

Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios

Esperanza García-Ortiz de Landaluce¹ & Ignacio Díaz-Martínez^{2,3,4}

1. Universidad de León. Facultad de C.C. Biológicas y Ambientales. Campus de Vegazana s/n. 24071-León. cloessense@yahoo.es
2. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. Portillo, 3. 26586, Enciso. inaportu@hotmail.com
3. Edificio C. T. U. de la Universidad de La Rioja. Madre de Dios, 51. 26006, Logroño.
4. Grupo Aragosaurus, Universidad de Zaragoza, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza.

Abstract

La Rioja is one of the Spanish places with more number of dinosaur's footprints sites. This, together with other fossil evidences found in the area, give us information about local fauna, the environment in which they lived or their behaviour, what makes La Rioja a really interesting place for the study of these big extinct reptiles.

Palaeoethological studies with dinosaurs footprints are very important in order to understand better these animals (how they walked, their body position, etc.). In this paper we try to sum up the main sites from La Rioja in which different types of individual behaviour (turns, run, limp,...) and social behaviour (herds, hunting groups, etc.) were indicate.

Keywords: *paleoichnology, dinosaurs, paleoetology, Lower Cretaceous*

Palabras clave: *paleoicnología, dinosaurios, paleoetología, Cretácico Inferior*

1. Introducción

La Rioja es la región con mayor número de huellas de dinosaurio (icnitas) encontradas y documentadas de España y también una de las áreas más significativas del registro fósil mundial. Los yacimientos riojanos, al igual que los de

Burgos y la mayor parte de los de Soria, se encuentran dentro la Cuenca de Cameros y, en el caso de los de La Rioja, mayoritariamente pertenecen al intervalo Barremiense superior – Aptiense (Grupo Enciso; Martín-Closas et al. 1998). En la actualidad hay en torno a 125 yacimientos identificados, repartidos por cerca de

veinte municipios riojanos, lo cual supone un número de entre 9.000 y 10.000 icnitas catalogadas.

Las icnitas constituyen uno de restos indirectos más significativos a la hora de entender un poco mejor la Paleobiología de los dinosaurios. Paul (1988) dijo “Las huellas fósiles son extrañamente evocadoras porque capturan directamente los movimientos de los seres que alguna vez estuvieron vivos. Son lo más próximo a una película de dinosaurios que podemos tener”. Las icnitas proporcionan información acerca del tamaño, de la manera de desplazarse, la forma de sus extremidades, el ambiente en que vivían y su etología.

Bromley (1996) afirmó que integrantes de una misma especie o incluso el mismo individuo producen diferentes tipos de icnitas según su comportamiento; y a la inversa, dinosaurios de distintas especies dejan estructuras equivalentes cuando se comportan igual. El cambio de actividad se queda reflejado en los rastros. El comportamiento según Lockley (1991) se puede dividir en individual (andar, correr, trotar, nadar, etc.) y en social (manadas, grupos de caza, etc.).

El objetivo de este trabajo es analizar la información paleoetológica de los trabajos publicados hasta ahora sobre algunos de los yacimientos riojanos importantes y valorar su aportación al estudio paleobiológico de los dinosaurios.

2. Paleoetología

La ciencia que se encarga del estudio del comportamiento se denomina Etología (Slater 1988). Ésta se basa fundamentalmente en la observación directa de

los animales y la posterior descripción e interpretación de su modo de actuación. En el caso de animales extintos esta disciplina se denomina Paleoetología y es una rama de la Paleontología que utiliza el registro fósil para reconstruir patrones evolutivos de comportamiento en individuos o grupos de individuos.

El comportamiento o conducta se define como la respuesta observable de un organismo frente a un estímulo. Por lo tanto, y según esta definición, la mayoría de las deducciones acerca de los patrones de comportamiento de organismos extintos se tienen que plantear de modo indirecto. Según Boucot (1990), a las conclusiones directas sobre patrones de conducta extraídos del registro fósil se les llama “conductas congeladas”, y sobre todo se extraen de animales que se han conservado “en el acto” (íntactos), aunque hay realmente muy pocos ejemplos.

En lo que se refiere al comportamiento de los dinosaurios, los yacimientos riojanos han contribuido con numerosos ejemplos. Según Pérez-Lorente (2001), las huellas de dinosaurios se encuentran generalmente agrupadas y pueden ser producidas o bien por un solo tipo de animal o por mezcla de diferentes tipos. La asociación natural de huellas se llama icnocenosis. Las grandes acumulaciones de huellas se ven favorecidas por la presencia de un área propicia para registrar la actividad de los animales lo que ocurre, por ejemplo, en áreas donde el barro queda expuesto durante un prolongado período de tiempo (Lockley & Prince 1988). La presencia de huellas de profundidad diferentes en el mismo sitio se explica porque unas corresponden a animales que pasaron cuando el barro era más

blando y otras cuando éste estaba más consolidado (Pérez-Lorente 2001).

2.1 Comportamiento individual

2.1.1. Andar semiplantígrado

Los dinosaurios bípedos generalmente producen huellas digitígradas (Pérez-Lorente 1993) aunque en ocasiones dejan icnitas semiplantígradas (apoyo del metatarso). Kuban (1989) que llama a este tipo de icnitas “man tracks”, las interpreta proponiendo que el andar semiplantígrado es opcional en estos animales y que lo utilizarían para ganar estabilidad cuando se movían lentamente (búsqueda de alimento, acecho a una presa, etc.). Wade (1989) apunta que los canguros recurren a la colocación plantígrada del pie cuando se desplazan lentamente para ganar equilibrio. Este dato no es extrapolable a los dinosaurios, pero aporta una explicación a la formación de estas extrañas huellas. Una posibilidad sería que estas icnitas sean de dinosaurios cuya anatomía este adaptada al andar semiplantígrado (Kuban 1989). Otra podría estar relacionada con las condiciones del medio, de modo que el dinosaurio adoptase un apoyo semiplantígrado al moverse sobre sustratos con barro de muy baja viscosidad (Pérez-Lorente 1993). De este modo, el apoyo del metatarso aumentaría la superficie de contacto e implicaría menor coeficiente de penetración en el sedimento.

En cualquier caso, no todas las icnitas con marca de metatarso son producto del andar semiplantígrado. Puede quedarse impreso parte del mismo si penetra en el sustrato al estar el barro muy blando

(Aguirrezabala et al. 1980; Gates et al. 1999; Bromley 2001).

En el yacimiento de Las Losas (Enciso) hay un rastro terópodo en el que el andar es semiplantígrado (Figura 1.) al pasar por zonas de barro blando y digitígrado cuando el animal pisó en zonas con un sedimento más consistente (Romero-Molina et al. 2003). Otro ejemplo de rastro semiplantígrado se encuentra en el



Figura 1. Yacimiento de Las Losas (Enciso). Extraído de Romero-Molina et al. (2003). Ejemplo de icnitas semiplantígradas.

yacimiento de El Villar-Poyales (Enciso). En él se definió el icnotaxón *Theroplantigrada encisensis*, icnita terópoda caracterizada por presentar marca de membrana interdigital, marca del hallus (dedo I) e impresión del metatarso (Casanovas et al. 1993b).

2.1.2 Velocidad de desplazamiento

Lockley & Meyer (2000) afirman que el comportamiento individual de un dinosaurio se puede resumir en aspectos tan simples como andar, correr, acelerar y decelerar. Para la estimación de la velocidad a partir de las huellas se utilizan fórmulas propuestas por varios autores:

$V = 2,81736 z^{1,67} h^{-1,17}$; h (altura) y z (zancada) en metros, V (velocidad) en km/h (Alexander 1976). La fórmula tiene incluida la gravedad (g).

$V = 0,280263 z/h^{0,5}$; h y z en centímetros, V en km/h (Demathieu 1986).

Thulborn (1990) propone tres formas de andar condicionadas por la relación z/h (zancada/altura acetabular):

$$\begin{aligned} z/h &< 2.0 \\ 2 < z/h &< 2.9 \\ z/h &> 2.9 \end{aligned}$$

Estos índices estiman el estado biodinámico del dinosaurio en cuestión. Así, para $z/h < 2$ se considera que el animal va caminando, para $2 < z/h < 2.9$ el animal trota y para $z/h > 2.9$ se considera que el animal corre.

El área ocupada por el pie, es en parte función de la velocidad, de forma que a mayor velocidad le corresponde menor superficie de apoyo y a la inversa (Milàn 2006). Este hecho (Figura 2.) se observa en el yacimiento de La Torre 6 B en Igea (Viera y Torres 1995). Determinados estudios apuntan que cuando algunos dinosaurios aumentan su velocidad, su pista se estrecha (Thulborn 1990). Un ejemplo de esto se encuentra en el yacimiento de El Villar-Poyales (Enciso), que antes ha servido de ejemplo de andar semiplantigrado (Casanovas et al. 1993b). El rastro contiene más de 20 icnitas. Éstas al principio están separadas de la línea media del rastro – lo que sugiere andar lento – para, más adelante, colocarse una casi delante de la otra – aumento de velocidad

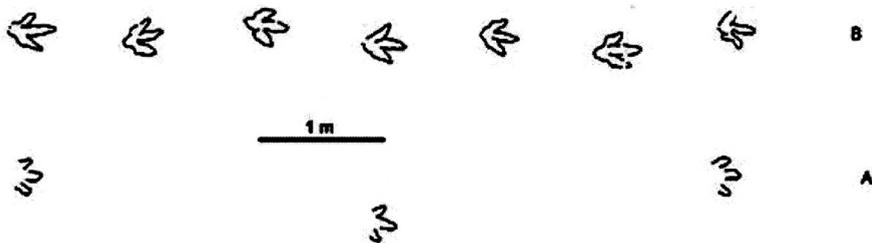


Figura 2. Yacimiento de La Torre 6 B en Igea. Extraído de Viera y Torres (1995). Comparación entre un rastro en el que el dinosaurio corría A) y otro en el que andaba B).

-. Dicho de otra manera el rastro se estrecha debido a que aumenta de velocidad (Pérez-Lorente et al. 2001).

2.1.3 Giro y cojera

Son relativamente pocos los casos conocidos de dinosaurios donde se vean giros bruscos (Lockley 1991) pero prácticamente en cualquier yacimiento de grandes dimensiones con rastros de varias huellas y continuos, es habitual que cambie la dirección de las pistas. En La Rioja hay bastantes yacimientos con ejemplos de estos giros. Dos de los más importantes son Las Losas (ejemplo también de andar semiplantígrado) y Valdecevilla en Enciso (Casanovas et al. 1989). En el primero se ven muchos rastros girando (Figura 3.). En el segundo se observa un rastro de huellas saurópodos que gira hasta desaparecer del yacimiento debajo de otros estratos, para aparecer de nuevo más adelante.

Lockley et al. (1994b) recopilaron varios rastros de dinosaurios que muestran evidencias de cojera y los compararon con un rastro humano que muestra la misma problemática. El resultado fue una gran similitud entre ambos tipos de pistas. Lo característico en estos rastros es la alternancia de “paso largo” y “paso corto”. También cabe destacar que para el dinosaurio es más fácil y descansado apoyar el pie sano que con el enfermo, con lo que se generarían icnitas sustancialmente diferentes entre ambos pies. En el caso del yacimiento de Valdeté (Préjano)-formado por 11 huellas tridáctilas- se observó que el valor del paso derecha-izquierda es un 13% más corto que el valor izquierda-derecha (Figura 4.) (Lockley

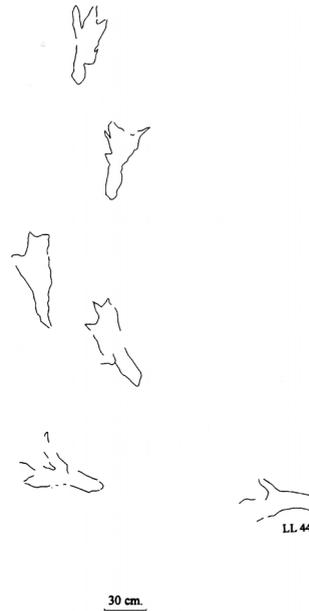


Figura 3. Yacimiento de Las Losas (Enciso). Extraído de Romero-Molina et al. (2003). Ejemplo de un rastro que gira a la derecha.

et al. 1994). Esto, según Moratalla et al. (1997), sugiere que este dinosaurio marchaba cojeando ligeramente. Sin embargo, este tipo de comportamiento ha sido discutido por Pérez-Lorente (2003b) ya que, según el autor, para demostrar que existe cojera se necesitan rastros relativamente largos porque todos son en mayor o menor medida sinuosos (pasos largos o izquierdos según el segmento que se analice). También señala la dificultad de separar cojera de lateralidad cuando la diferencia entre los pasos es pequeña. Hay ejemplos (Ishigaki 1986) de dinosaurios cojos que además de mostrar variación entre la longitud de los pasos, muestran icnitas con malformaciones en

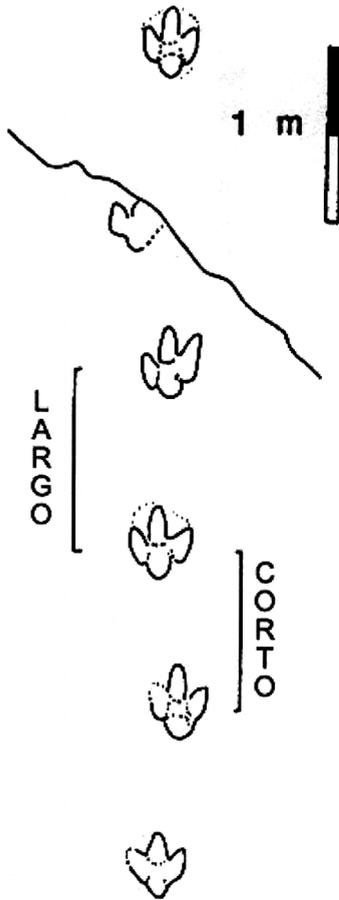


Figura 4. Yacimiento de Valdete (Préjano).
Extraído de Lockley et al. (1994b). Rastro dejado
por un dinosaurio con cojera.

uno de sus pies que se siguen a lo largo
del rastro.

2.1.4 Natación

La posibilidad de que la icnología apoye la hipótesis de que los dinosaurios pudiesen nadar arranca desde el trabajo de Bird (1944), que interpretó un rastro

de saurópodo del Cretácico Inferior de Texas (EEUU) -en el que únicamente había huellas de manos- como claro ejemplo de un dinosaurio nadando. Ishigaki (1989) interpretó de la misma manera un rastro similar de Marruecos. Lockley & Conrad (1989) y Lockley & Rice (1990) entre otros, interpretan los rastros formados solo por icnitas de manos como producto de una preservación diferencial de las improntas de manos y pies en base al fenómeno de “undertracks”.

En lo que a rastros bípedos se refiere Ellemerger (1974) estudió varias pistas en las capas del Stormberg (Lesotho) y las interpretó como marcas dejadas por dinosaurios que se desplazaban en el curso de un río, salían por sus márgenes y andaban después por tierra firme. Describe: a) rastros cuadrúpedos que pasan a bípedos; b) estructuras de deslizamiento; c) aparición y desaparición de rastros en relación con el espesor de la lámina de agua; y d) cambio en el mismo rastro de huellas digitígradas a semiplantígradas. En el yacimiento riojano de El Villar-Poyales (Casanovas et al. 1993b; Pérez-Lorente et al. 2001) hay un rastro que comienza con huellas bien marcadas, lo que sugiere que el dinosaurio pisó el suelo con normalidad; en las siguientes pisadas aumenta la irregularidad para terminar con señales de arrastre de las uñas dejadas por ambas extremidades. Al igual que en Stormberg, se interpreta como el rastro de un dinosaurio que empieza a flotar a medida que entra en una zona con mayor lámina de agua, pasando a nadar después de las últimas marcas producidas únicamente por uñas (Pérez-Lorente 2003a). En el yacimiento de la Virgen del Campo (Enciso) se encuentra un rastro

de 12 grupos de estrías (uñadas) producidas por el arrastre de las garras de un dinosaurio por la superficie del substrato (Ezquerro et al. 2007), lo que demuestra que los dinosaurios terópodos podrían nadar (Figura 5.).

2.2 Comportamiento social

Pérez-Lorente (2003a) sugiere que si en un yacimiento pequeño hay solo una pista de dinosaurio, no implica necesariamente que éste anduviese solo; y, por el contrario, si en un yacimiento pequeño hay sólo un tipo de icnita no significa que no hubiese otros tipos de dinosaurios en la misma zona y en el mismo tiempo.

2.2.1 Saurópodos

Los paleoicnólogos aceptan desde hace mucho tiempo que los dinosaurios saurópodos se movían en grandes grupos sociales. Bird (1941) escribió “Otras pistas indican que no menos de una docena de saurópodos cruzaron esta área. Todos se desplazaban en la misma dirección, como una manada...”

El total de rastros saurópodos cretácicos estudiados en España hasta el 2003 era de 56. De ellos, 44 se encuentran asociados con otros o incluso en zonas en las que las pisadas de saurópodos se superponen unas a otras. Los 12 restantes parecen aislados pero hay que señalar que los afloramientos suelen ser pequeños o estrechos de manera que los dinosaurios que los produjeron pudieron ser tanto individuos solitarios como formar parte de manadas (Pérez-Lorente 2003a).

En el yacimiento de la Era del Peladillo, en el término municipal de Igea, se ha

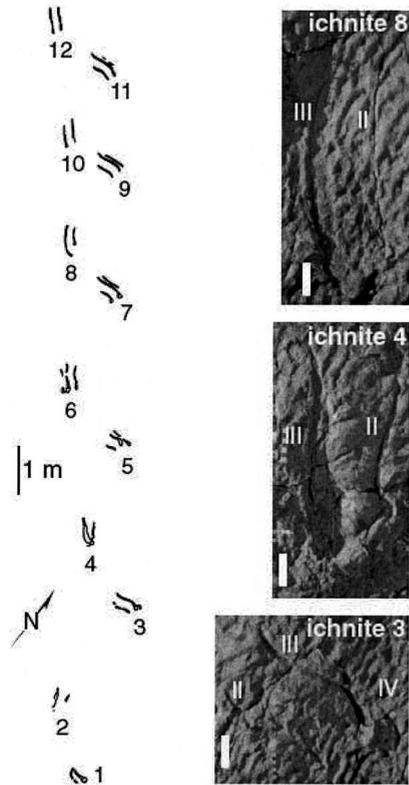


Figura 5. Yacimiento de Virgen del Campo (Enciso). Extraído de Ezquerro et al. (2007). Huellas de un dinosaurio terópodo nadando.

descrito uno de los principales ejemplos de comportamiento gregario en dinosaurios saurópodos (Figura 6.). Desde el yacimiento 2PL hasta el 6PL incluido hay gran cantidad de pisadas saurópodas dispuestas en todas direcciones y sentidos, semejante a lo que dejaría una manada de gran tamaño (Pérez-Lorente et al. 2001). Los rastros estudiados en este caso son de vía ancha, que se identifican con el icnogénero *Brontopodus* (los pies no pisan la línea media de la pista) (Farlow 1992; Lockley et al. 1994a).

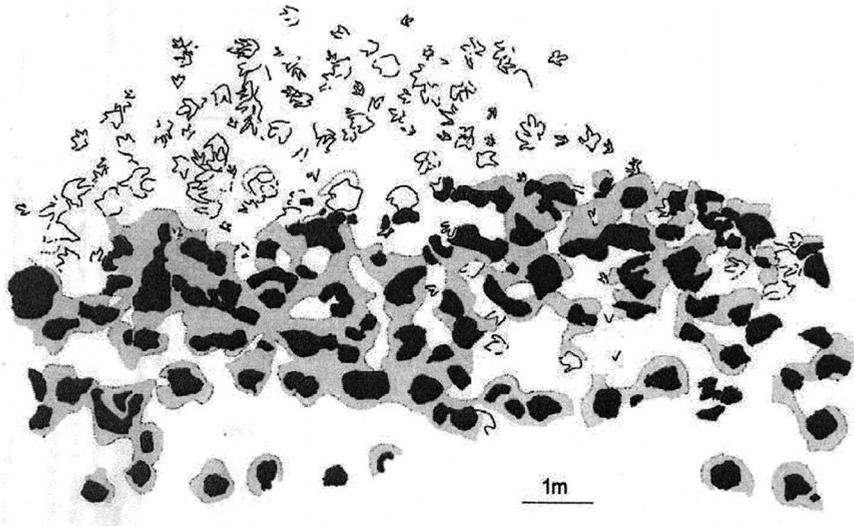


Figura 6. Yacimiento de La Era del Peladillo (Igea). Extraído de Pérez-Lorente et al. (2001). Ejemplo de una manada de dinosaurios saurópodos.

2.2.2 Ornitópodos

No existen demasiados ejemplos de rastros de dinosaurios ornitópodos que sugieran comportamiento gregario. Se pueden destacar dos: las del Cretácico de Canadá y las del Cretácico de Corea. Las primeras son unos 12 rastros de huellas ornitópodos caminando en la misma dirección y sentido con una separación de unos 2 metros entre ellos (Currie 1983). Las huellas del Cretácico de Corea se ordenaban en unos 20 rastros también ornitópodos y se desplazaban en la misma dirección y sentido (Lockley 1991).

En el yacimiento de la Era del Peladillo (Igea) existen icnitas que sugieren comportamiento gregario en dinosaurios ornitópodos (Pérez-Lorente et al. 2001). Estas icnitas denominadas *Hadrosaurichnoides igeensis* ocupan una franja de unos 5 metros que cruza el afloramiento.

A los lados se encuentran las pistas 1PL12 y 2PL173 que podrían flanquear la manada. Las huellas se dirigen en todas direcciones como si el grupo estuviera haciendo una parada en el lugar, pero su orientación da un máximo destacado. No obstante, la manada vino y se fue con la misma dirección y sentido que las rastreadas que la flanquean (Pérez-Lorente et al. 2001).

El yacimiento de Valdevajes en Cervera del Río Alhama ha sido objeto de varios estudios icnológicos. Se trata de 8 rastros de huellas pequeñas que se dirigen en una misma dirección y sentido. Aguirrezabala et al. (1985) asignaron las huellas al género *Hypsilophodon*, mientras que Casanovas-Cladellas et al. (1991) sugieren que son huellas terópodos. Por el contrario Moratalla et al. (1997) piensan que las produjeron ornitópodos hypsilodóntidos, algo en lo que están de acuerdo.

2.2.3 Terópodos

Una posible evidencia del comportamiento gregario de dinosaurios terópodos se encuentra en el yacimiento Era del Peladillo 1 (Igea) en el que se observan 3 rastros paralelos bastante largos (1PL10 = 9 metros; 1PL9 = 17 metros y 1PL8 = 20 metros) separados entre sí por unos pocos metros. Según Pérez-Lorente et al. (2001) se trata probablemente ante un grupo de terópodos con pocos individuos, que caminan hacia el mismo lado, pero sin densidad suficiente de individuos para ser considerado manada. La Senoba (Enciso) presenta 11 rastros terópodos que siguen la misma dirección, pero sentido diferente (6 van en un sentido y 5 en el opuesto). En este caso el yacimiento es pequeño para obtener más conclusiones.

En el Yacimiento de Los Cayos "A" (Cornago), aparecen 36 rastros y numerosas huellas aisladas, constituyendo un total de 425 icnitas (Moratalla et al. 1997). Un 86% de los rastros presentan el mismo sentido de progresión hacia el oeste, mientras que el resto lo hace hacia el este, lo cual sugiere que al menos parte de los mismos fueron causados por un grupo gregario de terópodos marchando. Los dos sentidos de progresión predominantes implican un patrón bidireccional cuya causa es difícil de estimar pero podría relacionarse con las condiciones paleobiogeográficas del yacimiento ya que en llanuras costeras o fluviales existe preferencia estadística a moverse paralelamente a los márgenes (Moratalla et al. 1997).

Finalmente, Pérez-Lorente et al.

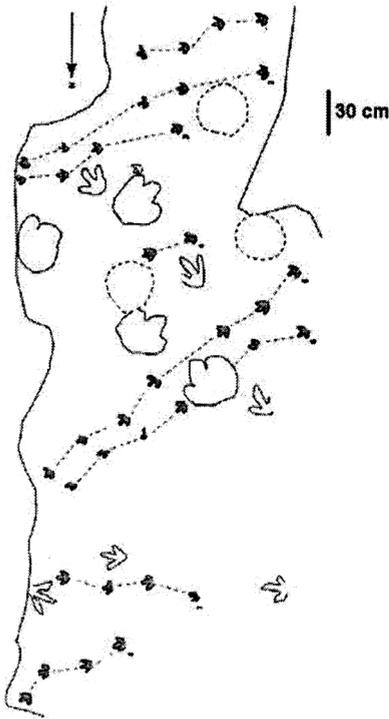


Figura 7. Yacimiento de Valdevajes (Cervera del Rio Alhama). Extraído de Lockley & Meyer (2000) Manada de dinosaurios ornitópodos.

do también Lockley & Meyer (2000) que las atribuye a *hypsilophodóntidos* o *dryosauridos* (Figura 7).

Finalmente, en el Barranco de Valdecevilla (Casanovas et al. 1989; Pérez-Lorente et al. 2001) citan una asociación de tres rastros que cruzan el afloramiento sin icnitas semejantes a su alrededor. Interpretan esta asociación como un grupo parental de 3 ornitópodos con dos individuos adultos en los lados y uno pequeño en el centro.



Figura 8. Yacimiento de Peñaportillo (Munilla). Extraído de Pérez-Lorente et al. (2001). Rastros de huellas terópodos paralelos.

(2001) apuntan que cinco rastros de dinosaurios carnívoros de Peñaportillo (Munilla) podrían ser de un grupo parental. Tres de las rastrilladas (PP147, PP148 y PP149) son del mismo tipo y talla (dinosaurios pequeños) y van en la misma dirección y sentido (Figura 8.). Paralelos a estos rastros e intercalados con ellos, caminan otros dos dinosaurios de mayor envergadura (PP144 y PP145).

3. Conclusiones

La Rioja posee yacimientos icnológicos importantes en lo que a su contenido paleoetológico se refiere. Los datos que se obtienen de los estudios realizados en algunos yacimientos seleccionados, apoyan y proporcionan nuevas ideas, actualmente admitidas, para el comportamiento de los dinosaurios:

1. Comportamiento individual:

a) Andar semiplantígrado: Yacimientos de Las Losas (Enciso) y El Villar-Poyales (Enciso).

b) Variación de velocidad: Yacimientos de El Villar-Poyales (Enciso) y La Torre (Igea).

c) Giro y cojera: Yacimientos de Las Losas (Enciso), Barranco de Valdecevilla (Enciso) y Valdeté (Préjano).

d) Natación: Yacimientos del Villar-Poyales (Enciso) y Virgen del Campo (Enciso).

2. Comportamiento social:

a) Saurópodos: Yacimiento de la Era del Peladillo (Igea).

b) Ornitópodos: Yacimientos de la Era del Peladillo (Igea), Barranco de Valdecevilla (Enciso) y de Valdevajes (Cervera del Río Alhama).

c) Terópodos: Yacimientos de La Senoba (Enciso), la Era del Peladillo (Igea), Los Cayos (Cornago) y Peñaportillo (Munilla).

El yacimiento de La Virgen del Campo además es el primero en el que se demuestra de forma inequívoca que los dinosaurios terópodos nadaban.

Agradecimientos

Agradecemos a Félix Pérez-Lorente su ayuda y correcciones en el manuscrito original, así como las posteriores correcciones de Luis Alcalá y del otro revisor anónimo destinado por la Organización. Ignacio Díaz-Martínez agradece a la Fundación Patrimonio Paleontológico la beca Maderas Garnica gracias a la cual desarrolla su investigación en el campo de la Paleocnología en La Rioja.

Bibliografía

- Aguirrezabala, L. M. y Viera, L. I. 1980. Icnitas de dinosaurio en Bretún (Soria). *Munibe*. 32 (3-4): 257- 279.
- Aguirrezabala, L. M., Torres, J. A. & Viera, L. I. 1985. El weald de Igea (Camereros-La Rioja). *Sedimentología, Bioestratigrafía y Paleocnología de grandes reptiles (Dinosaurios)*. *Munibe*. 37: 111-138.
- Alexander, R. M. 1976. Estimates of speed of dinosaurs. *Nature*. 261: 129-130.
- Bird, W. 1941. A dinosaur walk into the museum. *Natural History*. 72(2): 74-81.
- Bird, R. T. 1944. Did Brontosaurus ever walk on land? *Natural History*. 53: 61-67.
- Boucot, A. J. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. 1-725 pp. Ed. Elsevier (Ed).
- Bromley, R. G. 1996. *Trace Fossils*, 2nd edition. 1-361 pp. Chapman y Hall, London (Ed.).
- Bromley, R. G. 2001. Tetrapod tracks deeply set in unsuitable substrates: Recent musk oxen in fluid earth (East Greenland) and Pleistocene caprines in eolian sand (Mallorca). *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 48: 209-215.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V. & Torcida, F. 1993a. Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2 (La Rioja, España). *Zubia (monográfico)*. 5: 9-133.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J. V. & Torcida, F. 1993b. Icnitas digitigradas y plantigradas de dinosaurios en el afloramiento de El Villar-Poyales (La Rioja, España). *Zubia (monográfico)*. 5: 135-163.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé, J. V. 1989. Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de La Virgen del Campo. *Ciencias de la Tierra*. 12: 1-190.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé, J. V. 1998. Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubia* 16: 117-152.
- Casanovas-Cladellas, M. L., Fernández-Ortega, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé-Llopis J. V. 1991. Icnitas de dinosaurios de Valdevajes (La Rioja). *Revista Española de Paleontología*. 7 : 97-99.
- Coombs, W. P. 1980. Swimming ability of carnivorous dinosaurs. *Science*. 207: 1198- 1200.
- Currie, P. J. 1983. Hadrosaur trackways from the Lower Cretaceous of Canada. *Acta Palaeontologica Polonica*. Second International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. *Jadwisin*, 1981. 28: 63-73.

- Demathieu, G. R. 1986. Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*. 19: 327-333.
- Ellemerger, P. 1974. Contribution a la classification des pistes de vertébrés du Trias: les types de Stormberg d'Afrique du Sud (Ileme partie: le Stromberg supérieur). I Le biome de la zone B1 au niveau de moyen: ses biocenosis). *Pa-leovertebrata*. (Mem. Extr.): 1-170.
- Ezquerria, R., Doublet, S., Costeur, L., Galton, P. M. & 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(6): 507-510.
- Farlow, J. 1992. Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records. *Zubía* 10: 89-138.
- Gatesy, S. M., Middleton, K. M., Jenkins, F. A. & Shubin, N. H. 1999. Threedimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*. 399: 141-144.
- Ishigaki, S. 1986. Dinosaur footprints of the Atlas Montains. *Nature Study*. 32: 6-9.
- Ishigaki, S. 1989. Footprints of swimming sauropods from Morocco. Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds). In: *Dinosaur Tracks and Traces*. 83-86. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kuban, G. 1989. Elongate dinosaur tracks. Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds). In: *Dinosaur Tracks and Traces*. 57-72. Cambridge. Cambridge University Press (Ed.).
- Lockley, M. G. 1991. Tracking Dinosaurs: a new look at an ancient world. 1-238. Cambridge. Cambridge University Press (Ed).
- Lockley, M. G. y Conrad, K., 1989. The Paleoenvironmental Context, Preservation and Paleoecological Significance of Dinosaur Tracksites in the Western USA. In: *Dinosaur Tracks and Traces*. Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge. 121-134.
- Lockley, M. & Meyer, C. 2000. Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe. 1-323. New York. Columbia University Press (Ed).
- Lockley, M. G. & Prince, N. K. 1988. The Purgatoire valley dinosaur tracksite region (Geol. Soc. Am. field guide for centennial meeting). Colorado School of Mines Professional Contributions. 12: 275-287.
- Lockley, M. G. y Rice, A., 1990. Did Brontosaurus ever swim out to sea? Evidence from brontosaurus and other dinosaur footprints. *Ichnos* 1: 81-90.
- Lockley, M. G., Farlow, J. O. & Meyer, Ch. A. 1994a. Brontopodus and Parabrontopodus ichnogen. nov. and the significance of wide - and narrow - gauge sauropod trackways. *Gaia*. 10: 135-145.
- Lockley, M. G., Hunt, A. P., Moratalla, J. J. & Masukawa, M. 1994b. Limping dinosaurs? Trackway evidence for anomalous gaits. *Ichnos*. 3: 193-202.
- Martín-Closas, C. & Alonso-Millán, A. 1998. *Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica)* *Revista de la Sociedad Geológica de España*. 11(3-4): 253-269.
- Milán, J. 2006. Variations in the morphology of Emu (*Dromaius novaehollandiae*) tracks reflecting differences in

walking pattern and substrate consistency: ichnotaxonomic implications. *Palaeontology*. 49: 405-420.

Moratalla, J., Sanz, J. L. & Jiménez, S. 1997. Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleontológicos. 1-175. Gobierno de La Rioja, Consejería de Educación, Cultura, Juventud y Deportes; e Iberdrola, Sección de Minerología y Paleontología (Ed).

Paul, G. S. 1988. Predatory dinosaurs of the world. 1-464. New York. Simon and Schuster (Ed.).

Pérez-Lorente, F. 1993. Dinosaurios plantígrados en La Rioja. Zúbia (monográfico). 5: 189-228.

Pérez-Lorente, F. 2001. Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja. 1-227. Gobierno de La Rioja (Ed.).

Pérez-Lorente, F. 2003a. Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. Pérez-Lorente, F. (Ed). In: Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos en España. 161-214. Ciencias de la Tierra, 26. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño.

Pérez-Lorente, F. 2003b. Aportaciones de los yacimientos de la Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España). Pérez-Lorente, F. (Ed). In: Dinosaurios y otros

Reptiles Mesozoicos en España. 161-214. Ciencias de la Tierra, 26. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño.

Pérez-Lorente, F., Romero-Molina, M^a. M., Requeta, E., Blanco, M. & Caro, S. 2001. Dinosaurios. Introducción y Análisis de algunos Yacimientos de sus Huellas en La Rioja. 1-102. Logroño. Instituto de Estudios Riojanos (Ed.).

Romero-Molina, M. M., Sarjeant, W. A. S., Pérez-Lorente, F., López, A. & Requeta, E. 2003. Orientation and characteristics of theropod trackways from the Las Losas Palaeoichnological site (La Rioja, Spain). *Ichnos*. 10: 241-254.

Slater, P. J. B. 1988. Introducción a la Etología. 1-230. Barcelona. Editorial Crítica, Grupo editorial Grijalbo (Ed.).

Thulborn, T. 1990. Dinosaur tracks. 1-410. Chapman and Hall (Eds.).

Viera L. J. & Torres J. A. 1995. Análisis comparativo sobre dos rastros de Dinosaurios Theropodos: Forma de marcha y velocidad. *Munibe*. 47: 53-56.

Wade, M. 1989. The Stance of Dinosaur and the Cossack Dancer Syndrome. Gillette, D. D. & Lockley, M. G. (Eds). In *Dinosaur Tracks and Traces*. 73-82. Cambridge. Cambridge University Press (Ed.).