

EL MOVIMIENTO DE UN DINOSAURIO DEDUCIDO DE UNA RASTRILLADA TERÓPODA CON ESTRUCTURAS DE INMERSIÓN DE LOS PIES EN BARRO Y DE ARRASTRE DE COLA (FORMACIÓN VILLAR DEL ARZOBISPO. GALVE, TERUEL, ESPAÑA)

*Félix PÉREZ-LORENTE*¹ y *Jesús HERRERO GASCÓN*²

¹ Edificio CT. Universidad de La Rioja. Madre de Dios 51, E-26007, Logroño. felix.perez@dq.unirioja.es

² Guías de Galve S.L. Mayor Baja,10. 44168 Galve (Teruel). guiasdegalve@msn.com

Pérez-Lorente, F. & Herrero Gascón, J. 2007. El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión de los pies en barro y de arrastre de cola (Formación Villar del Arzobispo. Galve, Teruel, España). [A dinosaur movement deduced from a theropod trackway with mud immersion footprints and tail drag structures (Villar del Arzobispo Formation. Galve, Teruel, Spain).] *Revista Española de Paleontología*, **22** (2), 157-174. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Two trackways were identified in the Villar del Arzobispo Formation (Upper Jurassic-Lower Cretaceous) from El Cantalar (Galve, Teruel) paleoichnological site: one corresponding to an enormous crocodile, and the other to a theropod with semiplantigrade gait. Washing and erosion of the outcrop has cleaned the known and a adjacent part, revealing various new tracks to the theropod trackway. While reviewing the site, we can see new prints, and new structures that modified the initial interpretation of the semiplantigrade trackway due to the additional data that were obtained. Additional observations enabled us to construct the print formation process on very soft ground, to describe a new example of a dinosaur tail trackway - the first discovered in Aragon - and, finally, to apply the information obtained from the trackway and coordinate the lateral and vertical swinging of the body of the animal with the tracks for each limb while walking.

Key words: Footprints, tail drags, dinosaur, Lower Cretaceous, Galve.

RESUMEN

En El Cantalar (Galve, Teruel) dentro de la Formación Villar del Arzobispo (Jurásico Superior-Cretácico Inferior), se conocían dos rastrilladas: una de un enorme cocodrilo y otra de un terópodo de andar semiplantígrado. El lavado y erosión del afloramiento ha limpiado la parte conocida y, además, ha puesto al descubierto varias pisadas que añaden al rastro terópodo. En la revisión del yacimiento, se han encontrado, además de las nuevas huellas, estructuras que modifican la primera interpretación del rastro semiplantígrado dada la información adicional que suministran. Las observaciones han permitido: por una parte reconstruir el proceso de formación de huellas en suelo muy blando; por otra, describir un nuevo ejemplo de rastro de cola de dinosaurio, el primero descubierto en Aragón, y, finalmente, aplicar los datos de la rastrillada coordinando el movimiento de balanceo lateral y vertical del cuerpo del animal, con las fases de la pisada para cada autópodo durante su desplazamiento.

Palabras clave: Huellas fósiles, marcas de cola, dinosaurio, Cretácico Inferior, Galve.

INTRODUCCIÓN

En el yacimiento de El Cantalar se han descrito dos rastrilladas poco comunes (Pérez-Lorente & Ortega, 2003): una de un cocodrilo (1ECL) y otra de un dinosaurio terópodo (2ECL) de andar semiplantígrado (*sensu* Romero Molina *et al.*, 2003b). El descubrimiento de la primera pista (1ECL), motivó que se limpiara el lugar en el año 2000 y que durante aquellos trabajos se descubrieran tres pisadas terópodos (2ECL) en la parte baja del yacimiento. En el año 2004, uno de nosotros (J.H.G.) observó nuevos detalles y más icnitas asociadas a 2EC, expuestas gracias a la erosión superficial. En este estudio se ha mantenido la numeración anterior de las icnitas.

Ya se había señalado en el primer estudio que las pisadas de cocodrilo son muy profundas y que, en consonancia con ello, están acompañadas de abundantes estructuras de caída gravitatoria de barro. La fluidez de la parte inferior del estrato permite que el barro desalojado al penetrar los autópodos se desplace lateralmente y no hacia arriba, de manera que las rebabas asociadas son tan poco pronunciadas que prácticamente no se ven. La profundidad de estas icnitas es tan grande (del orden de 20 cm) que atraviesan completamente la capa sobre la que están impresas.

Las rocas, en las que las icnitas quedan registradas, son margas arenosas de color pardo muy fracturadas y deleznales en estado de alteración muy avanzado. La facilidad de meteorización de la roca y la erosión por el agua de lluvia de los productos resultantes han conducido a la limpieza natural y mejor exposición de 2ECL. Es necesario advertir, si se quiere proteger el yacimiento, que la exposición a la intemperie de este estrato lleva consigo su gran deterioro por la alteración y erosión del mismo.

En este trabajo, como es general en los escritos de uno de nosotros, la nomenclatura de “icnitas terópodos” y “ornitópodos” es biomórfica (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1989; Romero Molina *et al.*, 2003a) y no implica correspondencia estricta con los grupos de dinosaurios del mismo nombre.

El análisis de estas icnitas tiene poco que ver con los estudios tradicionales sobre huellas de dinosaurio debido a que la interacción entre los autopodios y el suelo no produce huellas claras. Las estructuras que se muestran en esta rastrillada tienen nombres poco empleados en la literatura icnológica.

ANTECEDENTES

Durante el año 2007 se celebró en Galve el cincuentenario del hallazgo de los primeros fósiles de dinosaurio en Galve por D. José María Herrero. Desde su descubrimiento, de una manera continuada aunque con intervalos de mayor y menor producción científica editada se han llevado al más de centenar de publicaciones (Ruiz-Omeñaca

et al., 2004). Los primeros fósiles encontrados en Galve fueron restos óseos, en la Formación del Castellar. Además de los dinosaurios, otros grupos de vertebrados que se han reconocido por sus fósiles directos son peces, testudines, lepidosaurios, cocodrilos, pterosaurios y mamíferos.

En el año 1981, Jesús Herrero encontró el primer yacimiento de icnitas en la Formación del Castellar (Los Corrales del Pelejón) al que siguieron otros descubrimientos en las formaciones de Villar del Arzobispo e Higuieruelas. Los icnofósiles encontrados (excepto huevos) son icnitas ornitópodos, saurópodos y terópodos además de una rastrillada cuadrúpeda dejada por un cocodrilo.

En la Formación Villar del Arzobispo (Canudo *et al.*, 2005; Barco *et al.*, 2005) se han encontrado restos óseos de los siguientes dinosaurios:

- Sauropoda: varios yacimientos con fragmentos diversos, destaca *Galvesaurus herreroi* definido por Barco *et al.* (2005) de Cuesta Lonsal.
- Theropoda: varios dientes y fragmentos de dientes así como un centro vertebral caudal. Los restos se han clasificado como Theropoda indet., Coelurosauria indet. y Allosauroida indet.

Los fósiles indirectos son abundantes e interesantes. En esta formación de Villar del Arzobispo hay tres yacimientos con icnitas que son, de más antiguo a más moderno: Barranco Luca, El Cantalar y Las Cerradicas. En ellos hay huellas terópodos, ornitópodos, saurópodos y de cocodrilo, algunas de ellas de interés (Canudo *et al.*, 2005).

Las icnitas descritas en este trabajo tienen dos peculiaridades respecto a la mayoría de las descritas en otros yacimientos del mundo. Por una parte muestran la marca de cola de un dinosaurio y por otra, se reconocen en ellas estructuras del barro relacionadas tanto con las propiedades físicas del mismo como con el movimiento de los autópodos y del cuerpo del dinosaurio. Aunque ya desde Hitchcock (1858) se conocía que muchas huellas de dinosaurio no eran la reproducción fiel del pie del animal, no ha sido hasta hace poco tiempo cuando se han realizado trabajos específicos para analizar este tipo de estructuras; aún así, intentar clasificar estos trabajos en función de los temas estudiados es complicado:

- Estudios con huellas naturales y análisis de las estructuras internas (laminaciones deformadas y brechas, fundamentalmente) y superficiales de la roca (Loope, 1986; Allen, 1997; Avanzini, 1998; García-Ramos *et al.*, 2002b).
- Trabajos donde se emplearon plantillas para reproducir artificialmente las pisadas sobre materiales de propiedades físicas diferentes (Allen, 1997; Manning, 2004).

- Estructuras relacionadas con autópodos que al pisar penetran totalmente en el fango y son cubiertos por el barro, están descritas por Gatesy *et al.* (1999) y Boutakiout *et al.* (2006). Muchos autores relacionan las estructuras de las icnitas con las fases de la pisada de Thulborn & Wade (1989) como por ejemplo las estructuras superficiales, in-

cluidas las de colapso producidas al salir el pie del barro (Romero Molina *et al.*, 2001). Todo esto conduce a la necesidad de separar no solo la deformación producida en las icnitas, sino también el tipo de superficies sobre las que se trabaja (Fornós *et al.*, 2002; Gatesy, 2003; Requeta *et al.*, en prensa). Independientemente, hay autores que examinan el movimiento de los autópodos en las icnitas (Gatesy *et al.*, 1999; Gatesy, 2003; Pérez-Lorente, 2003; Manning, 2004) y quienes proponen hipótesis de conducta a partir de huellas de dinosaurio en suelo muy blando (p. ej. García-Ramos *et al.*, 2002a).

OBJETIVOS

El análisis de las nuevas icnitas descubiertas por uno de nosotros (J. H.) en El Cantalar planteó la necesidad de reexaminar el yacimiento, y estudiar con más detalle las huellas de dinosaurio con marcas de metatarso que ya se conocían y que estaban relacionadas con los nuevos hallazgos. Del examen se dedujo que la rastrillada estaba compuesta por dos tipos de icnitas: unas aparentemente debidas a pisadas y otras a la marca de la cola del mismo animal. Si se cumplían las previsiones, no sólo se trataba de

un tipo de asociación (pisadas-marcas de cola) muy poco común, sino que además estaba acompañado de un cortejo de estructuras reflejo de la reología del sedimento y de la tafonomía, más que de la taxonomía, del icnopoyeta (Manning, 2004).

El estudio ha partido de las estructuras superficiales de la rastrillada (incluida la marca de la cola). Uno de los objetivos ha sido buscar su correlación con las fases de la pisada, con el movimiento del pie y con el de los cuartos traseros del dinosaurio. De esa manera, se han integrado en un modelo las marcas de la cola y de los pies, los movimientos de entrada y salida de la cola en el barro, y los de avance del dinosaurio por un suelo fangoso relativamente potente.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El Cantalar (Fig. 1) se sitúa en el término municipal de Galve, en un punto de coordenadas geográficas 0°53'12" de longitud O y 40°39'11" de latitud N en la hoja de Alfambra, nº 542, del MTN a escala 1:50.000.

Las huellas se localizan en el techo de una capa de caliza arenoso-arcillosa de dirección N20E y buzamiento 42E,

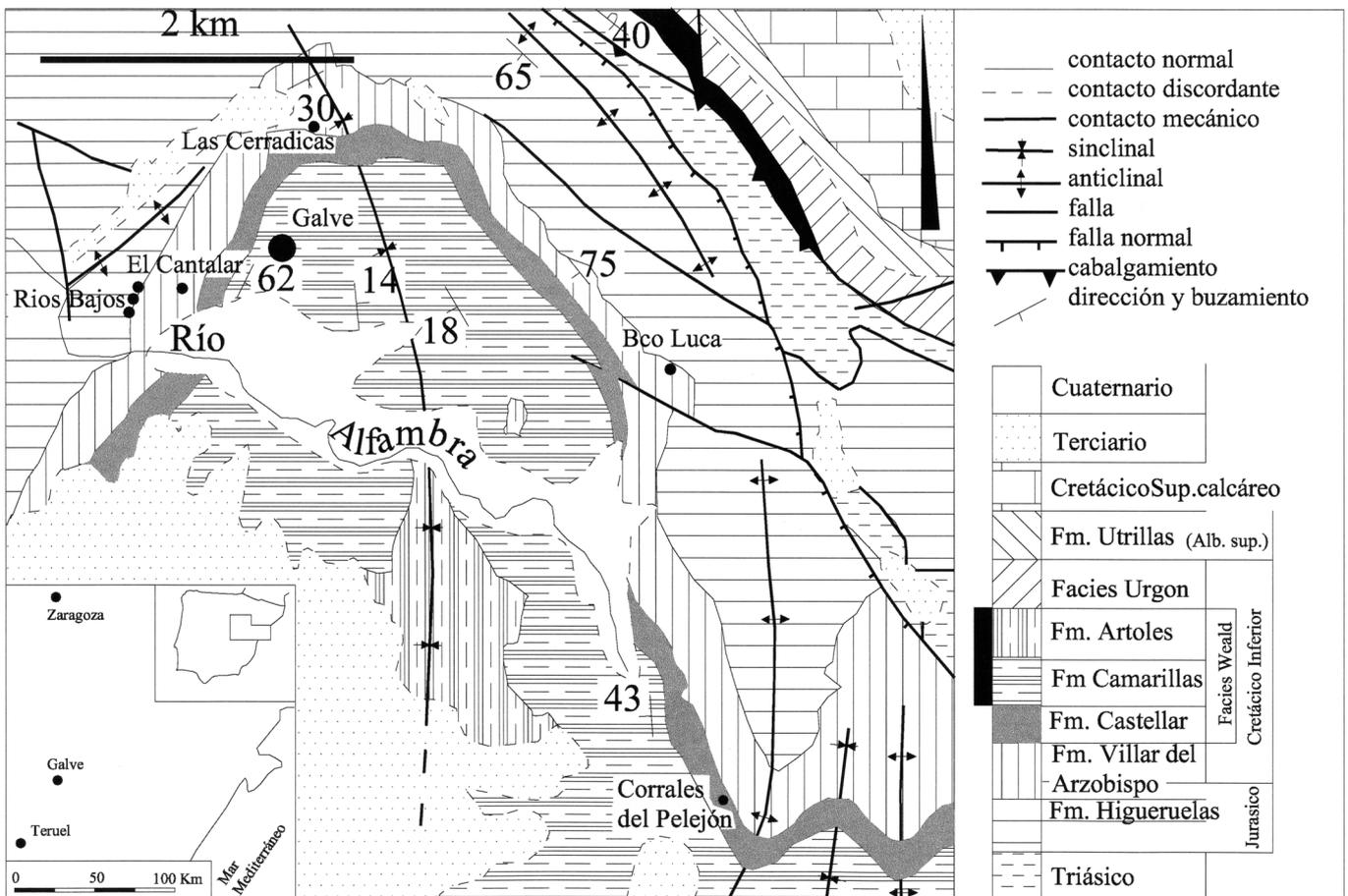


Figura 1. Situación geológica (Soria de Miguel, 1997) y geográfica del yacimiento.
Geological map (Soria de Miguel, 1997) and geographical location of the site.

poco resistente a la erosión y muy cuarteada. Por encima de ella hay un espesor de varios metros de sedimentos más finos (arcillas y limos) de fácil erosión mientras que por debajo hay una serie de estratos calizos más resistentes. Sobre las arcillas y limos hay una barra potente de areniscas en la que hubo una cantera, hoy abandonada, de donde le viene el nombre al paraje y al yacimiento. La serie arcilloso-arenosa pertenece a la Formación Villar del Arzobispo (Soria de Miguel, 1997) de edad Berriasiense inferior (Canudo *et al.*, 2005). Según la columna estratigráfica de estos últimos autores, El Cantalar sería con respecto a los yacimientos icnológicos del entorno de Galve:

- más moderno que Ríos Bajos (Formación Higuieruelas: Titónico);
- más moderno que Barranco Luca pero más antiguo que Las Cerradicas (Formación Villar del Arzobispo: Berriasiense inferior y medio);
- más antiguo que Los Corrales del Pelejón (Formación El Castellar: Hauteriviense superior).

ESTUDIO ICNÍTICO

Las estructuras que se observan en la secuencia 2ECL no son reproducción de la forma de los dedos de los pies de vertebrado alguno. Desde luego las icnitas no son:

- ni *true marks* (Lokley, 1991), *strict sense footprints* (Allen, 1997) o *true footmarks* (Boutakiout *et al.*, 2006) (estampas *sensu* Requeta *et al.*, en prensa);
- ni *dead zones* (Allen, 1997) o *undertracks* (Heyler & Lessertiseur, 1963), en el sentido de fragmentos separados del nivel al que pertenecen y colocados en el fondo de la huella (subhuellas *sensu* Romero-Molina *et al.*, 2003a);
- ni *transmitted prints* o *stacked tracks* (Hitchcock, 1858), *undertracks* (Heyler & Lessertiseur, 1963), *gosh marks*, *axial folds* (Allen, 1997) o calcos (Romero Molina *et al.*, 2001) en el sentido de estructuras similares a huellas en niveles inferiores. Calcos y subhuellas estarían incluidas en el término subhuellas empleado por García-Ramos y colaboradores en múltiples trabajos (p.ej.: García Ramos *et al.*, 2002b).

En la formación de estas marcas, en las que se aprecian tanto estructuras directas como indirectas (Gatesy, 2003), tiene un gran papel la baja viscosidad del sustrato y el movimiento de los autópodos.

La rastrillada (Figs. 2, 3) interrumpida en su parte media por niveles superiores y derrubios, se compone de una secuencia de huecos irregulares relativamente amplios (desde ahora **hra**) colocados a intervalos regulares. Todos ellos están parcialmente afectados por una acanaladura o surco alargado, estrecho (**sas**), intermitente y sinuoso que va acompañando a la secuencia anterior.

Con el fin de mantener la nomenclatura de las pisadas ya estudiadas, se sigue el mismo procedimiento que empleó Kuban (1989) en los rastros del río Paluxy (Cretáci-

co Inferior de Texas, EEUU) que consiste en dar números negativos o subrayados a las pisadas que aparecieron por detrás de las conocidas. Así: los primeros **hra** de 2ELC son: 2ELC₄, 2ELC₃ y 2ELC₂; si se aplica la distancia de paso se deduce que 2ELC₀ y 2ELC₁, están cubiertos por niveles superiores y derrubios; finalmente 2ELC₁, 2ELC₂ y 2ELC₃ ya afloraban antes de los recientes descubrimientos (Pérez-Lorente & Ortega, 2003).

Los **hra** son la expresión superficial visible de estructuras que afectan también al interior del estrato; es decir, estas icnitas están formadas por un conjunto de estructuras directas e indirectas internas y superficiales de las cuales solo vemos las segundas (las del techo del estrato). A la vez, los **hra** (Figs. 3, 4) están afectados por el **sas**. Esta disposición, como se expresa más adelante, es propia de la asociación de pisadas y marcas de cola de vertebrados bípedos terrestres.

En los **hra** y **sas** hay abundantes estrias de deslizamiento asociables a la piel del animal. En **hra**, hay además cicatrices de entrada y de colapso (Figs. 3, 4) que se cierran sobre si mismas sin dejar señal de restos de niveles superiores entrampados, incluidos o deformados (subhuellas, zona neutra, brechas, ..., ver Boutakiout *et al.*, 2006), o indicaciones de que hayan existido y después se hayan erosionado. Se deduce por lo tanto que la superficie de estudio (Requeta *et al.*, en prensa) es la superficie de marcha (Fornós *et al.*, 2002). Estas marcas (**hra**, **sas**) no son calcos ni subhuellas.

Estructuras de las pisadas

Las huellas de 2ELC no son el resultado de un proceso instantáneo, ya que se distinguen las estructuras de los tiempos de contacto, hundimiento, movimientos en el interior del barro y de salida descritas por Thulborn & Wade (1989), Gatesy *et al.* (1999) y Pérez-Lorente (2003). Los huecos que deberían quedar se cierran en cuanto dejan de estar ocupados, debido a la fluidez del barro; cae el barro de las paredes de la huella hacia el interior y se cierran los huecos abiertos por los dedos y el metatarso al penetrar y atravesar el barro (Romero Molina *et al.*, 2001). El movimiento del pie y el colapso de las estructuras son en parte sucesivos y en parte simultáneos en cada pisada.

La superficie final de las icnitas (*post track surface*; Gatesy, 2003), o **hra**, es una depresión del techo del estrato limitada por la línea de contorno de la huella (*cf.* Thulborn, 1990) que la separa de la superficie original (*pre track surface*; Gatesy, 2003). En el borde de los **hra** no hay rebabas o bordes con extrusión de barro (excepto en 2ELC₂), así como tampoco marcas de empuje o de desplazamiento centrífugo de lodo. No se distinguen las posibles convoluciones de las láminas sedimentarias del interior del estrato (Avanzini, 1998; Demathieu *et al.*, 2002). Son claras las cicatrices lineales de entrada, de salida y de fondo (Boutakiout *et al.*, 2006).

En los **hra** se pueden separar tres partes (Fig. 4). La posterior en la que se incluye cualquier señal desde el inicio del hueco hasta la parte más adelantada de la se-

ñal del hallus (aproximadamente coincidente con el espacio de la fase T); la media que llega hasta el final de la entrada de los dedos II y IV o hasta el inicio de la

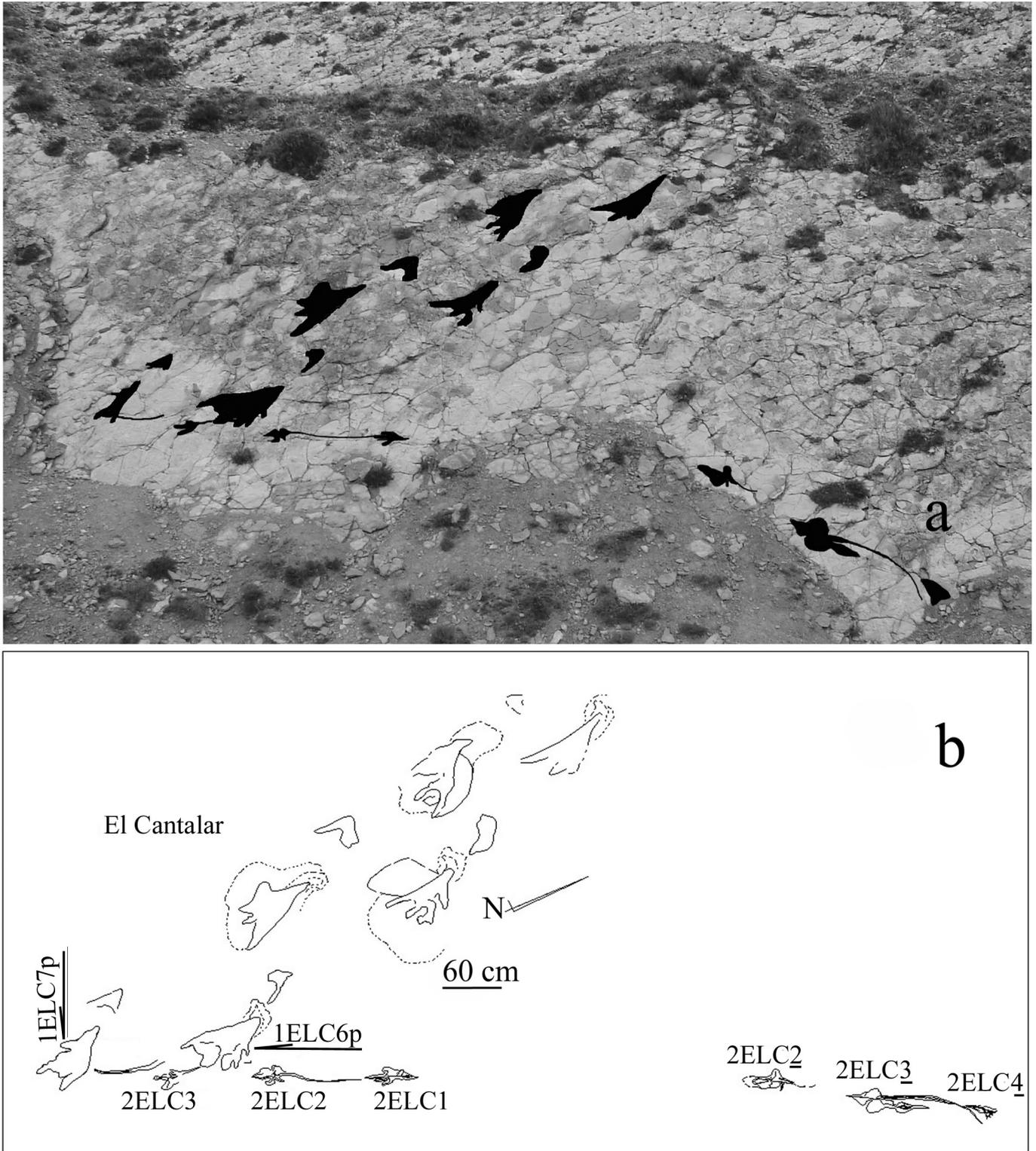


Figura 2. Yacimiento de El Cantalar. **a**, fotografía del yacimiento de El Cantalar con 1ELC y 2ELC en negro. **b**, cartografía de las dos rastrilladas.
El Cantalar site. a, photography of the El Cantalar tracksite with 1ELC and 2ELC footprints in black. **b**, cartography of the trackways.

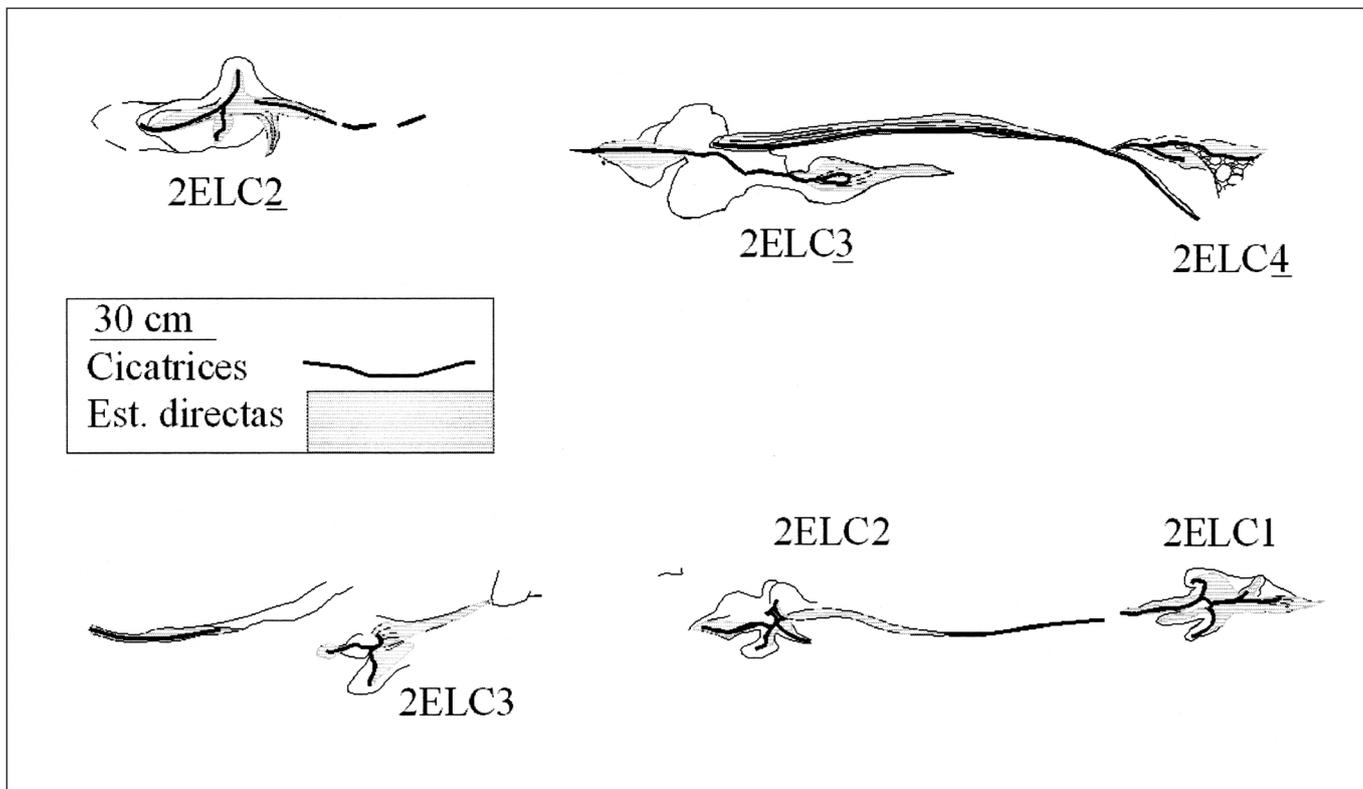


Figura 3. Dibujo detallado de las dos partes de 2ELC.
Detailed map of the two 2ELC parts.

salida del pie; y la delantera que va desde la parte media hasta la marca más adelantada del dedo III. Las estructuras que se han observado en las tres partes son las indicadas en la tabla 1. A cualquiera de ellas se le puede superponer el *sas*.

En varias huellas, el pie se introdujo en el barro arenoso hasta un punto por encima del hallus. Probablemente la “planta del pie” bajaría más de 30 a 35 cm en algunas icnitas (la profundidad es máxima en la segunda [2ELC3]). Si se traza la tangente exterior a las pisadas por los puntos de entrada y de salida de los elementos del autopodio (talón, punta de los dedos incluido el hallus), la envolvente

de las icnitas (Pérez-Lorente, 1996) es progresivamente menor a medida que se avanza la rastrillada, lo que indica que el volumen deformado también es menor. Este concepto de envolvente no tiene relación con la deformación periférica inherente a la pisada. Los pies penetraban menos a medida que avanzaba el dinosaurio probablemente porque el barro era menos fluido hacia adelante. La potencia actual de la capa atravesada por 1ELC (cocodrilo) es de 25 cm con lo que, tratándose de una roca limosa con gran contenido de arcilla, es probable que su espesor durante la sedimentación fuera del orden de 40-50 cm (Meléndez & Pérez-Lorente, 1996).

Sector de <i>hra</i>	Estructuras directas	Estructuras indirectas
Parte trasera	Estrías de deslizamiento, cicatriz de entrada, marca del hallus	Colapso de las paredes.
Parte media	Cicatriz de entrada de los dedos II y IV, cicatriz de paso del metatarso.	Caída y colapso general de barro: depresión del techo del estrato, grietas circulares de tensión, lóbulos de colapso
Parte delantera	Cicatriz de salida, marca del extremo del dedo III (<i>drag mark</i> , Thulborn, 1990)	Rebaba, colapso.

Tabla 1. Posición de estructuras directas e indirectas en las pisadas. *hra* o huecos irregulares relativamente amplios (ver texto).
Footprint location of the direct and indirect structures. hra or relatively irregular wide shafts (see text).

Las estructuras directas e indirectas (Gatesy, 2003) se van a citar en el orden temporal en el que se producen. Además de relacionar las estructuras con la parte de la huella en la que se encuentran, se pueden distribuir también según el sector del pie o el movimiento que efec-

túa en cada momento. Para sistematizarlas (Tabla 2) se emplean las fases de Thulborn & Wade (1989) y el esquema del movimiento del pie en el barro de Gatesy *et al.* (1999).

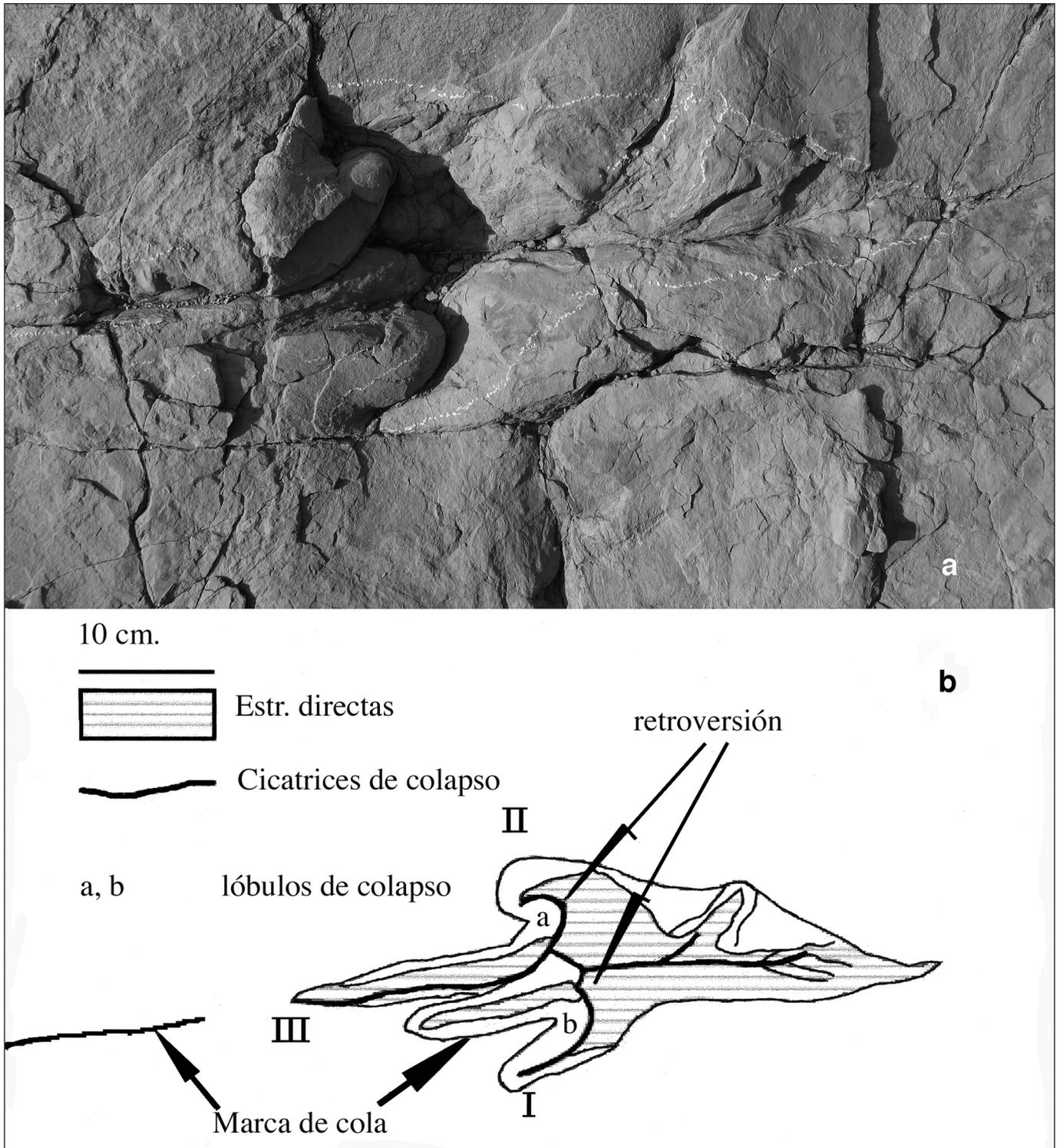


Figura 4. a, 2ELC1. b, estructuras de 2ELC1. Explicación en el texto.
a, 2ELC1. b, 2ELC1 footprint structures. Explanation in the text.

Las estructuras y el movimiento del pie. Fase T (Tabla 2)

En la fase T el pie toca el suelo, se desliza hacia delante y penetra en el barro. Esta fase dura hasta que se ejerce en la “planta del pie” la presión máxima producida por el peso de todo el cuerpo (Fig. 5A, B, C).

Las estructuras asociadas a esta fase T se distribuyen desde la parte trasera hasta la parte media de la huella. Se pueden encontrar:

- marcas de contacto de los dedos (incluida la marca del hallus);
- estrías de deslizamiento en el fondo y las paredes de la icnita;
- y finalmente cicatrices de entrada y paso (Pérez-Lorente, 2003) producidas por los dedos y el metatarso al penetrar en el sedimento, acentuadas por el colapso del barro (Gatesy *et al.*, 1999).

Al deslizar el pie hacia adelante, avanza el metatarso, los hipes se adelantan y los dedos se van abriendo. Los ángulos interdigitales se hacen mayores que los de la pisada normal y se produce la retroversión (Fig. 4) de sus marcas (Thulborn, 1990; Boutakiout *et al.*, 2006). En el colapso posterior (ver figuras de Gatesy *et al.*, 1999) se cierran los lugares de entrada y se forman dos lóbulos - entre la entrada de los hipes y la del ápice de los dedos - que acentúan más la retroversión (Fig. 4). En 2ELC3 la parte trasera de la huella es solamente un ojal de entrada del que sale la cicatriz de paso del metatarso.

Las estructuras y el movimiento del pie. Fase W

En la fase W el pié soporta el peso máximo. A veces esta introducido en el barro el pie digitígrado y una gran parte del metatarso (Fig. 5D). La “planta del pie” se apoya en el fondo del barro blando y durante este apoyo, la parte proximal del metatarso se eleva y adelanta. En su movimiento, el metatarso describe un arco cuyo centro está en el eje de unión metatarso-dedos (Fig. 6D, eje a).

El movimiento del metatarso produce una hendidura postero-delantera que, tras su colapso, deja una cicatriz de paso (Figs. 5, 6) y cuya longitud, en esta rastillada, depende de la profundidad a la que se haya hundido el pie. La cicatriz de paso (Figs. 3, 5 y 6) describe el recorrido del metatarso (Pérez-Lorente, 2003). No hay extrusión de barro en los bordes de las huellas o rebabas, lo cual se atribuye a la poca viscosidad del mismo en el fondo del estrato. El pié en su descenso desplaza el barro que tiene debajo el cual no asciende por los laterales del hueco de la huella sino que fluye por el fondo; gracias a ello se hunde levemente el techo de la capa situado encima del pie (Boutakiout *et al.*, 2006).

En la pisada 2ELC3 el hundimiento del pie induce (Fig. 5D), por encima de él, la depresión de la superficie y las cicatrices circulares de tensión (Hernández Medrano & Pérez-Lorente, 2003) que la circundan. Probablemente tal depresión, se inicia en la fase T, y se acentúa en la fase K cuando el pié abandona el lugar durante su salida y deja vacío el hueco que ocupaba.

Fases	Estructuras directas	Estructuras indirectas	movimiento	Posteriores
T	hueco		contacto	
	estrías de deslizamiento		deslizamiento	
	cicatrices de entrada			
	marca del hallus		penetración	colapso
	hueco frontal de penetración ¹	¿pliegues de las láminas sedimentarias? ²	avance y penetración	
	retroversión de los dedos y gran divaricación	acumulación de barro en la parte interdigital delantera ³	avance	colapso
		lóbulos de caída de barro		
W		¿pliegues de las láminas sedimentarias? ²	apoyo y profundización	
		depresión en el techo de la capa	profundización	
		cicatrices de tensión		
	cicatriz de paso del metatarso		avance del metatarso	
K	cicatriz de salida	rebabas debidas a arrastre de barro	salida del pie	colapso
	marca de la ña III			
		lóbulos de caída de barro		colapso

Tabla 2. Relación de estructuras directas e indirectas en relación a las fases de la pisada. 1, no visible por colapso del barro; 2, inaccesible; 3, la acumulación se disipa ocupando el hueco del paso del dedo II y metatarso, y los lóbulos de caída de barro. *Relation between the direct and indirect structures and the print phases. 1, closed by the collapsed mud; 2, inaccessible; 3, the accumulation are dispersed in the closure of digit II and metatarsal hollow and the interdigital lobes formation.*

Las estructuras y el movimiento del pie. Fase K

La fase K abarca desde que empieza a salir el pié hasta su despegue. El metatarso sigue avanzando. Como el barro es blando, giran verticalmente los dedos (la “planta” del pié abandona la postura horizontal para inclinarse hundiéndose las uñas en relación al talón). Los dedos se unen y sus ejes son la continuación lineal de los metatarsianos (Fig. 6B). El pié abandona el suelo.

El segmento sumergido del metatarso y los dedos salen juntos por un hueco oval (Fig. 6Hd) - en la parte delantera de **hra-** o alargado y superpuesto a la marca del dedo III. En 2ELC2 hay rebaba en dicha parte delantera producida, no por extrusión sino por arrastre de barro al salir el pié. Es probable que alguna de las terminaciones acuminadas

de la cicatriz de salida esté producida, al menos en parte, por la uña del dedo III.

El barro colapsa y deja una marca en forma de gota (hueco oval) cuyo eje mayor es paralelo al eje del **hra**, de manera similar al modelo descrito por Gatesy *et al.* (1999) o una cicatriz a lo largo de la marca del dedo III.

En 2ELC3 (Fig. 5F-H) se separan perfectamente tres partes de la huella que son respuesta a las tres fases anteriores (entrada, apoyo máximo y salida) con las estructuras propias de cada uno de ellas.

La torsión de la cicatriz de paso del metatarso.

Pérez-Lorente (2003) analizó estructuras en pisadas de dinosaurio que mostraban movimiento de giro no paras-

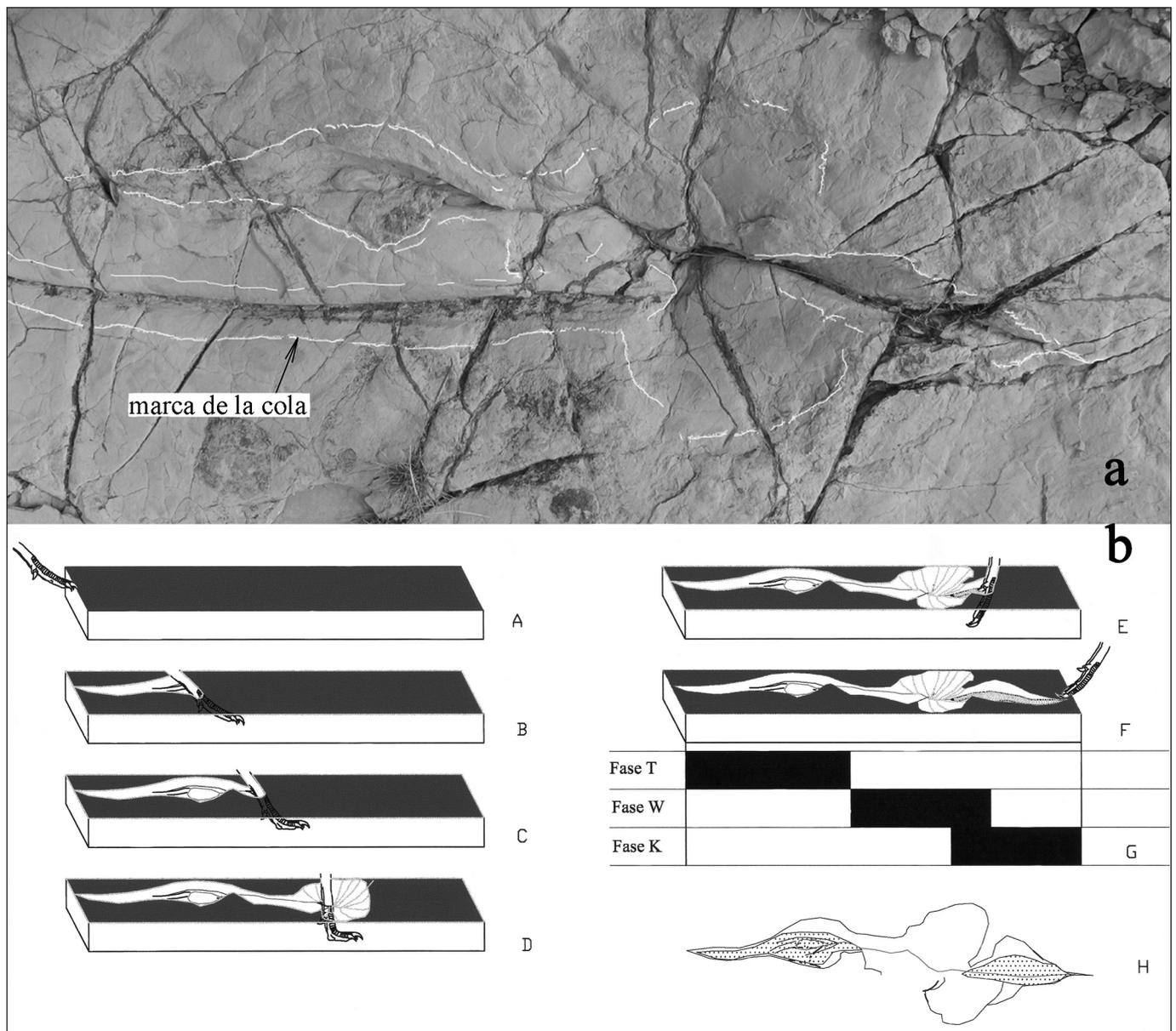


Figura 5. a, 2ELC3. b, movimiento del pié, estructuras y fases de la pisada. Explicación en el texto.
a, 2ELC3. b, foot movement, structures and phases of footprint formation. Explanation in the text.

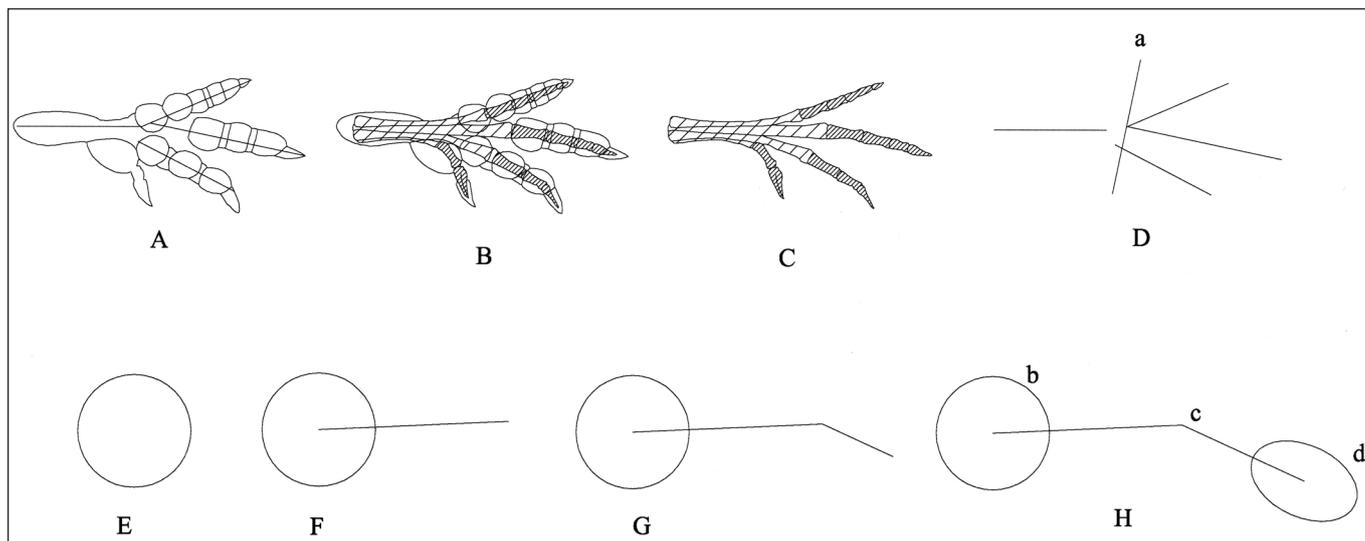


Figura 6. Explicación de la desviación de la cicatriz de paso del metatarso. A y B, huella de *Anomoepus intermedius* Hitchcock, 1865 con la posición de los elementos óseos. C, metacarpianos y falanges del pie. D ejes de los segmentos (mostrando la desviación entre el eje del metatarso y el del dedo III) y eje de giro (a) del pie. E-H secuencia de impresión. H esquema de la huella - círculo (b): zona de entrada del pie en el barro (fase T), línea (c): cicatriz de paso del metatarso (fase W), elipse (d): zona de salida del pie (fase K).

Explanation for deviation of the metatarsal passage incision. A and B, footprint of Anomoepus intermedius Hitchcock, 1865 and relative position of pedal bones. C, metacarpal and digit phalangeal bones. D, axial metatarsal and digit lines (showing the axial III-metacarpal deviation), and rotation axis (a) between the two pedal parts. E-H, imprint sequence. H, footprint elements - circle (b), foot entry zone (phase T); line (c), furrow of metatarsal advance (phase W); ellipse (d), foot exit zone (phase K).

gital del metatarso y de los dedos. Este giro así como el ángulo entre la impresión del metatarso y del sector digitígrado del pie lo había justificado antes (Pérez-Lorente, 1994) por la disposición asimétrica de las superficies de giro entre la primera falange del dedo III y su metatarsiano. La aplicación de esta hipótesis a la formación de la cicatriz de fondo o de paso del metatarso de la parte media de 2ELC3 se sintetiza en la figura 6, que consta de dos partes:

- una superior en la que, sobre la interpretación de *Anomoepus intermedius* Hitchcock, 1865 (cf. Lull, 1904) (Fig. 6A-C) se obtiene la posición de los ejes de los dedos, del metatarso y del de giro entre ambos elementos (Fig. 6D; "a" es el eje de giro mencionado).

- otra, inferior, que representa a 2ELC3, con el sector de entrada del pie en el barro, la cicatriz dejada por el metatarso y el sector de salida (Fig. 6E-H).

El proceso de formación se descompone de la manera que sigue:

- Durante la fase T el pie entra en contacto con el suelo, penetra en su interior deslizándose hacia adelante. En la figura 6E se representa con un círculo el lugar de entrada del pie. El metatarso al penetrar en el barro y al deslizarse hacia adelante (Fig. 5B-C), dejaría la línea idealizada en la figura 6F.

- Durante la fase W el metatarso gira alrededor del eje a. La parte proximal de este segmento va hacia la vertical

del centro de la huella (Figs. 5D, 6G). La traza cambia de ser paralela a la rastrillada a dirigirse hacia el centro del pie digitígrado.

- Durante la fase K, el metatarso se alinea con los dedos que se juntan y salen por la parte delantera (Figs. 5E-F, 6H).

El dinosaurio icnoproductor o icnopyeta (Gand *et al.*, en prensa)

Estas icnitas no muestran marcas de los caracteres anatómicos del pie que permitan hacer medidas directas. No hay estructuras directas copia del total (estampa) o de parte de la superficie inferior del pie. Las estructuras directas que hay en el rastro están relacionadas: con **sas** o surco (debidas al arrastre de la cola); con las debidas al paso del metatarso; y con las cicatrices de entrada y salida del pie del barro. Por la posición de las cicatrices se reconocen tres dedos que apuntan hacia adelante, y uno trasero, dirigido medialmente y más pequeño, es decir la pisada dejada por un animal relativamente grande, tetradáctilo del cual el hallus o dedo interno es menor y menos patente. La rastrillada se relaciona con un animal vertebrado bípedo, tetradáctilo y terrestre.

Por los datos anteriores y por la edad de la formación Villar del Arzobispo (Canudo *et al.*, 2005), solo puede haber sido producida por un dinosaurio. No hay ninguna pisada cuyos caracteres sirvan para identificar al terópodo u

ornitópodo caminante. Pero, la formación de los **hra** de la rastrillada, similar en su parte delantera a las de los ejemplos de Gatesy *et al.* (1999) es más congruente con pisadas de autópodos de dedos largos y estrechos, más capaces de cortar las capas de barro, que con pisadas de autópodos masivos o de dedos anchos y cuyo funcionamiento es similar al de un émbolo (Boutakiout *et al.*, 2006). Por otra parte el hallus dirigido hacia atrás es carácter exclusivo de los dinosaurios terópodos (Thulborn, 1990). Los **hra** son por lo tanto huellas terópodas (Romero Molina *et al.*, 2003).

Solo se han hecho aproximaciones (Tabla 3) para encontrar el rango en el que se mueven algunas de las dimensiones biométricas. La longitud del pié digitigrado es una de ellas, y se ha hecho teniendo en cuenta: las marcas dejadas por el hallus; la parte trasera de los lóbulos de caída de barro; y los ápices de los dedos laterales. La medida de longitud de las pisadas tiene por lo tanto valor aproximativo, así como lo que de ella se deduce.

La longitud media de las estampas que resultan empleando esta aproximación es de 27 cm, es decir las dimensiones del pie de un terópodo de talla media (García Hernández *et al.*, 2003).

Las zancadas son casi el doble de los pasos, con lo que ángulo de paso resulta muy alto. Esto y las cifras tan relativamente bajas de la amplitud y de la luz de rastrillada son perfectamente compatibles con pistas en las que los pies pisan sobre la línea media o de vía estrecha.

Haciendo la aproximación a las medidas que se obtienen de la rastrillada (Tabla 3) se encuentran los siguientes datos:

- el acetábulo estaría a una altura de 135 cm (Thulborn, 1990),

- la velocidad deducida oscila entre 8'5 km/h (Alexander, 1976; Thulborn, 1990) y 5'7 km/h (Demathieu, 1986).

En rastros semiplantígrados (Kuban, 1989; Pérez-Lorente, 1994) la velocidad de marcha calculada es elevada en contra de lo que debería esperarse. Como parte de esos rastros se han atribuido a la modificación de la marcha para caminar mejor por barro blando (Kuban, 1989; Romero Molina *et al.*, 2003b), los autores anteriores propusieron que hay dinosaurios que, caminando lentamente, alargan voluntariamente el paso al atravesar lugares con esas condiciones.

EL SURCO ALARGADO (**sas**)

Descripción: A lo largo de la rastrillada (Figs. 2, 3) hay una incisión o surco sigmoideo formado por segmentos discontinuos que se superpone a las pisadas. La profundidad y la anchura del surco no son constantes; en algunos lugares se trata de una marca fina de pocos milímetros de anchura mientras que en otros puede llegar a ser del orden de medio decímetro. Cada segmento, que comienza siendo una marca estrecha, se va ensanchando hacia delante.

La sección tiene forma de V con estrías en las paredes paralelas a la dirección de alargamiento del surco. No se ven bordes de expulsión, normales en algunas de estas icnitas.

Como se ha dicho, el surco se produjo después de las pisadas y así se aprecia en los puntos en donde las cruza. Además de romper la continuidad de las líneas de contorno y modificar otras estructuras de **hra**, el **sas** se instala sobre ellos. La profundidad del surco es menor que la de

hra/huella	l	P	Ap	z	Ar	Lr	h	z/h	v ₁	v ₂
2ELC3		112								
2ELC2	25	125	178	237	2'5	25	124	1'7	8'4	5'7
2ELC1	30						145			
2ELC0										
2ELC ₁										
2ELC ₂		117								
2ELC ₃		124	175	241	3	32		1'8	8'6	5'8
2ELC ₄										
media	27	119	176	239	2'5	29	134	1'7	8'5	5'7

Tabla 3. Datos y deducciones numéricas de las pisadas de 2ELC. Abreviaturas: l, longitud de la pisada; P longitud de paso; Ap, ángulo de paso; z, longitud de la zancada; Ar, amplitud de rastrillada; Lr, luz de rastrillada; h, altura del acetábulo; z/h zancada relativa (Thulborn, 1990); v₁, v₂, velocidad de marcha según Alexander (1976) y Demathieu (1986) respectivamente.

Measurements and numerical data from 2ELC footprints. Abbreviations: l, pes length; P, pace length; Ap, pace angle; z, stride length; Ar, trackway deviation; Lr, trackway width; h, acetabulum height; z/h, relative stride length (Thulborn, 1990); v₁, v₂, progresion speed from Alexander (1976) and Demathieu (1986) respectively.

los **hra**, de manera que cuando los atraviesa puede dejar parte del barro que arrastra en su interior (2ELC₃) y pasar por encima de las partes más profundas sin afectarlas (2ELC₂, 2ELC₃). El **sas**, donde se cruza con el rastro del cocodrilo, se le superpone. En la pisada 1ELC_{6p} (Fig. 2), deja una estría en el interior del dedo III (poco profundo) y arrastra barro al interior del hueco del dedo II. En su salida de este dedo, hace una incisión en la línea de contorno de la huella.

El **sas** está relacionado con **hra** en tanto que: sigue la misma dirección; la polaridad de su formación es la misma que la de la rastrillada (más modernos hacia el Oeste), y; ambos son estructuras directas icnológicamente hablando.

Atribución del surco alargado (**sas**)

La relación espacial, a lo largo de 10 metros, entre las dos estructuras descritas (**hra** y **sas**) y sus dimensiones, en ambos casos, del orden del decímetro, parecen implicar que ambas están producidas por el mismo dinosaurio. Se consideran ambas asociadas a la marcha de un animal cuyos autopodios y cola dejarían las marcas de 2ELC. Según Hunt & Lucas (1998) y Dalla Vecchia *et al.* (2000), características propias de las marcas de cola son:

- Es una depresión estrecha y lineal, continua o discontinua.
- Que sigue, o se sitúa en, la línea media de un rastro tetrápodo.
- Generalmente de trazado sigmoideo.
- Sección en “V” o en “U”.
- A veces una de las paredes es más vertical que la otra.
- Las paredes y el fondo suelen tener estrías paralelas al trazado
- Bordes de extrusión de barro.

En ocasiones hay en el interior de las marcas de cola señales transversales como en *Otozoum* (ver Olsen & Rainforth, 2003) o en forma de raspa de pescado que apuntan en sentido contrario al de la marcha (*Moyenisauropus longicaudata* Ellemberger, 1974). Si se sistematizan los datos publicados (Jiménez Vela & Pérez-Lorente, en prensa) se deduce que las marcas terópodos de cola son estrechas y con sección en V (Hitchcock, 1858, 1865; Lull, 1904; Ellenberger, 1974; Yang & Yang, 1987; Moratalla *et al.*, 2003; Lockley *et al.*, 2003; Platt *et al.*, 2004; Carruthers, 2005) mientras que las ornitópodos y saurópodos son anchas y de fondo relativamente plano o de arco muy abierto (Bird, 1941, 1944; Viera *et al.*, 1984; Gillette & Thomas, 1985; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1993; Hunt & Lucas, 1998, 2004; Dalla Vecchia *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2000; Irby & Albright, 2002; Torcida *et al.*, 2003). Algunos autores han generalizado esta observación y concluyen que la sección ventral del apéndice caudal asociado con icnitas terópodos era afilada. También existen pistas de dudosa interpretación, y otras cuyas observaciones no

concuerdan con lo anteriormente escrito (García-Ramos *et al.*, 2004),

Recientemente Li *et al.* (2006) describen un rastro con marca de cola estrecho asociado a rastrilladas ornitópodos excepcionales (*unusual ornithopods trackways*) que muestran dedos separados, marcas de arrastre de uña hacia atrás en la fase T, y que asocian a dinosaurios seminadando. Tanto las fotografías del artículo como la descripción del rastro no permiten afirmar sin dudas que sean huellas ornitópodos las asociadas a la traza de la cola.

En **sas** se muestran todos los caracteres citados anteriormente excepto bordes de extrusión patentes, marcas transversales (de apoyo sin marcha) o en forma de raspa de pescado. Además se ha constatado que la polaridad de formación de **sas** es la misma que la de los **hra** y, como se verá más adelante, que el periodo de la sinusoide coincide con el periodo de la rastrillada. Se confirma por lo tanto que los **sas** son marcas de cola del mismo dinosaurio que dejó impresos los **hra**.

Las huellas de los pies y las marcas de cola de esta rastrillada tienen caracteres propios de icnitas terópodos e impropios de cualquier otro icnotipo. Se propone por lo tanto que fueron dejadas por un dinosaurio terópodo de talla media.

Las marcas de cola citadas en la literatura van siempre con rastros que tienen alguna irregularidad (Torcida *et al.*, 2003; Hunt & Lucas, 2004; Coutinho, 2006; Li *et al.*, 2006). Esto quiere decir que, en marcha normal los dinosaurios no dejan estas marcas y que por lo tanto ninguno arrastraba la cola por el suelo, aunque quizá haya una excepción en el ejemplo citado por Hunt & Lucas (2004) con varios rastros paralelos con marcas de cola. En ese sentido 2ELC está de acuerdo con los descritos hasta ahora, dado que las marcas de cola están asociadas con pisadas con marcas de metatarso y hallus, de pies que penetran mucho en el barro.

EL TIPO DE MARCHA

RELACIÓN ENTRE LA COLOCACIÓN DE LAS PISADAS Y LA TRAZA DE LA COLA

El trazado

La marca de la cola es sinusoide. La amplitud de la sinusoide es una función que depende de dos variables: del valor del ángulo de giro del eje de la cola (Fig. 7D) y de la distancia entre el centro de giro y el apoyo en el suelo. El centro de giro está en el punto de cruce entre la columna vertebral y el eje que une los acetábulos. Como es fácil deducir, cuanto mayor sea el contoneo (ángulo de giro del eje acetabular) mayor será la amplitud de la marca de la cola y cuanto mayor sea la distancia entre el centro de giro y el apoyo, mayor será también la amplitud de la sinusoide.

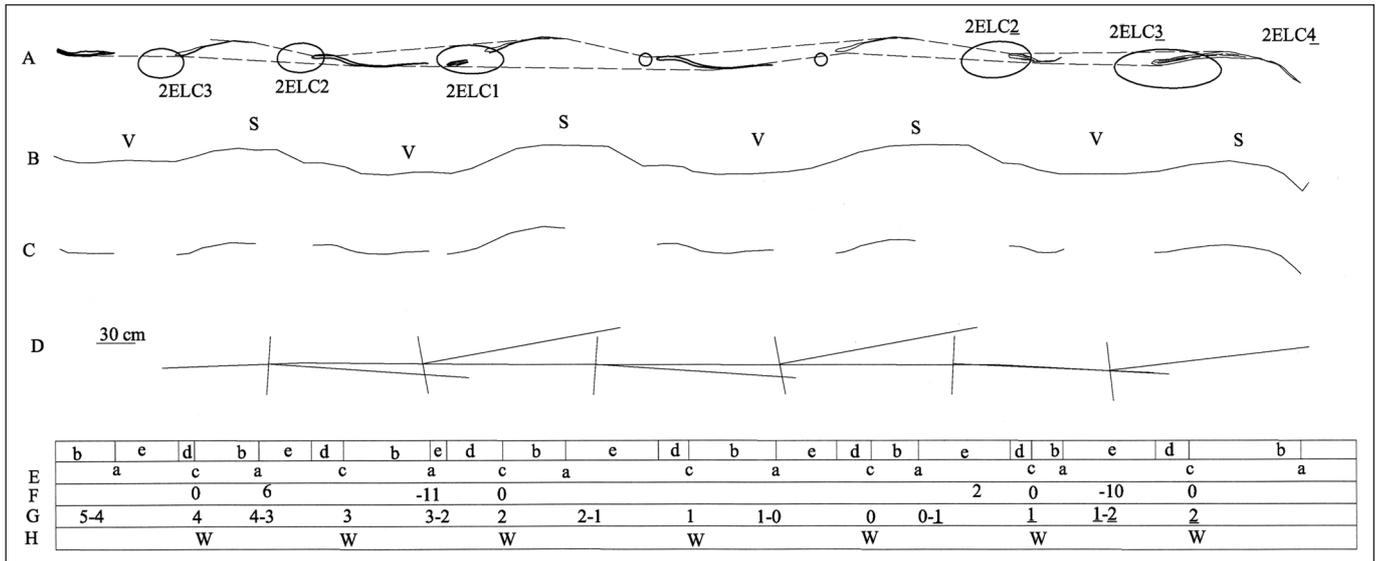


Figura 7. Relación entre las marcas y movimiento de la cola, las pisadas y la fase W para el pie apoyado. A, esquema de la rastrillada; envolventes de los **hra**, marcas de la cola y amplitud exterior de la pista de la cola; sin siglas las icnitas supuestas. B, idealización del trazado del punto más bajo de la cola (S y V son los senos y nodos de la senoide). C, icnitas de la cola. D, posición del eje de los acetábulos y de la cola en la zona de mayor amplitud de la senoide. E, sectores de la senoide: a, inicio de la marca; b, sector intermedio; c, punto de inflexión; d, máxima profundidad; e, zona sin marca. F, ángulo entre el eje de los acetábulos y la línea media. G, pies en contacto con el suelo. H fase de peso máximo (W) para el pie correspondiente. *Relation between the tail movement and drag marks, the footprints, and W-phase of the planted foot. A, schema of the trackway: circumscribed **hra** curves; tail drags and breadth tail piste; the supposed ichnites are without catalogue number. B, hypothetical trace of the lower tail point (S and V are the sinusoidal nodes and antinodes). C, tail ichnites. D, acetabular and tail axis position in the maximal sinusoid amplitude. E, tail drag mark parts: a, touch point; b, intermediate zone; c, inflexion point; d, highest depth; e, zone without tail drag mark. F, angle between the acetabular axis and midline. G, ordinal trackway pes which interact with the substratum. H, situation of the weight-bearing phase (W).*

Como el movimiento es congruente con la marcha (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1993) la distancia de una zancada (unos 240 cm en 2ELC, Fig. 7) será la pauta o longitud de onda que determine la repetición o periodicidad de las estructuras. Cada segmento de marca de cola se inicia con una estría muy fina (menos de 1 cm de anchura) que va hundiéndose a medida que avanza. Alcanza su máxima profundidad a la altura de los **hra**, en donde desaparece para repetir el mismo esquema hasta llegar al **hra** siguiente. De la observación (Fig. 7) se deduce que la curva es periódica en cuanto a que se repiten con el mismo orden:

- las interrupciones de **sas** (Fig. 7E, e) en el entorno de cada **hra**;
- el comienzo de los segmentos (Fig. 7E, a) en la zona de máxima amplitud de onda (Fig. 7B,S y 7B, V);
- los puntos de inflexión (Fig. 7E, c);
- las partes de máxima profundidad (Fig. 7E, d) en el entorno de los **hra** ;
- la disposición de la concavidad en los **hra** apuntando hacia el interior de la rastrillada (Fig. 7A).

El eje caudal y el acetabular

Se puede relacionar cada punto de la senoide con la posición de los dos autópodos si se conoce el tipo de

andar sauriforme o aviforme del dinosaurio (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1993). No es necesario conocer la altura de los acetábulos.

En los lados de **sas** no se observan estructuras que indiquen que la cola haga presión lateral izquierda o derecha fuerte propia del andar aviforme. Esto permite suponer que el apéndice caudal se empleaba para guardar el equilibrio anteroposterior y no el equilibrio lateral y que la marcha era de tipo sauriforme. Es decir, el eje de la cola es la continuación del eje dorsolumbar de la columna vertebral y por lo tanto el eje acetabular es perpendicular al eje caudal durante el movimiento de ambos segmentos.

En la figura 7D, está dibujada la posición de los ejes en los puntos de tangencia a los senos y vientres de la senoide. El punto de intersección entre ambos ejes se ha colocado en la línea media en el punto intermedio entre dos pisadas. La longitud de los ejes está exagerada en ambos casos.

Posición de los ejes durante la marcha

La concavidad de las senoideas apuntan en las **hra** hacia el interior de la rastrillada, mientras que los puntos de inflexión se sitúan en los segmentos intermedios.

Cuando el dinosaurio tiene apoyadas en el suelo las dos extremidades la senoide tiene su máxima amplitud. Los

puntos de inflexión se supone que se producen cuando el eje de los acetábulos es perpendicular a la línea media, es decir cuando el dinosaurio se apoya solamente sobre un pie y el otro avanza en el aire (este momento es también de la fase W o de carga máxima sobre uno de los pies).

Así, (Fig. 7G) en el momento en el que la cola comenzara a atravesar la marca dejada por 2ELC4, el dinosaurio tenía apoyado en el suelo el pie 2ELC3 (detrás) y avanzaba el pie contrario por el aire.

En el instante (Fig. 7G, 7H) en el que se marca el punto de inflexión situado entre 2ELC4 y 2ELC3 el dinosaurio estaba apoyado sobre 2ELC2. Esta posición permite deducir la distancia entre el apoyo de la cola en el suelo y la proyección vertical del acetábulo sobre la rastrillada.

A partir de lo anterior se puede dibujar la posición girada de los ejes acetabular y caudal durante la marcha. En la figura 7D se ha indicado la posición de la cola y del eje de los acetábulos (perpendicular a la anterior) en los puntos de máxima amplitud. Como el giro (Fig. 7F) del eje caudal tiene que ser aproximadamente el mismo que el acetabular, se deduce que tal contoneo debe ser la media del total, es decir de $5-6^{\circ}$ hacia cada lado (Fig. 7F).

LA VARIACIÓN DE PROFUNDIDAD DE LA MARCA DE LA COLA

La variación de profundidad es también baja en comparación con la parte de autopodio que penetra en el barro. Si suponemos que la pérdida de volumen de la roca ha sido del 50 % (es decir la potencia del estrato se ha reducido a la mitad) la profundidad en cada paso de la marca de la cola llegaría a unos 10-12 cm.

La máxima profundidad (unos 12 cm) se corresponde con la posición más baja de la cola. Esta posición se tiene que deber a:

a) bajada vertical de la cola acorde con el movimiento vibratorio armónico arriba-abajo del centro de gravedad congruente con la marcha y con el hundimiento de los dos pies en el interior del barro;

b) bajada vertical de la cola acorde con un balanceo arriba-abajo de la columna vertebral (sector dorso-caudal) pivotando en los acetábulos.

Si la variación de profundidad se debiese al movimiento oscilatorio (arriba-abajo) del centro de la cadera, la profundidad de la marca aumentaría y disminuiría progresivamente. Paradójicamente (Fig. 7A y 7H) coinciden con la mayor amplitud de la senoide (ambos pies apoyados) tanto la mayor como la menor profundidad de la curva, incluidas las interrupciones de su trazado. No es posible que la profundidad máxima y mínima se deba al descenso de la cadera debido al apoyo y hundimiento simultáneo de los dos pies del dinosaurio.

La parte más baja y la interrupción del **sas** están a la vez en las zonas de máxima amplitud. Dicho de otra manera,

después del punto de inflexión (Fig. 7G y 7H) el pie que va por el aire se adelanta (giro del eje acetabular). El **sas** va alcanzando primero su máxima amplitud e inmediatamente después su máxima profundidad. Con la misma posición relativa de los pies, la marca desaparece totalmente y, tras unos decímetros, vuelve a mostrarse reiniciándose someramente el **sas** en la zona de máxima amplitud.

En nuestra interpretación el animal mueve el tronco (sector dorso lumbar) hacia arriba (hasta el adelantamiento máximo del pie que va por el aire) y abajo (hasta el inicio de la salida del pie trasero) provocando el movimiento contrario del sector caudal de la columna, probablemente para guardar el equilibrio, quizá acentuado por el estiramiento voluntario del paso, mientras adelanta un pie por el aire y avanza al paso siguiente.

MOVIMIENTO Y POSICIÓN DE LOS SEGMENTOS DEL CUERPO DEL DINOSAURIO

Según este planteamiento, el movimiento se podría explicar como sigue:

- Máxima presión sobre el fondo (fase W, Fig. 7H) por apoyo sobre uno de los pies (Fig. 7G), metatarso del pie delantero (derecho, Fig. 8.3) en su posición baja; eje de los acetábulos perpendicular a la línea media (Fig. 7F), línea senoide en el punto de inflexión (Fig. 7E,c, 7A, 7B). Parte delantera del tronco en proceso de elevación (Fig. 8.3).

- Adelantamiento del pie contrario (izquierdo, Fig. 8.4), sigue la máxima presión sobre el fondo; metatarso en posición baja; eje de los acetábulos girando; línea senoide llegando a la máxima amplitud (Fig. 7E, d). Parte delantera del tronco cercana a su posición más elevada (Fig. 8.4).

- El pie izquierdo comienza a descender (Fig. 7G) y va a tocar el suelo; metatarso (del pie hundido, derecho) girando sobre la articulación con los dedos, hacia el interior de la pista; eje de los acetábulos en el máximo de giro (Fig. 7D), línea senoide aumentando de profundidad (Fig. 7A, 7C, 7E, e). La parte delantera del tronco en su posición más alta (Fig. 8.5).

- El pie delantero (izquierdo) toca y penetra en el suelo (comienzo de la fase T), metatarso del pie delantero deslizándose hacia adelante en el interior del barro, metatarso del pie (derecho) posterior acercándose a la cicatriz de salida; eje de los acetábulos en el máximo de giro (Fig. 7D, 7F); la línea senoide alcanza su máxima profundidad y se interrumpe (Fig. 7A, 7C, 7E, a). La parte delantera del tronco tiende a la horizontal (Fig. 8.6).

- El pie delantero ha penetrado en el suelo; metatarso del pie posterior en la cicatriz de salida; eje de los acetábulos en el máximo de giro (Fig. 7D, 7F); comienza el trazo siguiente de la línea senoide. La parte delantera del tronco se horizontaliza y posteriormente se va elevando (Figs. 8.7, 8.1).

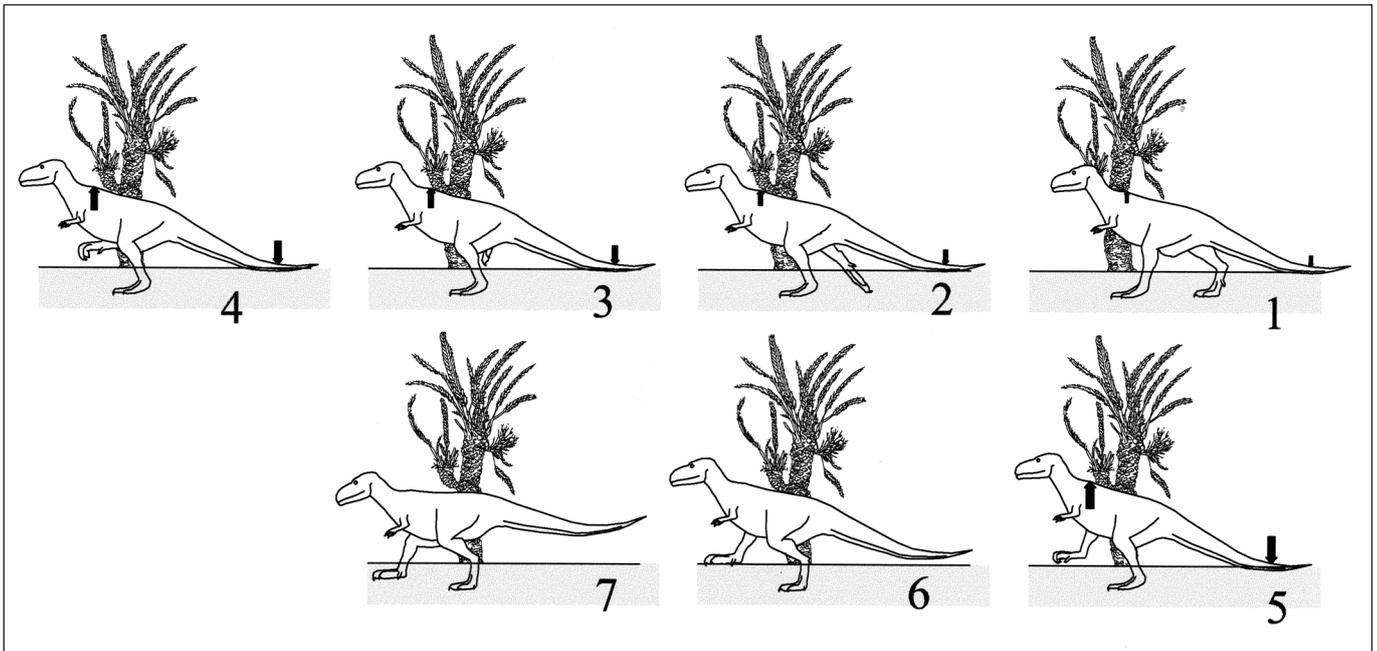


Figura 8. Reconstrucción del movimiento del dinosaurio; el fondo es el esquema de una gimnosperma, *Williamsonia*, tomada de Livingstone (1997). Explicación en el texto.

Reconstruction of the dinosaur trackmaker movements; the background is the reconstruction of a gymnosperm, Williamsonia based on Livingstone (1997). Explanation in the text.

- El pie delantero va recibiendo cada vez mayor peso del cuerpo (fase W) cuyo centro de gravedad se acerca a la vertical del centro del pie, metatarso del pie trasero y primeras falanges en el mismo plano; eje de los acetábulos aumentando el ángulo con la línea media (hasta 90°), aumenta la profundidad de la marca de la cola (Fig. 7E,b). Parte delantera del tronco elevándose (Figs. 8.2, 8.3).

Cuando el dinosaurio tenía apoyado solo uno de los pies, levantaba la parte delantera del cuerpo para equilibrar el avance del pie elevado. Una vez que este pie tocaba el suelo, balanceaba el cuerpo descendiendo la parte delantera de manera que también así iba cargando progresivamente el peso en el pie adelantado. Este movimiento de balanceo provocaba la elevación y descenso de la cola en sintonía con la ondulación izquierda derecha relacionada con el movimiento cadencioso de la cintura pélvica.

La secuencia anterior, está de acuerdo con la hipótesis de García-Ramos *et al.* (2002a) de dificultad de movimientos en zonas con gran espesor de barro blando, lo cual sería un grave problema para el desenvolvimiento en medios fangosos de los dinosaurios carnívoros, al menos en su relación con grandes herbívoros.

CONCLUSIONES

Se describen por primera vez una rastrillada terópoda asociada a la marca de la cola en la que se relacionan la

forma geométrica de las icnitas con las fases de la pisada y con el movimiento del dinosaurio.

Como en la generalidad de los rastros bípedos de dinosaurios con marca de cola descritos, este se encuentra asociado a pisadas relativamente anómalas. En esta rastrillada la anomalía está asociada a marcha sobre sustrato espeso de fango arenoso muy blando, asociación invocada en algún otro lugar con rastros de cola.

La identificación del caminante no se puede hacer mediante la anatomía del pie sino analizando estructuras directas que no muestran ninguna de las características biomórficas de los autópodos. Se propone hacer general la observación de otros paleoicnólogos en el sentido de que las marcas de cola terópodos tienen sección en V mientras que las ornitópodos y saurópodos la tienen en U.

El trazado sinusoide y la disposición con las pisadas permiten asociar el movimiento de balanceo (arriba-abajo) de la columna vertebral y el ángulo de giro horizontal del eje que une los acetábulos, con el movimiento del dinosaurio durante la marcha. La marcha de este dinosaurio probablemente fuera muy difícil en este ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Los trabajos de investigación se han hecho amparados por la autorización de la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón (expediente 360/2006). A D. José Ma-

ria Herrero por su hospitalidad y atenciones; a Ana Calderón Ramírez y Pilar Pérez-Lorente que contribuyeron con su trabajo de campo, a Nieves Hernández y Fidel Torcida por la revisión y anotaciones al primer manuscrito y a Ignacio Canudo y José Carlos García-Ramos por su revisión y comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R. McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, **261**, 129-130.
- Allen, J. R. L. 1997. Subfossil mammalian tracks (Flandrian) in the Severn Estuary S.W. Britain: mechanics of formation, preservations and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B*, **352**, 418-518.
- Avanzini, M. 1998. Anatomy of a footprint: bioturbation as a key to understanding dinosaur walk dynamics. *Ichnos*, **6**, 129-139.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo, *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, **15**, 4-17.
- Bird, R. T. 1941. A dinosaur walks into the museum. *Natural History*, **47**, 74-81.
- Bird, R. T. 1944. Did *Brontosaurus* ever walk on land? *Natural History*, **53**, 60-67.
- Boutakiout, M., Hadri, M., Nouri, J., Caro, S. & Pérez-Lorente, F. 2006. The syngenetic structure suite of dinosaur footprints in finely laminated sandstones: Site nº 1 of Bin el Ouidane (IBO; Central Atlas, Morocco). *Ichnos*, **13**, 69-79.
- Canudo, J. I., Aurell, M., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico medio-Berriasiense inferior) en Galve (Teruel). *Geogaceta*, **38**, 39-42.
- Carruthers, S. N. 2005. Squating dinosaur tracks at Johnson's Farm in St George. <http://geology.utah.gov/utahgeo/dino-fossil/stgeorgetracks/squatting.htm>, *Utah Geological Survey Publications*, 3 pp.
- 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. *Ciencias de la Tierra*, **12**, 190 pp.
- Casanovas-Cladellas, M. 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, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2 (La Rioja, España). *Zubía Monográfico*, **5**, 9-133.
- Coutinho, C. (Coord.) 2006. http://oficina.cienciaviva.pt/~pw011/jazidas/outras_pistas_cauda.html; http://oficina.cienciaviva.pt/~pw011/jazidas/pistas_caudas_ornitopodes.html
- Dalla Vecchia, F., Tarlao, A., Tunis, G. & Venturini, S. 2000. New dinosaur track sites in the Albian (Early Cretaceous) of the Istria Peninsula (Croatia). *Memorie di Scienze Geologiche*, **57**, 192-293.
- Demathieu, G. 1986. Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, **19**, 327-333.
- Demathieu, G., Gand, G., Sciau, J. & Freytet, P. 2002. Les traces des pas de dinosaures et autres archosaures du Lias Inferieur des Grands Causses, Sud de la France. *Palaeovertebrata*, **31**, 143 pp.
- Ellenberger, P. 1974. Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d'Afrique du Sud (II^{ème} Partie: Le Stromberg superieur. I Le biome de la zone B₁ au niveau de Moyeni: ses biocénoses). *Palaeovertebrata*, Mem. Extr., 1-170.
- Fornós, J. J., Bromley, R. G., Clemmensen, L. B. & Rodríguez-Perea, A. 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **180**, 277-313.
- Foster, J. R., Hamblin, A. H. & Lockley, M. G. 2000. The oldest evidence of a sauropod dinosaur in the western United States and other important vertebrate trackways from Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. *Ichnos*, **7**, 169-181.
- Gand, G., Demathieu, G. & Montenat, C. En prensa. Les traces de lissamphibiens, de dinosaures et autres reptiles du Mésozoïque français: inventaire et interprétations. *Palaeovertebrata*.
- García-Hernández, M., López-Garrido, J. C. & Pérez-Lorente, F., 2003. Pisadas de dinosaurio en el tránsito Jurásico-Cretácico de la Sierra del Pozo (Provincia de Jaén, España). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (coord. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de la Tierra*, **26**, 41-48.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Lires, J. 2002a. Terópodos precavidos y refugios para saurópodos. Hipótesis basadas en icnitas de dinosaurios del Jurásico de Asturias. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. (Ed. F. Pérez-Lorente). Resúmenes, 24.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Lires, J. 2002b. Icnitas de dinosaurios, tipos de sedimento y consistencia del sustrato. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. (Ed. F. Pérez-Lorente), Resúmenes, 25-26.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Lires, J. 2004. *Guía del Jurásico de Asturias*. Zinco Comunicación, Gijón, 118 pp.
- Gatesy, S. M. 2003. Direct and indirect tracks features: what sediment did a dinosaur touch? *Ichnos*, **10**, 91-98.
- Gatesy, S. M., Middleton, K. M., Jenkins, F. A. & Shubin, N. H. 1999. Three dimensional preservation on foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, **399**, 141-144.
- Gillette, D. D. & Thomas, D. A. 1985. Dinosaur tracks in the Dakota Fm (Aptian-Albian) at Clayton Lake State Park, Union County, New Mexico. *6th Field Conference of Sta Rosa, New Mexico Geological Society, Guidebook*, 283-288.
- Hernández Medrano, N. & Pérez-Lorente, F. 2003. Un nuevo yacimiento de icnitas de dinosaurio. La Ilaga (Terroba,

- La Rioja. España). Suelo flexible y rastrilladas paralelas. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. (Coord. F. Pérez-Lorente), *Ciencias de la Tierra*, **26**, 195-214.
- Heyler, D. & Lessertisseur, J. 1963. Pistes de tétrapodes permians dans la région de Lodève (Hérault). *Mémoires du Museum national d'Histoire Naturelle. Paris*, **11**, 125-211.
- Hitchcock, E. 1858. Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, specially its fossil footmarks. In: *Natural sciences in America*. William White Printer, Boston, 220 pp.
- Hitchcock, E. 1865. *Supplement to the Ichnology of New England. A report to the Government of Massachusetts in 1863*. Wright and Potter State Printers, Boston, 96 pp.
- Hunt, A. P. & Lucas, S. G. 1998. Tetrapod ichnofaunas from the Lower Cretaceous of northeastern New Mexico, USA. In: *Lower and Middle Cretaceous ecosystems*. (Eds. S. G. Lucas, J. I. Kirkland & J. W. Estep). *New Mexico. Museum of Natural History and Sciences Bulletin*, **14**, 163-167.
- Hunt, A. P. & Lucas, S. G. 2004. Multiple parallel dinosaur tail drags from the Early Cretaceous of New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology. Abstracts of papers. 64th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology*, **24**, suppl to 3, 73A.
- Irby, G. V. & Albright, III, L. B. 2002. Tail-drag marks and dinosaur footprints from the Upper Cretaceous Toreva Formation, northeastern Arizona. *Palaios*, **17**, 516-521.
- Jiménez Vela, A. & Pérez-Lorente, F. En prensa. El Corral del Totico. Dos nuevos yacimientos con pistas singulares (La Rioja. España). *Zubia*.
- Kuban, G. J. 1989. Elongate dinosaur tracks. In: *Dinosaur tracks and traces* (Eds. D. D. Gillette & M. G. Lockley). Cambridge University Press, Cambridge, 57-72.
- Li, D., Azuma, Y., Fujita, M., Lee, Y.-N. & Arakawa, Y. 2006. A preliminary report on two new vertebrate track sites including dinosaurs from the Early Cretaceous Hekou Group, Gansu Province, China. *Journal of the Paleontological Society, Korea*, **22**, 29-49.
- Livingstone, Y. 1997. http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=GYMN001B&File_type=GIF
- Lockley, M. 1991. *Tracking dinosaurs; a new look at an ancient world*. Cambridge University Press, Cambridge, 238 pp.
- Lockley, M., Matsukawa, M. & Li, J. 2003. Crouching theropods in taxonomic jungles: ichnological and ichnotaxonomic investigations of footprints with metatarsal and ischial impressions. *Ichnos*, **10**, 169-177.
- Loope, D. B. 1986. Recognizing and utilizing vertebrate tracks in cross-section: Cenozoic hoofprints from Nebraska. *Palaios*, **1**, 141-151.
- Lull, R. S. 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Memoir Boston Society Natural History*, **5**, 461-557.
- Manning, P. L. 2004. A new approach to the analysis and interpretation of tracks: examples from the dinosaurs. In: *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis* (ed. D. McIlroy). *Geological Society London, Special Publications*, **228**, 93-123.
- Meléndez, A. & 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. J., Hernán, J. & 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**, 229-240.
- Olsen, P. E. & Rainforth, E. C. 2003. The early Jurassic ornithischian dinosaur ichnogenus *Anomoepus*. In: *The great rift valleys of Pangea in eastern North America* (Eds. P. M. Le Tourneau & P. E. Olsen). Columbia University Press, **2**, 314-368.
- Pérez-Lorente, F. 1994. Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubia monográfico*, **5**, 189-228.
- Pérez-Lorente, F. 1996. Pistas terópodas en cifras. *Zubia*, **14**, 37-55.
- Pérez-Lorente, F. 2003. Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja, España). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Coord. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de La Tierra*, **26**, 161-194.
- Pérez-Lorente, F. & Ortega, F. 2003. Dos nuevos rastros de arcosaurios en el Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). El yacimiento de El Cantalar. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Coord. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de La Tierra*, **26**, 129-136.
- Platt, B. F., Hasiotis, S. T. & Kvale, E. P. 2004. A new theropod trackway with an associated tail trace from the Upper Jurassic Morrison Formation, Bighorn Basin, Wyoming, USA. In: *Denver Annual Meeting*. Geological Society of America. *Abstracts with programs*, **36**, 66.
- Requeta, E., Hernández Medrano, N. & Pérez-Lorente, F. En prensa. La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento icnológico de La Rioja (España). *Zubia*.
- Romero Molina, M. M., Pérez-Lorente, F. & Rivas Carreras, P. 2001. Estructuras asociadas con huellas de dinosaurio en La Rioja (España). *Zubia*, **19**, 61-96.
- Romero Molina, M. M., Pérez-Lorente, F. & Rivas Carreras, P. 2003a. Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Coord. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de La Tierra*, **26**, 13-32.
- Romero Molina, M. M., Sarjeant, W. A. S., Pérez-Lorente, F. López, A., & Requeta, E. 2003b. Orientation and characteristics of theropod trackways from the Las Losas palaeoichnological site (La Rioja, Spain). *Ichnos*, **10**, 241-254.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. & Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos*, **60**, 170-202.
- Soria de Miguel, A. R. 1997. *La sedimentación en las cuencas marginales del Surco Ibérico durante el Cretácico Infe-*

- rior y su control estructural*. Tesis doctoral, Servicio de Publicaciones, Universidad de Zaragoza, 363 pp.
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall, London, 410 pp.
- Thulborn, R. A. & Wade, M. 1989. A footprint as a history of movement. In: *Dinosaur tracks and traces* (Eds. D. D. Gillette & M. G. Lockley). Cambridge University Press, 51-56.
- Torcida, F., Montero, D., Huerta, P., Izquierdo, L. A., Pérez, G., Pérez-Lorente, F. & Urién, V. 2003. Rastro ornitópedo de andar cuadrúpedo con marca de cola. Cretácico Inferior (Burgos, España). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Coord. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de La Tierra*, **26**, 109-118.
- Viera, L. I., Torres, J. A. & Aguirrezabala, L. M. 1984. El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, **36**, 3-22.
- Yang, X. L. & Yang, D. H. 1987. *Dinosaur footprints from Mesozoic of Sichuan basin*. Sichuan Science Technological Publications. 1-30.
- Manuscrito recibido*: 28 de Septiembre, 2006
Manuscrito aceptado: 10 de Septiembre, 2007