que los acompaña en su recorrido. Entre los hechos destacados se constatan las diferencias de la acanaladura entre las rastrilladas ornitópodos y terópodos: el valor de la relación entre la amplitud y la longitud de onda; la sección de la acanaladura en U o en V y finalmente la anchura relativa. En ambas rastrilladas es notable tanto la dependencia o sincronización durante la marcha entre el movimiento pendular de la cola con el de los autopodios, como la relación de las marcas de cola con pisadas que tienen particularidades (marcas de hallux y, o de metatarso, pisadas muy profundas o irregulares, u otras) respecto a las rastrilladas bípedas normales en otros yacimientos.

Palabras clave: *Marcas de cola, dinosaurios, Era del Peladillo, Grupo de Enciso, La Rioja.*

There are very few places where normally bipedal dinosaurs on the move leave ichnites of autopodia and tail. In this paper, two new trackways with tail traces found in La Rioja are described and analysed. These traces serve to emphasize and highlight characteristics of the types of dinosaurs that left them and their mode of locomotion. Each of the two new trackways is composed of the hollows formed by the autopodia

¹ Instituto de Estudios Riojanos (IER). C/ Portales nº 2, 26001, Logroño (La Rioja, España). E-mail: cloessense@hotmail.com

² Universidad de La Rioja, Complejo Científico Tecnológico (CCT). C/ Madre de Dios nº 53, 26004, Logroño (La Rioja, España). felix.perez@unirioja.es

* Autor corresponsal

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.16>

and a sigmoidal groove that accompanies them along their course. Among the remarkable findings are the following differences in the groove between the ornithomimid and theropod traces: the ratio between the amplitude and the wavelength, the U-shaped or V-shaped section of the groove, and finally relative width of the tail drag. In both trackways, notable features include the dependence or synchronisation during walking between the pendular movement of the tail and that of the autopodials, and the relationship of the tail marks with footprints that have particularities (hallux and/or metatarsal marks, very deep or irregular footprints, or others) with respect to normal (without tail traces) bipedal trackways found in other sites in La Rioja.

Keywords: Tail traces, dinosaurs, Era del Peladillo, Enciso Group, La Rioja.

1. INTRODUCCIÓN

La cola es un apéndice caudal de muchos animales tanto vertebrados (peces, reptiles, aves, mamíferos) como invertebrados (escorpiones, colémbolos y otros). El estudio de las colas de animales extintos se basa en las características de sus fósiles directos e indirectos y en la comparación con la función de la cola en los animales vivos (p. ej., Brand, 1979; Kim, 2000; McKee, 1947).

Las marcas de cola de dinosaurios no son abundantes en el registro icnológico mundial, por lo que cada nuevo yacimiento que las contenga es de gran interés. La primera cita es de Hitchcock (1848) que supuso que una marca de la quilla o de la callosidad isquiática de *Anomoepus scambus* Hitchcock 1848 era de cola. Más tarde Hitchcock (1858) citó la marca de cola de *Gigantitherium caudatum* Hitchcock 1855. Desde entonces se han descrito yacimientos con marcas de cola de dinosaurios (p. ej.: Kim y Lockley, 2013).

A veces no es fácil deducir el autor de este tipo de icnitas por varias razones. La primera es que se pueden confundir con otras estructuras (ej., Jenny *et al.*, 1981; cf. Reolid *et al.*, 2025); la segunda es que pueden estar producidas por otros animales como cocodrilos (e.g., Ezquerro y Pérez-Lorente, 2003) de manera que en ocasiones se han atribuido a dinosaurios las marcas producidas por otros animales (p. ej., *Selenichnus* Hitchcock 1858); la tercera es que algunas de estas estructuras no están acompañadas por pisadas (p.ej., Pérez-Lorente *et al.*, 1986) por lo que ni siquiera su origen biológico es seguro. Hay pocas rastrilladas con más de tres huellas que tengan marcas de cola a lo largo de todo su recorrido. Algunas no se imprimen durante la marcha sino durante momentos en los que el dinosaurio adopta alguna postura particular. Por ejemplo, cuando se para y se agacha, dejando en este caso icnitas de manos, de pies que incluyen el metapodio, de la cola, de la callosidad isquiática y a veces de la quilla o del morro (Ellenberger, 1974; Hitchcock, 1848; McLarty y Esperante, 2024). Incluso hay rastrilladas largas con intervalos de marcha y con parada (Ellenberger, 1974; Olsen y Rainforth, 2003; McLarty y Esperante, 2024), en las que la cola se marca en las posiciones de parada.

Hasta ahora, en La Rioja (Pérez-Lorente, 2003) el número de rastrilladas (sin tener en cuenta los caos de huellas de las manadas y las icnitas aisladas) descritas hasta esa fecha es de 1.031. Solo cinco tenían marcas de la cola, es decir del 0.5 % aproximadamente. Las rastrilladas descritas en este trabajo son de marcha ininterrumpida y la marca de la cola se extiende a lo largo de todo su recorrido.

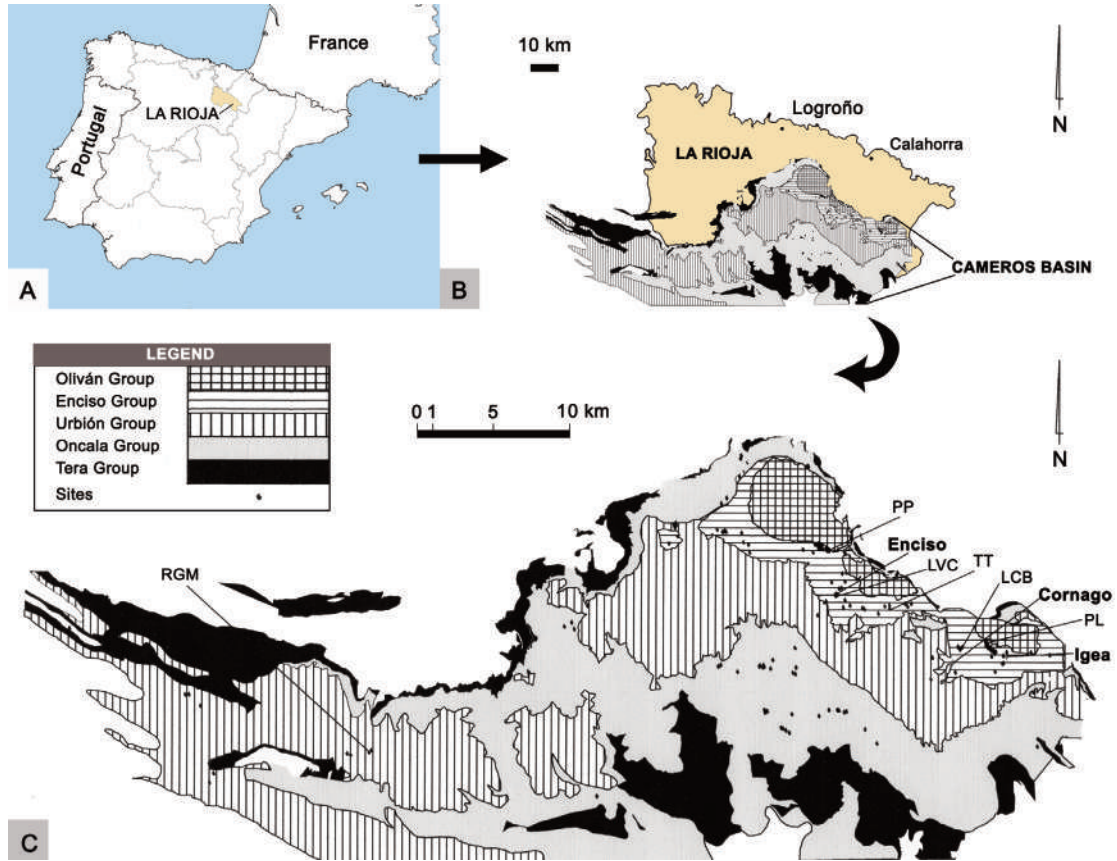


Figura 1. Mapa de situación del área de estudio. A) Mapa de la Península Ibérica que muestra la ubicación de la Cuenca de Cameros. B) Mapa de La Rioja con la Cuenca de Cameros resaltada. C) Mapa geológico de la Cuenca de Cameros que incluye los cinco grupos litoestratigráficos mencionados en el texto y los yacimientos citados: RGM (El Frontal), PP (Peñaportillo), LVC (La Virgen del Campo), TT (Corral del Totico), LCB (Los Cayos B) y PL (La Era del Peladillo).

El objetivo de este trabajo es analizar dos rastrilladas nuevas, una terópoda (5PL20) y otra ornitópoda (1PL12), con marcas de cola encontradas ya hace tiempo en yacimientos de La Rioja (Figura 1) y completar el registro de rastrilladas con esta particularidad para recalcar sus características.

1.1. ANTECEDENTES

Como se ha dicho antes, el número de marcas de cola descritos es bajo. Kim y Lockley (2013) citan 38 ejemplos en todo el mundo, de los que solo 33 están asociados a rastrilladas de dinosaurios, y de ellos uno se ha asociado a galerías hundidas (Reolid *et al.*, 2025). Los autores de las restantes se asignan a 17 dinosaurios ornitópodos, 14 terópodos y una a un saurópodo. Según Kim y Lockley (2013) esta proporción está relacionada con la postura bípeda y cuadrúpeda, y el tipo de locomoción.

En España (excepto La Rioja) se han citado rastros con marcas de cola en la provincia de Teruel (yacimiento de El Cantalar, ver Figura 2A, Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007), el Principado de Asturias (yacimiento

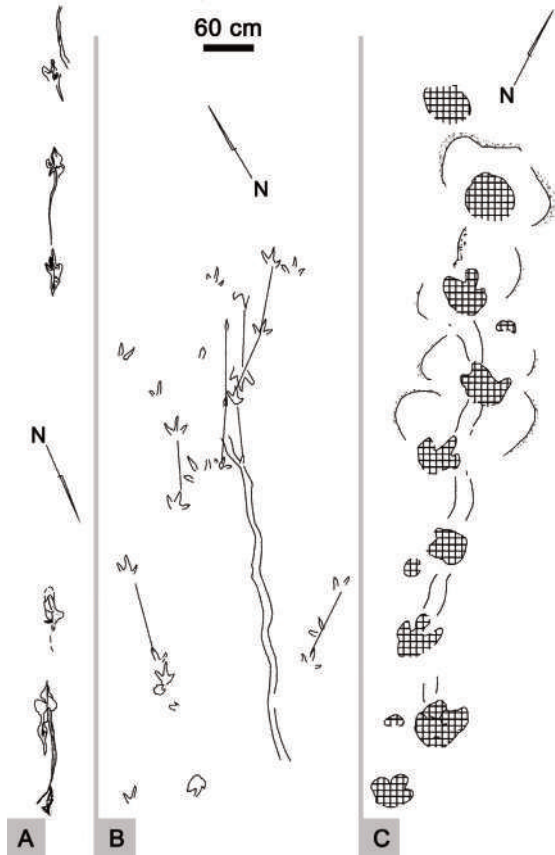


Figura 2. Rastrilladas de dinosaurio con marcas de cola descritas en España (excluyendo La Rioja). A) Rastro 2ELC del yacimiento de El Cantalar (Teruel). B) Rastro terópodo con marca de cola descrito en el yacimiento de Faro de Tazones (Asturias). C) Parte del rastro 2RGM1 del yacimiento de El Frontal (Burgos). Basado en Pérez-Lorente y Herrero Gascón (2007), García Ramos *et al.* (2002, 2004), y Torcida *et al.* (2003).

de andar del icnopoyeta teniendo en cuenta el movimiento de la cola en relación con la posición de las pisadas y otra de Pérez-Lorente *et al.* (2001) en las que detallan parte del estudio anterior. Todos los autores que han examinado esta rastrillada proponen un autor ornitópedo. Sin embargo, Gierlinski (1995, com. pers.) apuntó la idea de que se tratara de un tireóforo, probablemente un estegosaurio de andar bípedo (cf. Torcida *et al.*, 2003).

Pérez-Lorente *et al.* (1986) presentan una fotografía (Figura 4A) con estrías colocadas en una franja estrecha que atribuyen a estructuras de arrastre de cola de dinosaurios. Tampoco son marcas indudables de cola, aunque sean estrías de arrastre y ocupen una banda estrecha y alargada. No hay pisadas relacionadas con ellas. El yacimiento en el que las encuentran es el de La Virgen del Campo, que coincide con la Lastra 12A de Brancas *et al.* (1979) pero las estructuras citadas por unos y otros autores son diferentes.

de Faro de Tazones, ver Figura 2B, García Ramos *et al.*, 2002, 2004) y en la provincia de Burgos (yacimiento de El Frontal, Torcida *et al.*, 2003). Las marcas de El Cantalar y Faro de tazones se han atribuido a terópodos y la de El Frontal a un ornitópedo (Tabla 1).

En La Rioja se han citado este tipo de impresiones desde el año 1979. Aunque alguna de las marcas son sin duda trazas de cola, hay parte que no lo son por el origen de las acanaladuras y otras porque son atribuciones no fundamentadas. Las primeras referencias a marcas de cola son de Brancas *et al.* (1979) que las citaron en varios afloramientos. Una parte de ellas son estructuras de deslizamiento de barro (Lastra 12A, en la página 82), otras son el reflejo de fracturas tectónicas (Lastras 13A, páginas 83-86) y finalmente quedan dos acanaladuras en el yacimiento Lastra 3A (páginas 48-51) cuyo origen no se ha determinado porque el estrato está muy erosionado.

Viera *et al.* (1984) fueron los primeros que citaron una marca de cola de dinosaurio en el yacimiento de Peñaportillo (PP, ver Figura 3A). No hay duda en este caso porque la estructura es un canal sigmoide asociado a pisadas de un rastro aparentemente bípedo. Las icnitas son aproximadamente circulares, sin ningún detalle y sobrepisadas por otras icnitas terópodos. Las atribuyeron a un dinosaurio ornitópedo (Tabla 1). El rastro de Peñaportillo (PP150) se ha tratado en dos publicaciones posteriores a la de Viera *et al.* (1984). Una de Casanovas *et al.* (1993b) en la que analizan la forma

CARACTERES DISTINTIVOS DE LA MARCHA CON IMPRESIÓN DE COLA DE DINOSAURIOS

Yacimiento y Rastrillada	Número de huellas	Características de la marca de la cola	Características de las pisadas	Atribución	Otra información
Faro de Tazones/?	?	relleno	¿tridáctilas?	¿terópoda?	sin huellas claramente asociadas a la marca de la cola
El Frontal/ 2RGM1	15	amplia y plana	tridáctilas	ornitópoda	hay huellas de mano en parte de la rastrillada
El Cantalar/ 2ELC	6	estrecha y angulosa	tetradáctilas	terópoda	los pies se hunden totalmente en el barro
Peñaportillo/ PP150	7	ancha y plana	redondas	ornitópoda	línea de contorno sin detalles
Los Cayos B/ LCB2-R1	6	estrecha	alargadas	terópoda	línea de contorno sin detalles
Los Cayos B/ LCB2-R5	3	estrecha	tridáctilas y tetradáctilas	terópoda	pisadas con marca de hallux
Corral del Totico/ 2TT12	6	ancha y plana	redondas	ornitópoda	línea de contorno sin detalles
Corral del Totico/ 2TT16	22	ancha y plana	tridáctilas	ornitópoda	marca de cola al final de la rastrillada, donde aumenta la amplitud de rastrillada y la línea de contorno no tiene detalles
Era del Peladillo 1/ 1PL12	8	ancha	¿tridáctilas?	ornitópoda	huellas irregulares
Era del Peladillo 5/ 5PL20	11-15	estrecha y angulosa	alargadas	terópoda	¿con cuatro huellas de mano? líneas de contorno sin detalles

Tabla 1. Tabla resumen con la información de las pistas con marcas de cola citadas en España hasta la fecha además de las dos nuevas pistas estudiadas.

Moratalla *et al.* (2001, 2003) dibujan dos rastrilladas con marcas de cola del yacimiento de Los Cayos B, nivel B3 (LCB2, ver Figura 3B). La interpretación es correcta porque las acanaladuras acompañan cada una a una rastrillada, son sinuosas y las icnitas son irregulares (cf. Torcida *et al.*, 2003). Además, las rastrilladas de Los Cayos B van con huellas alargadas, mal impresas y con icnitas que tienen marca del hallux (Tabla 1).

Por otro lado, Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-2007) describen en el yacimiento del Corral del Totico (TT) una rastrillada con 6 huellas (2TT12, ver Figura 3C) acompañada también de un surco zigzagueante y otra con 29 huellas (2TT16, ver Figura 3D) en la que las últimas (desde la 2TT16.25 a la 2TT16.29) están también asociadas a un surco similar. Asignan los dos conjuntos de huellas y acanaladuras a la marca de pies y de cola ornitópoda (Tabla 1).

En La Rioja hay en total cinco rastrilladas en las que se reconoce la marca de la cola y, además, varias estructuras en las que o no hay criterios suficientes asegurar que son marcas de cola, o los criterios son opuestos a esta atribución (Tabla 1).

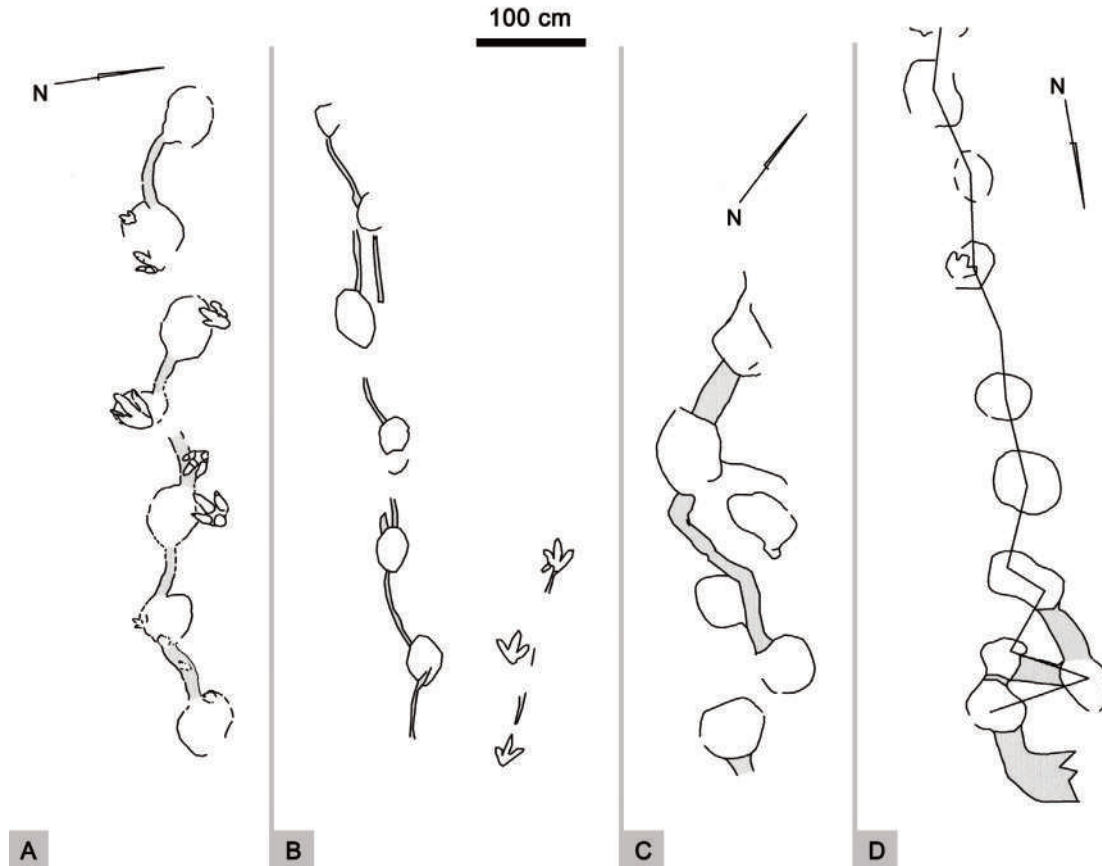


Figura 3. Rastrilladas con marcas de cola descritas anteriormente en La Rioja. A) Rastrillada PP150 del yacimiento de Peñaportillo. B) Rastro LCB2-R1 (izquierda) y LCB2-R5 (derecha) del yacimiento de Los Cayos B. C y D) Rastrilladas 2TT12 y 2TT16 del yacimiento del Corral del Totico. Tomados de Casanovas *et al.* (1993b), Moratalla *et al.*, (2001, 2003); Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-7).

1.2. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Las rastrilladas 1PL12 y 5PL20 se encuentran en el yacimiento de La Era del Peladillo (PL) situado en el término de Igea, a unos 4 km al noroeste del pueblo (Figura 1). El punto medio de los sectores 1PL y 5PL en coordenadas UTM es 30T 579200E, 4659540N y 579055E, 4559310N respectivamente.

Geológicamente están en la Cuenca de Cameros, que se extiende por parte de las provincias de Burgos y Soria, y el sureste de la Comunidad Autónoma de La Rioja (Figuras 1A y 1B). Beuther (1955) y Tischer (1966) dividieron los sedimentos continentales de la Cuenca en cinco grupos litoestratigráficos llamados, desde la base al techo, Grupos de Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Oliván (Figura 1C). El yacimiento de la Era del Peladillo en el que están las dos rastrilladas que tratamos aquí, está en calizas del Grupo de Enciso que contiene varios sectores con huellas de dinosaurios (Casanovas *et al.*, 1993a, 1993b, 1993c, 1995a, 1995b, 1997; cf. Pérez-Lorente, 2015). En la misma superficie de estudio hay huellas de varios tipos aisladas, en rastrilladas y en grupos caóticos.

Según el Mapa Geológico de España 1:50.000 (Durantez *et al.*, 1982), la Era del Peladillo (PL) estaría incluida en la “Unidad C⁴12-14” del Grupo de Enciso. La edad que se ha atribuido a estas rocas es variable y oscila entre el Aptiense (Alonso y Mas., 1993; Doublet, 2004) y el Hauteriviense-Barremiense (Muñoz *et al.*, 2020; Casas *et al.*, 2024). Estos últimos autores basan su cronología en el análisis cicloestratigráfico que coloca la base del Grupo de Urbión en el Titónico, y relega los Grupos de Oncala y Tera a edades muy bajas.

Las calizas de la Era del Peladillo son lacustres y depositadas en la parte alta de secuencias de final de relleno (Meléndez y Pérez-Lorente, 1996) de lagos que se forman en cuencas de hundimiento tectónicas (Doublet, 2014).

La sedimentación carbonatada (Pérez-Lorente, 2013)

ocupa la parte media del Grupo de Enciso cuyas partes baja y final son siliciclásticas. Los sedimentos carbonatados del Grupo de Enciso son lacustres como lo prueban los fósiles que contienen: unos de aguas someras (carofitas, bivalvos, gasterópodos, restos de peces de agua dulce) y otros de aguas más profundas (ostrácodos). En los niveles carbonatados someros abundan estructuras de algas (laminitas), restos de plantas y huellas de dinosaurios y cocodrilos. Son también abundantes las rizaduras de corriente y grietas de desecación.

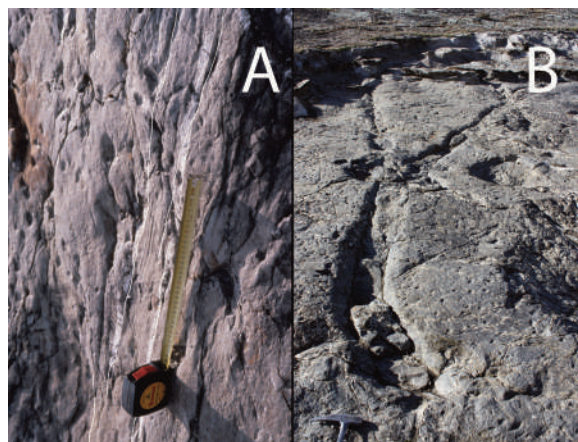


Figura 4. Yacimiento de la Virgen del Campo (LVC). A) Banda de estrías paralelas en el yacimiento LVC (Tomado de Pérez-Lorente *et al.*, 1986). B) Acanaladura interpretada como posible marca de cola por Brancas *et al.* (1979), debida a deformación sinsedimentaria de las rocas del yacimiento.

2. MÉTODO

2.1. MEDIDAS Y NOMENCLATURA

En este estudio usamos medidas y nomenclatura (Tabla 2) basada en trabajos clásicos (cf. Haubold, 1971; Leonardi, 1987; Casanovas *et al.*, 1989; Thulborn, 1990) sintetizados en Pérez-Lorente (2001, 2015). Los caracteres y abreviaturas usados son: longitud de la pisada (l); anchura de la pisada (a), paso (P), zancada (z), amplitud de rastrillada (Ar), luz de rastrillada (Lr), ángulo interdigital (II[^]III[^]IV), ángulo de paso (Ap), orientación (O) positiva o negativa sensu Leonardi (1987) y sus relaciones: altura del acetábulo (h) según Thulborn (1990), zancada relativa (z/l) Thulborn (1990), velocidad (v1, v2) según Alexander (1976) y Demathieu (1986), relación de Sternberg (1932) o longitud relativa de la extremidad (z/l), longitud relativa de la pisada (l/a), anchura relativa de la rastrillada (Ar/a). En el trabajo previo (Casanovas *et al.*, 1997) no se había identificado la nueva rastrillada del afloramiento 5PL por lo que se han agrupado sus huellas en 5PL20: la huella 5PL112 que se consideró una pisada aislada, se ha visto que es la tercera de 5PL20. Para que su interpretación sea correcta ahora su identificación es 5PL(120)20.3. Las huellas de 5PL20 son irregulares.

3. ICNOLOGÍA

3.1. CARACTERÍSTICAS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS MARCAS DE COLA

Thulborn (1990), Hunt y Lucas (1998) y Dalla Vecchia *et al.* (2000) sintetizan los caracteres que sirven para identificar las marcas de cola de los tetrápodos terrestres en marcha:

- Surco estrecho y alargado, de poca variación de anchura o de lados paralelos.
- De trazado continuo o a intervalos, más o menos paralelo a la línea media, generalmente sinuoso.
- Sección en forma de V o de U, a veces con uno de los laterales más vertical que el otro.
- Estrías de deslizamiento y bordes de extrusión de barro.
- Impreso sobre la misma superficie de marcha que las huellas con las que va asociado.

Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-7) concluyen que las rastrilladas con marcas de cola de dinosaurios ornitópodos tienen sección con forma de U abierta y con fondo plano. Pérez-Lorente y Herrero-Gascón (2007) revisan todas las rastrilladas terópodos y ornitópodos (*sensu* Romero Molina *et al.*, 2003) con marca de cola descritas, confirman los caracteres anteriores, y diagnostican que las marcas de cola terópodos tienen forma de V y son estrechas.

Torcida *et al.* (2003) añaden que las rastrilladas de dinosaurios con marcas de cola están asociadas con pisadas peculiares. Tales pisadas en las rastrilladas bípedas no son normales porque suelen tener marca de hallux, marca del metatarso, no son regulares o tienen huellas de la mano. En el caso citado por Torcida *et al.* (2003), las marcas de cola están asociadas con los sectores cuadrúpedos de rastrilladas bípedas.

Las huellas marcadas con una "x" en la tabla 2, no están asociadas a ninguna pista y podrían pertenecer a la 5PL20. Generalmente, son marcas irregulares que pueden estar causadas bien por una mano, bien por anomalías en la marcha (se les asigna un código en la figura y una explicación en el texto) o podrían no pertenecer a la rastrillada 5PL20.

3.2 DESCRIPCIÓN Y RESULTADOS

Como ya se ha escrito, las dos rastrilladas (1PL12 y 5PL20) están en el yacimiento de la Era del Peladillo (PL) que consta de 7 sectores (1PL a 7PL). La superficie de estudio de seis de ellos (1PL a 6PL incluidos) está en el techo del mismo estrato mientras que 7PL está varias capas por debajo. 1PL12 y 5PL20 son dos rastrilladas en las que no falta ninguna pisada intermedia y en las que el surco dejado por el arrastre de la cola se extiende a lo largo del itinerario.

3.2.1. RASTRILLADA 1PL12

Es una rastrillada del sector 1PL, formada por icnitas que en el primer estudio ya se consideraba que perteneciera a una secuencia de marcha (Casanovas *et al.*, 1997) y se habían reconocido todas las pisadas (Figura 5). En el primer examen los caracteres icnológicos se consideraron insuficientes porque no se

ajustaban a los criterios de determinación que se empleaban en aquella época y las huellas se describieron como icnitas ornitópoda (Figura 5A). En el trabajo citado, los dedos, aunque se aprecia que son anchos, no están bien definidos debido a las irregularidades del fondo de la pisada. Además, en la figura 15 de ese trabajo (Figura 5A), dibujaron ya una parte de la marca de la cola a pesar de que no se le dedicó atención alguna. Las pisadas, aunque son huellas reales, no tienen caracteres icnotaxonómicos por la deformación debida al movimiento del barro durante su impresión. Son determinativos de las pisadas: la forma de la línea de contorno, el alargamiento relativo en la misma dirección, la trayectoria sin irregularidades y su asociación con una acanaladura sigmoide que las recorre.

Huella	l	a	Ar	Lr	P	z	Ap	O	h	z/h	V1	V2	(l-a)/a	Ar/a	z/l
1PL12.8	62	50			72				422				0.24		
1PL12.7	42	44	10	53	83	148	149		279	0.5	2.4	1.7	-0.04	0.23	3.3
1PL12.6	41	41	10	56	77	155	152		266	0.5	2.5	1.8	0	0.24	3.4
1PL12.5	44	41	10	69	68	161	146		288	0.5	2.6	1.8	0.07	0.24	3.6
1PL12.4		40	9	58	64	126	149			0.4	2.0	1.2			2.8
1PL12.3	50	42	9	58	65	123	147		332	0.4	2.0	1.2	0.19	0.21	2.7
1PL12.2	40	40	8	57	81	142	154		262	0.5	2.3	1.6	0	0.2	3.1
1PL12.1	52	42	12	72	77	151	144		338	0.5	2.4	1.7	0.24	0.29	3.3
1PL12.-1	44	42							288				0.05		
5PL(20)20.11	38	32			146								0.18		
5PL(23)20.10	61	47	5	54	127	272	172	33					0.3	0.11	4.4
5PL(25)20.9	45	29	9	55	139	264	165	-30					0.55	0.31	5.9
5PL(50)20.8	39	26	8	52	129	267	167	-11					0.5	0.31	6.8
5PL(140)20.7	52	34	13	65	132	257	157	0					0.56	0.38	4.9
5PL(68)20.6	46	34	14	74	131	257	155	-23					0.35	0.41	5.6
5PL(99)20.5	54	38	17	60	128	251	150	-20					0.42	0.45	4.6
5PL(100)20.4	45	29	13	60	129	251	156	4					0.55	0.45	5.6
5PL(112)20.3			18	70	142	261	149	-28							
5PL(161)20.2	60	35											0.71		
5PL20.1	-	-													
5PL(139)20.10x	41	26											0.58		
5PL(53)20.7x	40	32											0.25		
5PL(141)20.6x	-	-													
5PL(104)20.3x	24	18											0.33		

Tabla 2. Medidas de los nuevos rastros con marcas de cola (1PL12 y 5PL20). Todos los parámetros se expresan y comparan en cm, excepto Ap y O en grados. En 5PL20, las huellas marcadas con una "x" no corresponden con certeza a esta pista. Consultar el texto para obtener más información sobre las mediciones.

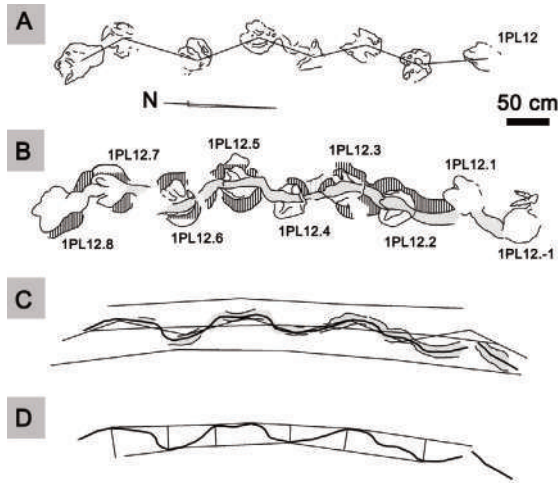


Figura 5. Rastrillada 1PL12. A) Dibujo de Casanovas *et al.* (1993a). B) Representación actual de la trayectoria. C) Esquema de la marca de cola y líneas auxiliares de estudio. D) Líneas tangentes a la sinusoide en los puntos de máxima amplitud.

Por su tamaño y relaciones métricas (Pérez-Lorente, 2001) las pisadas son anchas ($l-a/a$), las extremidades gruesas a muy gruesas (z/l), y la rastrillada (Ar/a) muy estrecha (Tabla 2). La altura del acetábulo es de unos 300 cm y la velocidad de desplazamiento muy baja (andar lento), congruente con el ángulo de paso bajo (150°). El espacio interdactilar o no se eleva o se eleva levemente sobre el fondo de la pisada.

Acompañando a las pisadas hay una franja sinusoide de unos 12-14 cm de anchura que no solo se marca entre las huellas, sino que también las atraviesa (Figura 5B). La profundidad de la marca varía desde el principio de la rastrillada hasta el final, aunque nunca es tan profunda como las pisadas. Mientras que el primer tramo (entre 1PL12.-1 y 1PL12.1) solo se distingue por el cambio de color de la superficie de la roca, a partir de 1PL2.1 se reconoce entre las huellas como una depresión

más ancha que profunda, de base plana. En el interior de las pisadas la marca se reconoce porque deforma la base de las huellas. Las rebabas son anchas y bajas. La profundidad de las huellas aumenta a medida que el dinosaurio avanza pasando progresivamente de ser muy somera (1PL12.-1 del orden de un centímetro) a hundirse más de 10 cm (1PL12.8). La longitud de onda media es de 150 cm y la amplitud media de 24 cm. La línea sinusoidal (Figura 5C, D) es más irregular que las de Los Cayos y que la de Peñaportillo. Las marcas de cola del yacimiento del Corral del Totico (2TT) son muy cortas (Figura 2C, D) y no sirven para esta comparación. La relación entre la longitud de onda y la amplitud es de 6.25.

El fondo de todas las huellas de 1PL12 está tan deformado que, aunque se adivinan posibles marcas de dedos, nunca llegan a distinguirse lo suficiente como para dibujar sus contornos (Figura 6A). Los caracteres morfométricos de 1PL12 son los mismos que los de todas las huellas ornitópoda de 1PL, de manera que encajan en la definición de *Hadrosaurichnoides igeensis* Casanovas, Ezquerro, Fernández, Pérez-Lorente, Santafé y Torcida 1993, con la salvedad de que no conservan los detalles de las almohadillas de los dedos, ni las estrías interdactilares. Como en el holotipo y paratipo, en estas huellas no se eleva el barro entre los dedos, de manera que son como un círculo con todo su interior más hundido que la superficie de marcha.

La rastrillada corre paralela al límite de un grupo caótico de huellas ornitópoda (Pérez-Lorente *et al.*, 2001). El grupo está compuesto por una franja caótica de huellas de unos 5 metros de ancho que atraviesa el afloramiento, y por dos rastrilladas paralelas a sus bordes y que la flanquean (2PL1173 y 1PL12). Casanovas *et al.* (1993a) describieron el yacimiento y las características de la rastrillada 1PL12 como sigue: “... El pie es ligeramente más ancho que largo, pero sin llegar a la altura de la superficie de marcha, estrías interdactilares radiales, marcas de pezuñas en algunas de las huellas y rastrilladas estrechas”.

Casanovas *et al.* (1993c) atribuyen las huellas ornitópoda de 1PL, incluidas las de 1PL12 a *H. igeensis*, icnita caracterizada por ser ornitópoda grande, tan larga como ancha, marcas de pezuñas y tener el fondo plano.

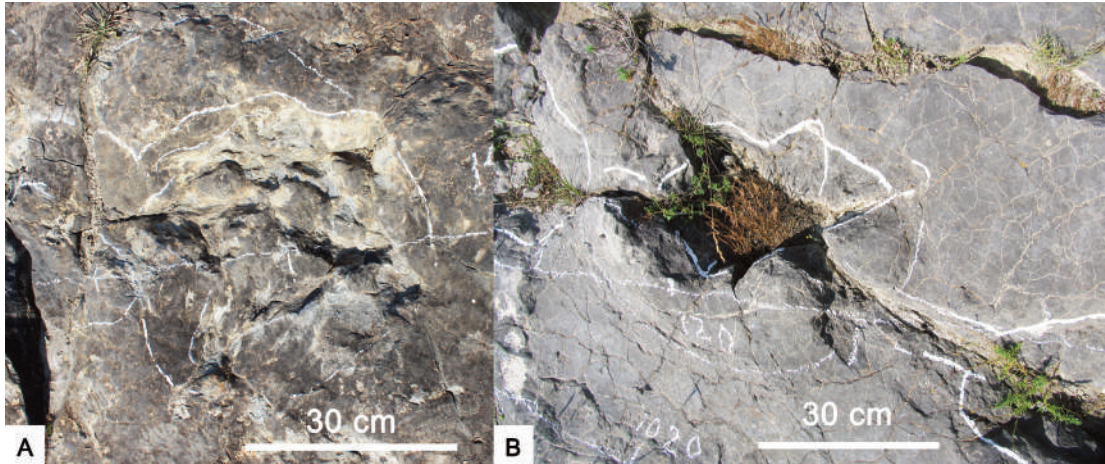


Figura 6. A) Estructuras irregulares en el interior de 1PL12.2. B) Acanaladura del rastro 5PL20 con sección en V y estría que recorre el fondo. La pisada central es 5PL(104)20.3x.

3.2.2. RASTRILLADA 5PL20

Está incluida en el sector 5PL del afloramiento (Figura 7). Las huellas están alargadas en la dirección de marcha, siguen la misma dirección y están asociadas a un canal sinuoso. Para el análisis de la rastrillada se han examinado todas las icnitas próximas a la acanaladura. Se eliminan las asociadas a otras rastrilladas y las que su dirección de marcha no es congruente con la de la acanaladura. Las huellas (Figura 6B) son profundas y penetran en el fondo más de 20 cm. Todas las huellas que se incluyen ahora en esta rastrillada fueron catalogadas como icnitas aisladas por Casanovas *et al.* (1997). No se asignaron a una rastrillada porque, aunque se puede considerar que están en una secuencia relativamente periódica, no hay estructuras biomórficas que permitan agruparlas. No se conoce el sentido de marcha del dinosaurio.

Las huellas no tienen marcas de ningún elemento anatómico distintivo del pie o de la mano. Son más anchas hacia el sentido que se ha considerado de marcha [de 5PL20.1 hacia 5PL(20)20.11]. En todo caso, las pisadas son más largas (entre 40 y 60 cm) que anchas (entre 25 y 45 cm). No hay criterios para saber si se imprime total o parcialmente el metapodio. No hay marcas de dedos, almohadillas ni de uñas. Las icnitas son estrechas, es posible que en ellas esté total o parcialmente impreso el metapodio. La rastrillada es estrecha (aunque más ancha que la de 1PL12). El índice z/l no es fiable porque la longitud medida de la pisada no se sabe que representa; con todo, aunque es congruente con extremidades gruesas, estas son más esbeltas que en 1PL12.

Si se analiza la separación entre las pisadas, se encuentra que hay concordancia entre la colocación y la distancia de muchas de las seleccionadas (Figura 8). La rastrillada 5PL20 estaría formada por una secuencia de 11 huellas de pie, a las que posiblemente acompañarían cuatro marcas de mano del mismo animal. La secuencia en la que se cumple tanto la colocación de las pisadas izquierda-derecha, como la regularidad en los pasos es la siguiente: 5PL(61)20.2, 5PL(112)20.3, 5PL(100)20.4, 5PL(99)20.5, 5PL(68)20.6, 5PL(140)20.7, 5PL(150)20.8, 5PL(25)20.9, 5PL(23)20.10, 5PL(20)20.11. Otras icnitas asociadas son 5PL20.1 al comienzo de la pista que no se había descrito, y cuatro huellas, menores que las anteriores, que asociamos a las marcas de las manos del mismo icnopoyeta: 5PL(104)20.3x, 5PL(141)20.6x, 5PL(53)20.7x, 5PL(139)20.10x (Figura 8A).

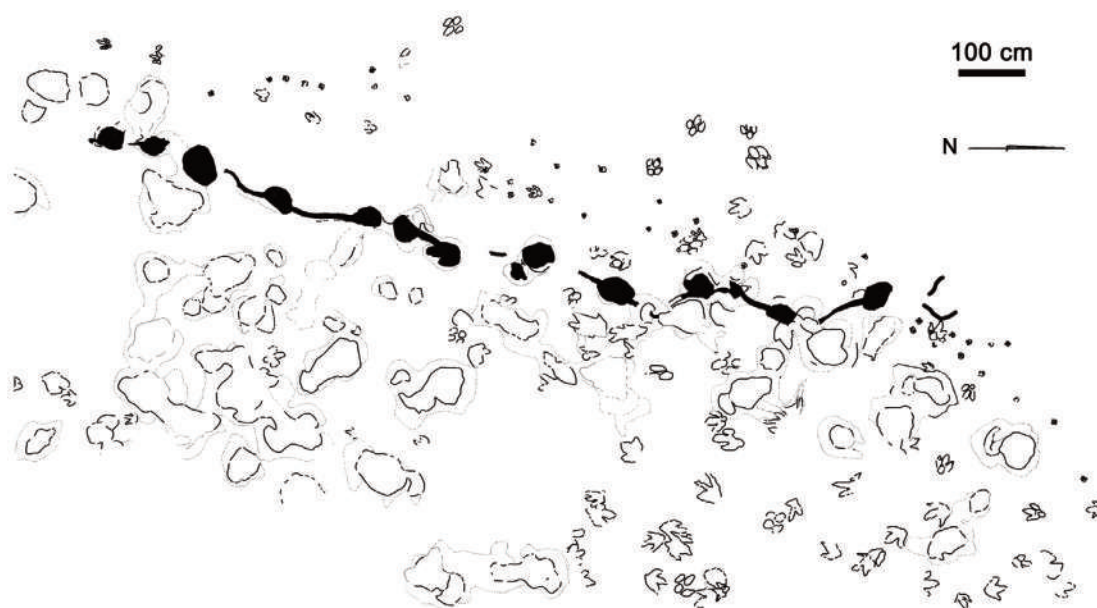


Figura 7. Cartografía de un sector del yacimiento de La Era del Peladillo (5PL) con la nueva rastrillada 5PL20 resaltada en negro.

La acanaladura sinusoide recorre toda la rastrillada y atraviesa las pisadas que la acompañan (Figura 8). La profundidad de la acanaladura no varía del principio al final del rastro. La marca es estrecha (Figura 6B) y su anchura oscila entre 4 y 9 cm, siendo la anchura media de algo menos de 6 cm. En el fondo de la acanaladura hay, en varios sectores de su trazado, una incisión longitudinal central que deja una estría más profunda. La longitud de onda media es de 300 cm y la amplitud es de 37 cm por lo que la relación entre ambas es de 8,4, teniendo en cuenta la anomalía del principio de la pista en la que el valor de la amplitud de rastrillada es el doble que en la parte media y final de esta. Es probable que la relación normal sea del orden de más de 10.

La marca de cola que acompaña a esta rastrillada no tiene sección con forma de U de fondo plano, sino marca de V con vértice apuntado. Según Pérez-Lorente y Herrero Gascón (2007) estos caracteres son de marcas de cola terópodos por lo que nos pronunciamos por un icnopoyeta terópodo. En los casos que hemos estudiado nosotros en los que la relación entre las pisadas y la marca de la cola es clara, las rastrilladas terópodos son más estrechas y la relación entre la longitud de onda y la amplitud del canal sinuoso es también mucho mayor.

3.2.3. RELACIÓN ENTRE LA LONGITUD DE ONDA Y LA AMPLITUD

Las marcas de cola de los dinosaurios bípedos se han asociado con actitudes de marcha, con la natación (entrada y salida del agua) y con la postura de parada (agachado). De todas ellas solo se ha probado que en las de marcha bípeda la traza de la cola es una acanaladura sinusoidal. Los casos probados con marcas de pies y cola son los siguientes:

- En el caso de parada los pies se colocan en paralelo y con indicaciones de la postura tales como: marcas del metatarso, de las manos, de la quilla y de la callosidad isquiática. Los trazos de cola solo se mantienen en el lugar en el que el dinosaurio se agacha (Ellenberger, 1970; Thulborn, 1990; Gierlinski *et al.*, 2009).

- En los casos en los que el dinosaurio está nadando, no se ha investigado el papel de la cola como aparato propulsor. Hay marcas de natación en dinosaurios en las que el aparato propulsor son las extremidades traseras (p. ej., Ezquerria *et al.*, 2007). Las marcas de cola fósiles subacuáticas de cocodrilos que se desplazan dentro del agua, al menos en La Rioja, no indican propulsión sino arrastre pasivo (Ezquerria y Pérez-Lorente, 2003).

- Finalmente, en el caso de marcha, relacionada con el movimiento en el que participan las extremidades posteriores (Figuras 1, 2, 5 y 8), el movimiento de la cola tiene que ser concordante con la cadencia de la cintura pelviana (Casanovas *et al.*, 1993b; Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007). Por lo tanto, y como se aprecia en muchos ejemplos, la longitud de onda de las marcas de la cola de los dinosaurios bípedos tiene que ser la misma que la longitud de las zancadas. Un inconveniente para este análisis es que muchos rastros descritos con marca de cola están solo con dos o tres pisadas.
- En algunos casos se han propuesto (Ellenberger, 1970) condiciones especiales en el desplazamiento de los icnopoyetas (entrada o salida del agua). Tampoco en esta posible modalidad hay indicadores del papel de la cola como elemento propulsor o pasivo.

En las rastrilladas asociadas con pisadas terópodos y ornitópodos (sensu Romero Molina *et al.*, 2003) la longitud de onda coincide con las zancadas y la amplitud oscila entre grande (ornitópodos) a casi inapreciable (terópodos). En 1PL12 (ornitópoda) la relación amplitud de onda/longitud de onda de la marca de la cola es casi de 0.1 (0.09), mientras que en 5PL20 es de 0.02. La asociación de marcas de cola con las pisadas puede ser de interés para estudiar la dinámica del movimiento del icnopoyeta, puesto que se analiza la marcha no a partir de dos puntos de apoyo (pisadas) sino de tres (Casanovas *et al.* 1993b; Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007).

4. CONCLUSIONES

Se añaden dos rastrilladas, una terópoda y otra ornitópoda, con marcas de cola al registro icnológico. El interés de estos tipos de rastilladas se basa en que hay muy pocas, como se aprecia en la relación mostrada con datos de La Rioja, y aportan datos sobre la dinámica de la progresión de los dinosaurios.

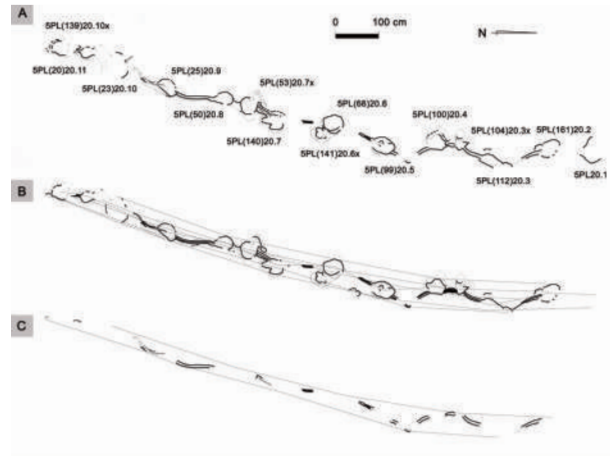


Figura 8. Rastro 5PL20. A) Nueva nomenclatura de las icnitas que la constituyen. B) Líneas auxiliares de la rastrillada. C) Marcas de cola y tangente a la amplitud máxima de la sinusoides.

En las marcas de 1PP12 y de 5PP20 se muestra la relación entre la longitud de onda de la marca de la cola con la zancada del rastro, lo que sirve para establecer los caracteres que deben regir las relaciones de las marcas de pies y cola de dinosaurios normalmente bípedos durante la marcha. Esto es una prueba de concordancia que sirve para probar que tanto las marcas de pie como las de la cola las deja el mismo animal. En caso contrario, o no son del mismo animal o el movimiento de la cola no coincide con el de la cintura pelviana y por lo tanto no son de marcha.

Además de las características que distinguen la asociación entre las icnitas terópodos y ornitópodos con las marcas de cola, se añade la de la diferencia entre la relación entre la amplitud y la longitud de onda sinusoide con unas y otras. La relación es mucho menor en los casos terópodos que en los ornitópodos.

Mientras que la marca de la suela de las pisadas ornitópodos (1PP12) es irregular en todas ellas y aumenta de profundidad con la progresión de marcha, las pisadas terópodos (5PP20) son muy profundas e irregulares. Se confirma la relación entre las marcas de cola y las rastrilladas con anomalías, que en estos casos debe estar influida por las condiciones del medio en el que se movían.

5. AGRADECIMIENTOS

Al Gobierno de La Rioja por la concesión de permisos para hacer investigación en el yacimiento y por asumir parte de la financiación de los campos y cursos de verano sobre huellas de dinosaurio de La Rioja, gracias a los cuales se han limpiado el yacimiento y se tomaron los datos precisos. La Universidad de La Rioja, también ha subvencionado la actividad anterior con cursos sobre paleoicnología impartidos al mismo tiempo y a los mismos asistentes. Damos también las gracias a los revisores E. Malafaia y L. Ibiricu por las correcciones y puntualizaciones al manuscrito original y por el tiempo que han dedicado a la revisión del trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, R.M. (1976). Estimates of speed of dinosaurs. *Nature*, 261, 129-130.
- ALONSO, A. y MAS, J.R. (1993). Control tectónico e influencia del eustatismo en la sedimentación del Cretácico de la cuenca de Los Cameros. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 17, 285-310.
- BEUTHER, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillas Schichten in Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten) (Spanien). *Beibefte Geologisches Jahrbuch*, 55, 103-121.
- BRANCAS, R., MARTÍNEZ, J. y BLASCHKE, J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. Gonzalo de Berceo. Diputación de Logroño, 2, 96 pp.
- BRAND, L. (1979). Field and laboratory studies on the Coconio Sandstone (Permian) vertebrate footprints and their paleoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 28, 25-38.
- CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993a). Huellas de dinosaurios palmeados y de terópodos en la "Era del Peladillo". *Igea (La Rioja)*. *Zubía*, 11, 14-53.
- CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993b). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 5, 9-133.

- CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993c). Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site (Igea, La Rioja, Spain). *Revue de Paleobiologie*, 7, 37-44.
- CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1995a). Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja. España). Primera nota. *Zubía*, 13, 83-101.
- CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, V. (1989). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de La Virgen del Campo., La Senoba y de Valdecevilla. *Ciencias de la Tierra*, 12, 190 pp.
- CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1995b). La Era del Peladillo 4 (La Rioja. España). En Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. In: Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 18, 45-52.
- CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1997). Pisadas de ornitópodos, terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo, 5 (La Rioja. España). *Zubía*, 15, 229-246.
- CASAS, A.M., MUÑOZ, A., TELLA, A. y LIESA, C.I. (2024). Magnetic surveying as proxy for defining cyclicity in thick sedimentary fillings. Application in the sedimentary Cretaceous Cameros Basin (N Spain). *Cretaceous Research*, 154. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105736>
- DALLA VECCHIA, F.M., TARLAO, A., TUNIS, G. y VENTURINI, S. (2000). New dinosaur track sites in the Albian (Early Cretaceous) of the Istrian Peninsula (Croatia). Part II – Paleontology. *Memorie di Scienze Geologiche*, 52, 227-292.
- DEMATHEIU, G., (1986). Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19, 327-333.
- DOUBLET, S. (2004). *Contrôles tectonique et climatique de l'enregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: le bassin de Cameros*. (doctoral thesis). Université de Bourgogne, 512 pp.
- DURANTEZ, O., SOLÉ, J., CASTIELLA, J. y VILLALOBOS, L. (1982). *Mapa geológico de España. Escala 1:50.000. Hoja nº 281. Cervera del Río Albama*. Instituto Geológico y Minero de España. Hoja y memoria.
- ELLENBERGER, P. (1970). Les niveaux paleontologiques de premiere apparition des Mammiferes primordiaux en Afrique du Sud et leur ichnologie. Etablissement de zones stratigraphiques detaillees dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Sud) (Trias superieur a Jurassique). Proc. *Second Gondwana Symposium South Africa, Pretoria, July to August 1970, Proceedings and Papers*, p. 343- 370.
- ELLENBERGER, P. (1974). Contribution a la classification des pistes de vertebrés du Trias: les types du Stormberg d'Afrique du Sud (Ileme partie: le Stromberg superieur. I Le biome de la zone B11 au niveau de moyeni: ses biocenosis). *Palaeovertebrata* (Mem. Extr.), 1-170.
- EZQUERRA, R., DOUBLET, S., COSTEUR, L., GALTON, P.M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2007). Were non-avian theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35, 507-510.
- EZQUERRA, R. y PÉREZ-LORENTE, F. (2003). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento de la Virgen del Campo (4LVC, Enciso. La Rioja. España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 215-224.
- GARCÍA-RAMOS, J.C., LIRES, J. y PIÑUELA, L. (2002). Dinosaurios: rutas por el Jurásico. *La voz de Asturias*, 204 pp.
- GARCÍA-RAMOS, J.C., PIÑUELA, L. y LIRES, J. (2004). *Guía del Jurásico de Asturias. Rutas por los yacimientos de huellas de dinosaurios*. Zinco comunicación, Gijón, 118 pp.
- GIERLINSKI, G., LOCKLEY, M.G. y NIEDZWIEDZKI, R. (2009). A distinctive crouching theropod trace from the Lower Jurassic of Poland. *Geological Quarterly*, 53, 471-476.
- HAUBOLD, H. (1971). *Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium*. En: *Handbuch der Paläoberpetologie*, Kuhn, O. (Ed.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 124 pp.

- HITCHCOCK, E. (1848). An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and specially of New England. *American Academy of arts and sciences memoir* (new series), 3, 129-256.
- HITCHCOCK, E. (1855). Shark remains from the coal formation of Illinois and bones and tracks from the Connecticut River Sandstone. *American Journal of Science*, 2, 20, 416-417.
- HITCHCOCK, E. (1858). *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footmarks. made to the government of the Commonwealth of Massachusetts*, Boston: William White. 1974 Natural Sciences of America Reprint by Arno Press, New York, 232 pp.
- HUNT, A.P. y LUCAS, S.G. (1998). Tetrapod ichnofaunas from the Lower Cretaceous of northeastern New Mexico, USA. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 163-167.
- JENNY, J., LE MARREC, A. y MONBARON, M. (1981). Les empreintes de pas de dinosauriens dans le Jurassique moyen du Haut Atlas central (Maroc): Nouveaux gisements et precisions stratigraphiques. *Geobios*, 14, 427-431.
- JIMÉNEZ VELA, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (2006-7). El corral del Totico. Dos nuevos yacimientos con pistas singulares (Enciso, La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 18-19, 115-144.
- KIM, J.Y. (2000). The value of the medial impressions in fossil trackways for determining direction of movement and body proportions. *Ichnos*, 7, 1-10.
- KIM, J.Y. y LOCKLEY, M.G. (2013). Review of Dinosaur Tail Traces. *Ichnos*, 3, 129-141.
- LEONARDI, G. (1987). *Glosary and Manual of Tetrapod footprint palaeoichnology*. Ministerio das Minas e Energia. Brasilia: Departamento nacional de Producao Mineral, 75 pp.
- MCKEE, E.D. (1947). Experiments on the development of tracks in fine crossbedded sand. *Journal of Sedimentary Petrology*, 17, 23-28.
- MCLARTY, J.A. y ESPERANTE, R. (2024). Stops and turns. Uncommonly preserved theropod locomotive behavior patterns in a Upper Cretaceous tracksite from Toro-Toro National Park, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, <https://doi.org/10.1016/j.james.2024.105011>
- MELÉNDEZ, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (1996). Comportamiento gregario aparente de dinosaurios condicionado por una deformación sinsedimentaria (Igea, La Rioja. España). *Estudios Geológicos*, 52, 77-82.
- MORATALLA, J., HERNÁN, J. y JIMÉNEZ, S. (2003). Los Cayos dinosaur tracksite: An overview on the Lower Cretaceous ichno-diversity of the Cameros Basin (Cornago, La Rioja province, Spain). *Ichnos*, 10, 2-4, 229-240.
- MORATALLA, J., SANZ, J.L. y JIMÉNEZ, S. (2001). El área de Los Cayos: nuevos afloramientos, diversidad y perspectiva (Cornago). *Estrato*, 13, 144-149.
- MUÑOZ, A., ANGULO, A., LIESA, C.L., LUZÓN, M.A., MAYAYO, M.J., PÉREZ, A., SORIA, A.R., VAL, V. y YUSTE, A. (2020). Periodicidad climática y datación astrocronológica del Grupo Enciso en la Cuenca oriental de Cameros. *Boletín Geológico y Minero*, 131, 243-268
- OLSEN, P.E. y RAINFORTH, E.C. (2003). The Early Jurassic ornithischian dinosaurian ichnogenus *Anomoepus*. En: *The Great Rift Valleys of Pangea in Eastern North America*, Letourneau, P.M., Olsen, P.E. (Eds.), Columbia University Press, New York, vol. 2, 314-368.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2001). *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Logroño: Fundación Patrimonio Paleontológico de la Rioja. 227 pp.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2003). Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*: Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2013). Las huellas de dinosaurio más modernas de Enciso (La Rioja, España). Yacimiento de Las Riscas. *Zubía*, 31, 211-222.
- PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Indiana University Press. 363 pp.

- PÉREZ-LORENTE, F., FERNÁNDEZ, A. y URUÑUELA, L. (1986). *Pisadas fósiles de dinosaurios. Algunos ejemplos de Enciso*. Gobierno de La Rioja, 34 pp.
- PÉREZ-LORENTE, F. y HERRERO GASCÓN, J. (2007). El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión de los pies en el barro y de arrastre de cola (Formación Villar del Arzobispo. Galve, Teruel, (España). *Revista Española de Paleontología*, 22, 157-174.
- PÉREZ-LORENTE, F., ROMERO-MOLINA, M.M., REQUETA, E., BLANCO, M. y CARO, S. (2001). Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. *Ciencias de la Tierra*, 24, 102 pp.
- REOLID, M., REOLID, J., LAITA, E., BOUTAKIOUT, M., MASROUR, M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2025). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic characterization of Upper Jurassic sedimentary sequences with dinosaur footprints of the M'Goun Geopark (High Atlas, Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 223. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2025.105539>
- ROMERO-MOLINA, M.M., PÉREZ-LORENTE, F. y RIVAS, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*, Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 13-32.
- STERNBERG, C.M. (1932). Dinosaur tracks from Peace River. British Columbia. *National Museum of Canada, annual report* (1930), 59-85.
- THULBORN, R.A. (1990). *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, 410 pp.
- TISCHER, G. (1966). Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in der nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Geologisches Jahrbuch Beibefte*, 44, 123-164.
- TORCIDA, F., MONTERO, D., HUERTA, P., IZQUIERDO, L.A., PÉREZ, G., PÉREZ-LORENTE, F. y URIEN, F.V. (2003). Rastro ornitópedo de andar cuadrúpedo con marca de cola. Cretácico inferior (Burgos. España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*, Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 109-118.
- VIERA, L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA, L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22.

