

REVISIÓN DE LAS HUELLAS TERÓPODAS, ORNITÓPODAS Y SAURÓPODAS DE MAYOR Y MENOR TAMAÑO DE LA RIOJA (ESPAÑA) Y SU COMPARACIÓN CON EL REGISTRO MUNDIAL: LOS GUINNESS WORLD RECORD

Revision of the biggest and smallest theropod,
ornithopod and sauropod footprints of La Rioja
(Spain) and its comparison with the world record:
the Guinness World Record

Esperanza García-Ortiz de Landaluce¹, José Manuel Ortega-Girela², Alberto Hurtado-Reyes³ & Ignacio Díaz-Martínez^{4,5,6}

¹Universidad de León. Área de Paleontología. Departamento de Geografía y Geología. Facultad de Filosofía y Letras. Campus de Vegazana s/n. 24071-León. E-mail: cloessense@yahoo.es

²Avda. Los Almendros nº 55, C.P. 18198 – Huétor Vega, (Granada)

³C/Moraleda, nº16. C.P. 18198 – Huétor Vega (Granada)

⁴Edificio C.T.U. de la Universidad de La Rioja. Madre de Dios, 51. 26006, Logroño

⁵Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. Portillo, 3. 26586, Enciso (La Rioja)

⁶Grupo Aragosaurus, Universidad de Zaragoza, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, Pedro Cerbuna, 12. 50009, Zaragoza

RESUMEN

La Cuenca de Cameros es uno de los lugares de Europa con mayor número de icnitas de dinosaurio estudiadas. En el sector riojano de la cuenca, hay más 10.000 huellas catalogadas entre saurópodos, terópodos y ornitópodos en los Grupos Oncala, Urbión y Enciso (Berriasiense-Aptiense).

El tamaño de las icnitas está condicionado tanto por la forma del pie del icnopoyeta como por otros factores externos a él (causas intrínsecas, extrínsecas, relación entre el nivel estratigráfico en el que se observan las icnitas y el nivel donde pisó el animal y se dibujó la línea de contorno).

Las icnitas más grandes de La Rioja miden 70, 80 y 86 cm y las más pequeñas 12, 9 y 17,5 cm, y en el registro mundial las icnitas de mayor tamaño son de 90, 101 y 125 cm, y las de menor 2, 2,5 y 12 cm (huellas terópodos, ornitópodos y saurópodos respectivamente).

Para comparar los dinosaurios más grandes del mundo (*Amphicoelias*, *Zhuchengosaurus* y *Spinosaurus*) con las icnitas de mayor tamaño, se han utilizado ecuaciones alométricas y morfométricas (cf. Thulborn, 1990). Mediante estas fórmulas se estima la altura acetabular del dinosaurio a partir de la longitud (o la anchura) de la huella.

Palabras clave: Paleoicnología, Dinosaurios, La Rioja, tamaño extremo, ornitópodos, saurópodos, terópodos.

ABSTRACT

Cameros Basin is one of the places in Europe with more dinosaur footprints studied. There are over 10,000 tracks listed of sauropods, theropods and ornithopods belonging to the Oncala, Urbión and Enciso Groups (Berriasian-Aptian) in La Rioja's area of the basin.

The size of the footprints is determined by the morphology of the trackmaker's foot and by other external factors (intrinsic and extrinsic causes, stratigraphic relationship between the level in which tracks appear and the level where the animal stepped on and drew the outline).

The biggest footprints of La Rioja measure 70, 80 and 86 cm and the smallest 12, 9 and 17,5 cm, and the biggest of the world record measure 90, 101 and 125 cm, and the smallest 2, 2,5 and 12 cm (theropod, ornithopod and sauropod footprints respectively).

To compare the world's biggest dinosaurs (*Amphicoelias*, *Zhuchengosaurus* and *Spinosaurus*) with the biggest footprints, morphometric and allometric equations (cf. Thulborn, 1990) have been used. By means of these formulas it is estimated the hip height of the dinosaur from the length (or width) of the track.

Keywords: Paleoichnology, Dinosaurs, La Rioja, extreme size, ornithopods, sauropods, theropods.

INTRODUCCIÓN

La Cuenca de Cameros es un lugar privilegiado para el estudio de las huellas de dinosaurio. Se han publicado más de 150 yacimientos (Pérez-Lorente, 2003) entre La Rioja, Burgos y Soria. En el sector riojano de la Cuenca hay más de 10.000 icnitas catalogadas en unos 120 yacimientos con densidad variable de pisadas. Se han descrito superficies con una sola huella (Sol de la Pita, Préjano), pero también las hay con miles de ellas (La Era del Peladillo, Igea). Los yacimientos pertenecen a los Grupos Oncala, Urbión y Enciso (Berriasiense-Aptiense).

Se han encontrado principalmente huellas de dinosaurio saurópodos, ornitópodos y terópodos. El rango de tamaño de las icnitas de La Rioja oscila desde los 9 cm de la huella más pequeña, a 86 cm de la más grande. En el registro mundial este rango se amplía y se encuentran huellas desde 2 cm hasta 1,25 m.

Amphicoelias frillimus Cope, 1878 (saurópodo), *Zhuchengosaurus maximus* Zhao, Li, Han, Hao, Liu, Li, y Fang, 2007 (ornitópodo) y *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915 (terópodo), se consideran los dinosaurios más grandes del mundo. Para comparar estos dinosaurios con las huellas más grandes encontradas, se pueden utilizar las ecuaciones alométricas y morfométricas propuestas por Alexander (1976), Lockley et al. (1986), Ishigaki (1988) y Thulborn (1989, 1990). Con estas fórmulas se calcula la altura acetabular del icnopoyeta a partir de medidas tomadas en las huellas.

En este trabajo se recopila y sintetiza la información sobre las icnitas de dinosaurio de mayor y de menor tamaño correspondientes a cada uno de los icnogrupos presentes en La Rioja. Así mismo, se comparan estos datos con los del registro mundial. Por último se estima la altura acetabular de los icnopoyetas de las huellas gigantes mediante cálculos biomórficos y se comparan estos datos con las medidas de los dinosaurios de mayor tamaño.

PROBLEMÁTICA

En la forma y el tamaño de las huellas de dinosaurio influyen muchos factores. Thulborn (1990), Moratalla et al., (1997b) y Díaz-Martínez et al. (en prensa), entre otros, sugieren que la forma de las icnitas está condicionada por: el tipo de dinosaurio y su comportamiento (causas intrínsecas); por las propiedades físicas del sustrato, las interferencias de rastros, los procesos sedimentarios y la preservación de la roca (causas extrínsecas); y la relación entre el nivel estratigráfico en el que se observan las icnitas y el nivel donde pisó el animal (calcos, huellas reales...). Otra variable que puede alterar el tamaño de una huella es el dibujo de la línea de contorno (Thulborn, 1990) ya que varios investigadores reconocidos ante la misma huella dibujaron líneas de contorno diferentes y por lo tanto los datos de cada uno fueron distintos.

Además, no es siempre fácil asignar una huella a un icnogrupos. En icnitas tridáctilas pequeñas es difícil diferenciar los caracteres terópodos de

ornitópodos, al igual que ocurre con las icnitas tridáctilas grandes cuando la conservación no es buena. Hay dinosaurios ornitópodos pequeños que por la forma de su pie, imprimen huellas de características terópodos (Farlow & Chapman, 1997; Piñuela, 2000; Romero *et al.*, 2003).

ICNITAS TERÓPODAS

En La Rioja la mayoría de las huellas encontradas son terópodos. Sin embargo, las mayores de 50 cm de longitud o menores de 10 cm son escasas. En el registro mundial estos valores extremos se amplían, pero son pocas las icnitas de más de 70 cm y de menos de 5 cm .

acantilados de Argüero (Kimmeridgiense, Asturias, España) con una longitud de 105 cm. Boutakiout *et al.* (en prensa) analizaron estas huellas y afirman que si sólo se contara su parte digital, medirían 65 y 82 cm respectivamente. Estos mismos autores proponen una huella incompleta de la Formación Iouaridène (Oxfordiense-Kimmeridgiense, Azilal, Marruecos) de 90 cm (19IGRI.2) como la huella terópoda sin marca de metatarso más grande del mundo.

ICNITAS TERÓPODAS PEQUEÑAS

En el yacimiento de Peñaportillo (Munilla, Grupo Enciso) Casanovas *et al.* (1993) estudiaron 3

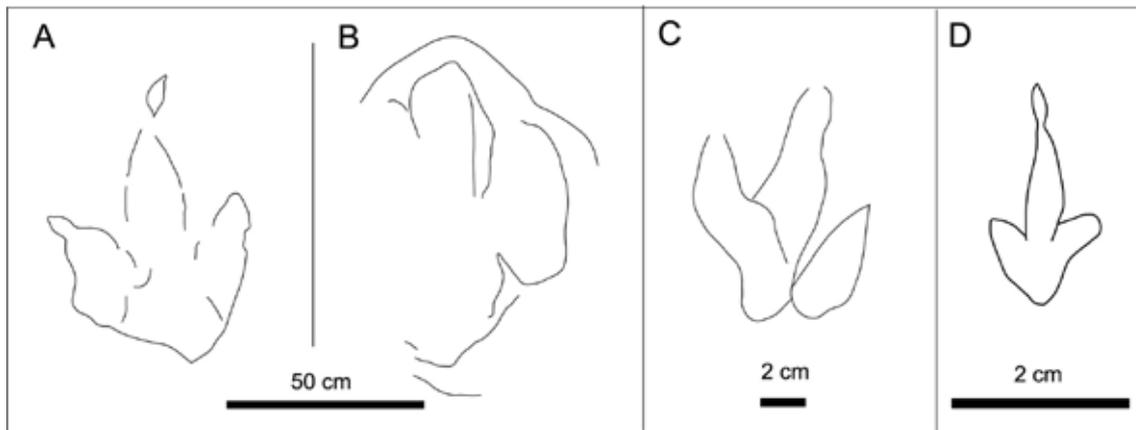


Figura 1. Huellas terópodos. A. Huella del yacimiento Camino a Treguajantes redibujada de Casanovas *et al.* (1995b). B. Huella de la Fm. Iouaridène (Marruecos) redibujada de Boutakiout *et al.* (en prensa). C. Huella del yacimiento de Peñaportillo redibujada de Casanovas *et al.* (1993). D. *Gallator emeiensis* redibujado de Lockley *et al.* (2008).

ICNITAS TERÓPODAS GRANDES

La icnita más grande conocida en La Rioja tiene un tamaño de 70 cm de longitud, alcanzando los 75 cm si se incluye la parte distal de la uña (TRI.3, Casanovas *et al.*, 1995b). Se encuentra en el yacimiento Camino a Treguajantes (Terroba) en el Grupo Oncala (Berriasiense-Valanginiense). Otro yacimiento con huellas de gran tamaño es el de la Virgen del Campo (Enciso) en el Grupo Enciso (Barremiense-Aptiense). La icnita más grande del rastro mide 65 cm de longitud (Casanovas *et al.*, 1989).

En lo que al registro mundial se refiere, Lockley *et al.* (2006) describen una huella de 110 cm de longitud en Witt Ranch (Albiense superior-Cenomaniense inferior, USA). García-Ramos *et al.*, (2006) estudian un contramolde encontrado en los

rastros asociados de huellas terópodos pequeñas. El rastro al que denominan I49 tiene varias huellas de 12 cm de longitud. También en el Grupo Enciso, en el yacimiento Icnitas 3 (Enciso) hay un rastro de 5 huellas terópodos de 16 cm cada una (Casanovas *et al.*, 1992b).

Lockley *et al.* (2008) hacen una revisión de las huellas mas pequeñas a nivel mundial y describen el icnogénero *Minisauripus* del Cretácico Superior de China y Korea del Sur, del que todas sus huellas tienen una longitud de entre 2,5 y 6 cm. Asociadas a estas huellas también se encontraron icnitas de *Gallator emeiensis* de 2 cm. y otras de afinidad aviana de 2,5 cm de longitud.

ICNITAS ORNITÓPODAS

Al igual que ocurre con las icnitas terópodos, hay muy pocas pisadas ornitópodas de tamaños extremos en La Rioja. Sin embargo, se han estudiado muchas huellas de tipo *Iguanodon* de entre 50 y 60 cm. En el registro mundial ocurre lo mismo ya que hay pocas icnitas ornitópodas de más de 70 cm .

ICNITAS ORNITÓPODAS GRANDES

La mayor huella ornitópada descrita en La Rioja es un contramolde (SLPI/1) encontrado en el yacimiento Sol de la Pita (Préjano, Grupo Enciso). Moratalla (1993) asigna esta huella de 80 cm de longitud a "*Iguanodonipus* sp." Otro yacimiento con icnitas ornitópodas grandes es el de Navalsaz (Enciso, Grupo Enciso). La huella de mayor longitud mide 75 cm (NZ9.1) y está dentro de un rastro de 7 icnitas de tipo *Iguanodon* (Casanovas et al., 1993).

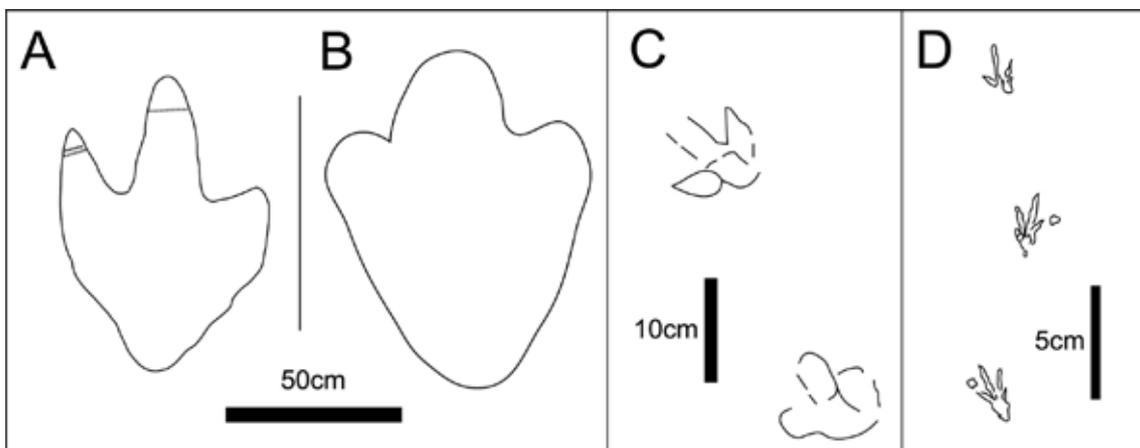


Figura 2. Huellas ornitópodas. A. Huella del yacimiento Sol de la Pita redibujada de Moratalla (1993). B. Huella de la Fm. Mesaverde (Colorado, EEUU) redibujada de Lockley et al. (1983). C. Huellas de La Era del Peladillo 5 redibujadas de Casanovas et al. (1997b). D. *Banisterobates boisseaui* redibujado de Fraser & Olsen (1996).

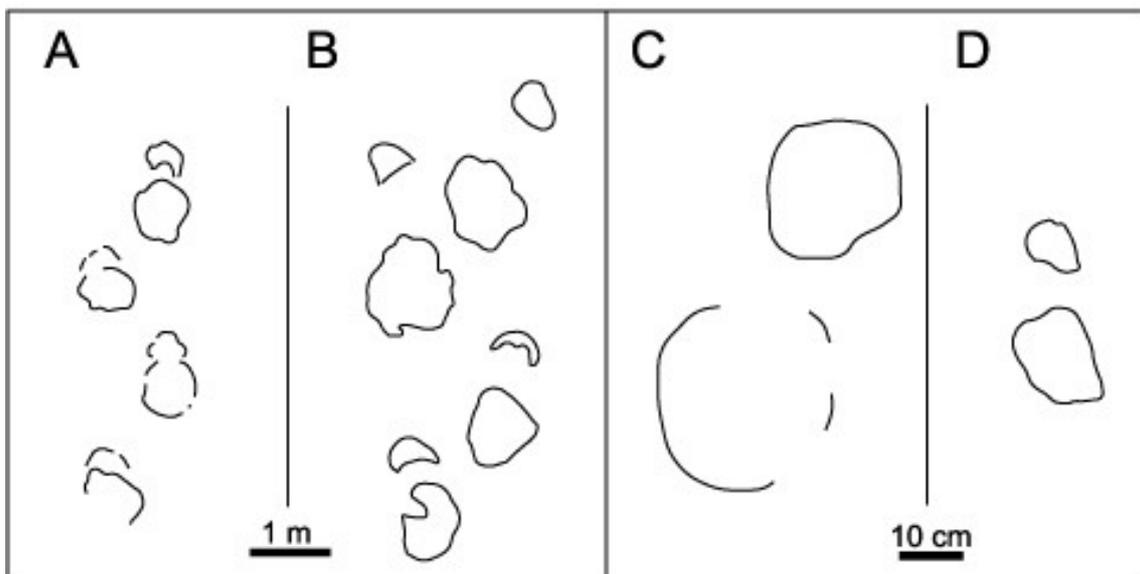


Figura 3. Huellas saurópodos. A. Huellas del yacimiento El Sobaquillo, redibujado de Casanovas et al. (1997a). B. Huellas de *Gigantosauropus asturiensis* (Fm. Tereñes, Colunga, Asturias) redibujadas de Lockley et al. (2007). C. Huellas del yacimiento de San Martín redibujadas de Casanovas et al. (1995a). D. Huellas de Opatów (Polonia), redibujado de Niedzwiedzki & Pienkowski (2004).

Lockley *et al.* (1983) estudian contramoldes de la Formación Mesaverde (Campaniense) en Colorado (EEUU). Las icnitas 3 y 41 de la publicación tienen un tamaño de 101 cm y 91 cm respectivamente (40 y 36 pulgadas). Muchas de las descritas en este trabajo superan los 80 cm. Boutakiout *et al.* (en prensa) citan la presencia de huellas ornitópodas de 80 cm en la Formación Iouaridène (Oxfordiense-Kimmeridgiense, Azilal, Marruecos).

ICNITAS ORNITÓPODAS PEQUEÑAS

La pisada ornitópada más pequeña de La Rioja (5PL2.1) se encuentra en el yacimiento de la Era del Peladillo 5 (Igea, Grupo Enciso). Mide 9 cm de larga y 9,2 de ancha (Casanovas *et al.*, 1997b). En el yacimiento de Valdevajes (Cervera del Río Alhama, Grupo Enciso) se han estudiado 8 rastros con un sentido de progresión semejante. Su atribución ha sido discutida: Aguirrezabala *et al.* (1985) de *Hypsilophodon*; Casanovas-Cladellas *et al.* (1991) huellas terópodos; Moratalla *et al.* (1997a) de ornitópodos hypsilofodóntidos; y Lockley & Meyer (2000) de hypsilofodóntidos o dryosáuridos. Las dimensiones de estas icnitas oscilan entre los 10 y los 13 cm de longitud.

Respecto al registro mundial, Fraser & Olsen (1996) definieron una nueva icnoespecie (*Banisterobates boisseaui*) para unas huellas cuadrúpedas del Carniense de Virginia (EEUU). La longitud de estos pies tetradáctilos es de 2,5 cm, sin embargo los autores discuten la posibilidad de que el autor de las icnitas fuese un dinosauro basal o un verdadero dinosaurio, en cuyo caso lo más probable sería un ornitópodo. Matsukawa *et al.* (1997) estudiaron 33 rastros ornitópodos bípedos del Grupo Tetori (Cretácico Inferior, Japón). Estas icnitas, denominadas *Toyamosauripus masuiaie*, miden de 3 a 10 cm de largo.

ICNITAS SAURÓPODAS

En el sector riojano de la Cuenca de Cameros hay más huellas saurópodos que ornitópodos pero menos que terópodos. Respecto al tamaño existen pocas huellas de pie saurópodos de más de 80 cm y de menos de 20 cm en el registro mundial .

ICNITAS SAURÓPODAS GRANDES

La mayor huella saurópoda de La Rioja (SVA6p) mide 86 cm de longitud (Casanovas *et al.*, 1997a). Forma parte de un rastro tipo *Brontopodus* y se encuentra en el yacimiento de El Sobaquillo (Munilla, Grupo Enciso). Otro rastro con icnitas grandes se encuentra en el yacimiento de Valdemurillo (Préjano, Grupo Enciso). El rastro tipo *Breviparopus* (*Parabrontopodus*) tiene huellas de más de 70 cm de longitud (P10 tiene 76 cm) (Moratalla, 1993).

Meijide-Fuentes *et al.* (1999) definen la icnoespecie *Parabrontopodus distercii* en un rastro encontrado en el yacimiento de Salgar de Sillas (Soria, España) en el Grupo Oncala. La longitud media de los pies es de 148,5 cm, siendo L.C.12pie el más grande con 165 cm. Afirman que la forma de las huellas es el resultado de la erosión del substrato de una zona especialmente compactada debido a la enorme presión ejercida sobre la misma por el peso del animal.

Lockley *et al.* (2007) revisan las huellas saurópodos (*Gigantosauropus asturiensis*) del Jurásico Superior de la Playa de la Griega (Colunga, Asturias, España) y afirman que miden entre 98 y 125 cm.

ICNITAS SAURÓPODAS PEQUEÑAS

La icnita saurópoda más pequeña encontrada en La Rioja está en el yacimiento Soto 2 (Soto de Cameros, Grupo Oncala). Esta huella de pie mide 17,5 cm (Casanovas *et al.*, 1992a). En el Yacimiento de San Martín I (San Martín de Jubera, Grupo Oncala), la icnita de pie más pequeña mide 30 cm (Casanovas *et al.*, 1995a).

Respecto al registro mundial, García-Ramos *et al.* (2005) estudian icnitas saurópodos de 12-16 cm de longitud encontradas en la Formación Lastres (Jurásico Superior) cerca del Puerto de Tazonas (Asturias, España). Niedzwiedzki & Pienkowski (2004) encontraron la huella de un pie de 17 cm en el Jurásico Inferior de Opatów (Polonia). Lee *et al.* (2000) describen en Corea (Formación Jindong) un rastro de saurópodo constituido por 30 huellas; las de los pies miden 9 cm de longitud y las de las manos 3 cm. Según Lockley *et al.*, 2006 la longitud media de estos pies es de 12.2 cm.

ICNITAS VERSUS HUESOS

Si nos basamos en el material osteológico hoy en día se acepta que *Amphicoelias frillilimus* es el dinosaurio más grande del mundo. Según Carpenter (2006) este saurópodo mediría 58 m de largo y 9,25 m de altura en su punto más elevado. En dinosaurios terópodos el "record" lo tiene *Spinosaurus aegyptiacus* con 14 m (Therrien & Henderson, 2007) y en ornitópodos el más grande es *Zhuchengosaurus maximus* con 16,6 metros de longitud (Zhao et al., 2007). Algunos de estos dinosaurios pudieron ser los icnopoyetas de las huellas más grandes. Sin embargo las huellas más pequeñas pueden deberse a dinosaurios adultos de pequeño tamaño o a individuos juveniles.

Para saurópodos, Alexander (1976), Ishigaki (1988) y Thulborn (1989) proponen otras fórmulas morfométricas basadas también en la longitud de la huella. Sin embargo Lockley et al. (1986) calculan la altura a partir de la anchura de la icnita.

Al comparar la información directa (cuando en la publicación se da el dato exacto) e indirecta (cuando la medida se calcula a partir de los modelos a escala), con la estimada a partir de las ecuaciones, se observa que sobre todo en los ornitópodos hay una gran diferencia. Los datos obtenidos a partir de las ecuaciones de Thulborn (1990) son de 1,5 a 2,5 m mayores que la altura estimada para *Shantungosaurus sp.* (no se utiliza *Zhuchengosaurus* en la comparación porque desconocemos su altura).

Terópodos pequeños (l<25cm).	$h=3,06 * l^{1,14}$
Terópodos grandes (l>25cm).	$h=8,60 * l^{0,85}$
Terópodos en general.	$h=3,14 * l^{1,14}$
Ornitópodos pequeños (l<25cm).	$h=3,97 * l^{1,08}$
Ornitópodos grandes (l>25cm).	$h=5,06 * l^{1,07}$
Ornitópodos en general.	$h=3,76 * l^{1,16}$

Tabla 1. Ecuaciones alométricas (Thulborn, 1990) para estimar la altura acetabular (l=longitud en cm).

Terópodos pequeños (l<25cm).Thulborn (1990)	$h=4,5 * l$
Ornitópodos pequeños (l<25cm).Thulborn (1990)	$h=4,8 * l$
Bípedos pequeños en general.Thulborn (1990)	$h=4,6 * l$
Terópodos grandes (l>25cm).Thulborn (1990)	$h=4,9 * l$
Ornitópodos grandes (l>25cm).Thulborn (1990)	$h=5,9 * l$
Bípedos grandes en general.Thulborn (1990)	$h=5,7 * l$
Saurópodos.Thulborn (1989)	$h=5,9 * l$
Saurópodos.Alexander (1976)	$h=4 * l$
Saurópodos. Ishigaki (1988)	$h=3,6 * l$
Saurópodos. Lockley et al. (1986)	$h=4 * a$

Tabla 2. Ecuaciones morfométricas para estimar la altura acetabular (l=longitud en cm).

Thulborn (1990) mediante ecuaciones morfométricas y alométricas obtiene información de la altura acetabular de los dinosaurios bípedos a partir de datos icnológicos. Henderson (2003) compara estas ecuaciones con modelos informáticos y concluye que la propuesta para terópodos pequeños es bastante precisa, pero que en ornitópodos y terópodos grandes puede haber una sobreestimación del 84% en casos extremos.

La fórmula propuesta por Thulborn (1989) para las icnitas saurópodas se aproxima a los datos que se conocen de *Amphicoelias* en la huella de Asturias, sin embargo las otras tres ecuaciones (Alexander, 1976; Ishigaki, 1988; Lockley et al., 1986) distan mucho de estos datos. Por lo que respecta a los dinosaurios terópodos las medidas obtenidas a partir de las huellas y la altura estimada del *Spinosaurus* son bastante parecidas .

Huella	l (cm)	h1 (m)	h2 (m)
Terópoda. Camino Treguajantes (La Rioja)	70	3,18	3,43
Terópoda. Fm. Iouaridéne (Marruecos)	90	3,94	4,41
Ornitópoda. Sol de la Pita (La Rioja)	80	5,50	4,72
Ornitópoda. Fm. Mesaverde (EEUU)	101	7,05	5,95
Saurópoda. El Sobaquillo (La Rioja)	86 (77 de ancho)		5,07 (1); 3,44 (2); 3,09 (3); 3,08 (4)
Saurópoda. Fm. Tereñes (España)	125 (109 de ancho)		7,37 (1); 5,00 (2); 4,50 (3); 4,36 (4)

Tabla 3. Altura acetabular (h1- alométricas y h2- morfométricas) a partir de la longitud (l) de las icnitas mediante cálculos morfométricos y alométricos de Thulborn (1990). (1)Thulborn (1989); (2) Alexander (1976); (3) Ishigaki (1988); (4) Lockley et al. (1986).

Tipo de dinosaurio	h (m)	Cita
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i> ^(*)	3,77	Dal Sasso et al. (2005)
<i>Tyrannosaurus rex</i>	3,56	Farlow et al. (1995)
<i>Shantungosaurus sp.</i> ^(*)	4,5	Brett-Surman (1997)
<i>Iguanodon bernissartensis</i> ^(*)	2,25	Norman (2004)
<i>Amphicoelias frillilimus</i>	7,5	Carpenter (2006)
<i>Brachiosaurus brancai</i> ^(*)	4,70	Upchurch et al. (2004)

Tabla 4. Altura acetabular (h) en centímetros. ^(*) Datos extraídos a partir de los modelos a escala de las publicaciones.

La diferencia entre los valores óseos y los estimados a partir de las huellas se pueden deber a:

- Carencias en el registro fósil (posibilidad de encontrar un ornitópodo de más de 6 metros de altura acetabular,...)
- Errores de interpretación al estimar el tamaño del dinosaurio en los modelos a escala de las publicaciones.
- Falta de precisión en las ecuaciones alométricas y morfométricas propuestas.
- El tamaño de la icnita no es el del pie del icnopoyeta.

CONCLUSIONES

Las huellas mayores y menores de La Rioja tienen unas longitudes de 70 cm y 12 cm (terópodos); 80 cm y 9 cm (ornitópodos); 86 cm y 17,5 cm (saurópodos).

Dado que en el registro mundial las más grandes y las más pequeñas tienen valores extremos más amplios [90 cm y 2 cm (terópodos); 101 cm y 2,5 cm (ornitópodos); 125 cm y 12 cm (saurópodos)], las huellas de La Rioja no incluyen ningún ejemplar excepcional en ese sentido.

No existe una correlación clara entre los datos óseos y los estimados a partir de los icnológicos en el cálculo de la altura acetabular de los dinosaurios. La diferencia puede deberse a la falta de registro fósil, a los errores de estimación del tamaño del dinosaurio y de la huella, o al error de las ecuaciones propuestas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Doctor Pérez-Lorente sus correcciones en el manuscrito original. E.G.O. quiere agradecer a la Universidad de León la beca predoctoral ULE gracias a la cual realiza su tesis

doctoral. I.D.M. agradece a la Universidad de La Rioja y 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. I.D.M. y E.G.O. realizan este trabajo dentro del Proyecto Fomenta (2008/02) del Gobierno de La Rioja. Gracias también a Ignacio Ruiz-Omeñaca y Laura Piñuela, investigadores del MUJA, por la información facilitada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirrezabala, L. M., Torres, J. A. & Viera, L. I. (1985) - El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, Bioestratigrafía y Paleocnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, **37**: 111-138.
- Alexander, R. M. (1976) - Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, **261**: 129-130.
- Boutakiout, M., Hadri, M., Nouri, J., Diaz-Martinez, I. & Pérez-Lorente, F. (en prensa) - Largas rastreadas (?) con icnitas terópodos gigantes, Sinclinal de Iouaridene, Jurásico. *Revista Española de Paleontología*.
- Brett-Surman, M. K. (1997) - Ornithopods, in J.O. Farlow & M.K. Brett-Surman (Eds.), *The Complete Dinosaur*, Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 330-346.
- Carpenter, K. (2006) - Biggest of the big: A critical re-evaluation of the mega-sauropod *Amphicoelias fragillimus* Cope, (1878), in Foster, J. R. & Lucas, S. G. (Eds.), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, **36**: 131-138.
- Casanovas J. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. & Torcida, F. (1992a) - Un grupo de saurópodos en el yacimiento de Soto 2. La Rioja (España). *Zubia*, **10**: 45-52.
- Casanovas, J. L., Ezquerro, R., Pérez-Lorente, F. & Santafé, J.V. (1992b) - Revisión del yacimiento «Icnitas 3» de huellas de dinosaurio (Enciso, La Rioja, España). *Zubia*, **10**: 31-44.
- Casanovas-Cladellas, J. L., Ezquerro Miguel, R., Fernández Ortega, A., Pérez-Lorente, F., Santafé Llopis, J.V. & Torcida Fernández, F. (1993) - Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvacierro y la Era del Peladillo 2, (La Rioja, España). *Zubia*, Monográfico n° **5**: 9-133.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. & Torcida, F. (1995a) - Dos nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en La Rioja y en la provincia de Soria (España). *Coloquios de Paleontología*, **47**: 9-23.
- Casanovas Cladellas, M.L., Fernández Ortega, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé Llopis, J.V. (1989) - Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de Valdecevilla, La Senoba y de la Virgen del Campo. Instituto de Estudios Riojanos. *Ciencias de la Tierra*, **12**, 190 pp.
- Casanovas-Cladellas, M. L., Fernández-Ortega, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé-Llopis J. V. (1991) - Dinosaurios Coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja, España). *Revista Española de Paleontología*, **6**(2): 177-189.
- Casanovas, M. L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F. & Santafé, J.V. (1995b) - Un terópodo carnosauro en el camino a Tregujantes (La Rioja, España). *Ciencias de la Tierra*, **18**: 13-14.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., & Santafé, J.V. (1997a) - Sauropod trackways from site El Sobaquillo (Munilla, La Rioja, Spain) indicate amble walking. *Ichnos*, **5**: 101-107.
- Casanovas, M.L., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., Santafé, J.V. & Torcida, F. (1997b) - Ornithopod, theropod and sauropod tracks in the Peladillo 5 era, La Rioja, Spain. *Zubia*, **15**: 229-246.
- Cope, E. D. (1878) - "A new species of *Amphicoelias*." *American Naturalist*, XII: 563-563.
- Dal Sasso, C., Maganuco, S., Buffetaut, E. & Mendez, M. A. (2005) - New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (4): 888-896.
- Díaz-Martínez, I., Pérez-Lorente, F., Canudo, J. I. & Pereda-Suberbiola, X. (en prensa) - Estudio de la variabilidad en icnitas de dinosaurio y su aplicación en icnotaxonomía. *IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*.
- Farlow, J. O. & Chapman, R. E. (1997) - The Scientific Study of Dinosaur Footprints, in Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (Eds.) *The Complete Dinosaur*. Indiana Univ. Press, Bloomington; IN, 519-553.
- Farlow, J. O., Smith, M. B. & Robinson, J. M. (1995) - Body mass, bone «strength indicator» and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15** (4): 713-725.
- Fraser, N. C. & Olsen, P. E. (1996) - A new dinosauriform ichnogenus from the Triassic of Virginia. *Jeffersoniana, Contributions from the Virginia Museum of Natural History*, **7**: 1-17.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Avanzini, M. (2005) - From babies to giants: Extreme sizes in sauropod tracks. Deltaic series of the Asturias Upper Jurassic (N Spain). *Abstract Book-International Symposium on dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology* (October 4-8th 2005) Fumanya, Barcelona, 60-61.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Lires, J. (2006) - Atlas del Jurásico de Asturias. Ed. Nobel, Oviedo, 225 pp.
- Henderson, D. M. (2003) - Footprints, trackways, and hip heights of bipedal dinosaurs - testing hip height predictions with computer models. *Ichnos*, **10**: 99-104.
- Ishigaki, S., (1988) - Les empreintes de dinosaurios du Jurassique inferieur du Haut Atlas central marroccain. *Not. Ser. Geol. Maroc.*, **44**: 79-86.
- Lee, Y.N., Yang, S.Y., Seo, S.J. Baek, K.S., Yi, M.S., Lee, D.J., Park, E.J. & Han, S.W. (2000) - Distribution

and paleobiological significance of dinosaur tracks from the Jindong Formation (Albian) in Kosong County, Korea. *Paleont. Soc. Korea Special Publication*, **4**, 1-12.

Lockley, M. & Meyer, C. (2000) - Dinosaur tracks and other fossil footprint of Europe. Ed. Columbia University Press. New York, 323 pp.

Lockley, M. G., Houck, K. J. y Prince, N. K. (1986) - North America's largest dinosaur trackway site: Implications for Morrison Formation paleoecology. *Bulletin of the Geological Society of America*, **97**: 1163-1176.

Lockley, M. G., Houck, K. J., Yang, S. Y., Matsukawa, M. & Lim, S. K. (2006) - Dinosaur-dominated footprint assemblages from the Cretaceous Jindong Formation, Hallyo Haesang National Park area, Goseong County, South Korea: Evidence and implications. *Cretaceous Research*, **27**: 70-101.

Lockley, M. G., Kim, J. H., Kim, K. S., Kim, S. H., Matsukawa, M., Rihui, L., Jianjun, L. & Yang, S. Y. (2008) - *Minisauripus* - the track of a diminutive dinosaur from the Cretaceous of China and South Korea: implications for stratigraphic correlation and theropod foot morphodynamics. *Cretaceous Research*, **29**: 115-130

Lockley, M. G., Lires, J., García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Avanzini, M. (2007) - Shrinking the world's largest dinosaur tracks: Observations of the Ichnotaxonomy of *Gigantosauropus asturiensis* and *Hispanosauropus hauboldi* from the Upper Jurassic of Asturias, Spain. *Ichnos*, **14**: 247-255.

Lockley, M., Matsukawa, M. & Witt, D. (2006) - Giant theropod tracks from the Cretaceous Dakota group of Northeastern New Mexico, in Lucas, S. G. & Sullivan, R. M. (Eds.) Late Cretaceous Vertebrates from the Western Interior. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **35**: 83-87.

Lockley, M. G., Young, B. H. & Carpenter, K. (1983) Hadrosaur locomotion and herding behavior: Evidence from footprints in the Mesaverde formation, Grand Mesa Coal Field, Colorado. *The Mountain Geologist*, **20** (1): 5-14.

Matsukawa, M., Hamuro, T., Mizukami, T. & Fujii, S. (1997) - First trackway evidence of gregarious dinosaurs from the lower Cretaceous Tetori Group of eastern Toyama prefecture, central Japan. *Cretaceous Research*, **18**: 603-619.

Meijide-Fuentes, M., Fuentes-Vidarte, C. & Meijide-Calvo, M. (1999) - Primeras huellas de saurópodos en el weald de Soria (España). *Parabrontopodus disterchii*, nov. ichnoesp. I *Actas Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 407-415.

Moratalla García, J. J. (1993) - Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y Paleoología del Cretácico superior. Tesis Doctoral, *Universidad Complutense de Madrid*, 727 pp. (inédito)

Moratalla, J., Sanz, J. L. & Jiménez, S. (1997a)

- Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleontológicos. Gobierno de La Rioja, Consejería de Educación, Cultura, Juventud y Deportes; e Iberdrola, Sección de Mineralogía y Paleontología (Ed), 175 pp.

Moratalla, J. J., Sanz, J. J. & Jimenez, S. (1997b) Información paleobiológica y paleoambiental inferida a partir de las icnitas de dinosaurios: problemas, límites y perspectivas. *Revista Española de Paleontología*, **12**(2):185-196.

Niedzwiedzki, G. & Pienkowski, G. (2004)-A dinosaur track association from the Early Jurassic deltaic deposits of Podole, near Opatow. *Poland Geological Quarterly*, **48**: 333-338.

Norman, D. B. (2004) - Basal Iguanodontia, in Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 413-437.

Pérez-Lorente, F. (2003) - Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España, in Pérez-Lorente, F. (Ed.) *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño 26-29 Noviembre 2002. *Ciencias de La Tierra*, **26**: 49-108.

Piñuela, L. (2000) - Icnitas de dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, morfología e interpretación. Trabajo de Investigación, Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, inédito, 63p.

Romero-Molina, M. M., Pérez-Lorente, F. & Rivas, P. (2003) - Análisis de la Parataxonomía utilizada con las Huellas de Dinosaurio, in Pérez-Lorente, F. (Coord.) *Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos en España*. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 13-32.

Stromer, E. (1915) - Wirbeltier-reste der Baharije-Sufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosauros aegyptiacus* nov. gen. nov. spec. *Abhandlungen der Mathemat.-Physikalischen Klasse der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **28**: 1-32.

Therrien, F. & Henderson, D. M. (2007) - My theropod is bigger than yours...or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (1): 108-115.

Thulborn, R. A. (1989) - The Gaits of Dinosaurs, in Gillette, D. D. & Lockley, M. G. (Eds.) *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, 39-50.

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

Upchurch, P., Barrett, P. M. & Dodson, P. (2004) - Sauropoda, in Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*, ed. University of California Press, Berkeley, 259-322.

Zhao, X., Li, D., Han, G., Zhao, H., Liu, F., Li, L. & Fang, X. (2007) - *Zhuchengosaurus maximus* from Shandong Province. *Acta Geoscientica Sinica*, **28** (2): 111-122.