

ICNITAS DE POSIBLES DINOSAURIOS TIREÓFOROS DEL JURÁSICO INFERIOR (ALTO ATLAS, GOULMIMA, MARRUECOS)

Majid HADRI¹, Xabier PEREDA SUBERBIOLA², Mohamed BOUTAKIOUT¹ y Félix PÉREZ-LORENTE³

¹ Faculté des Sciences, Université Mohamed V, Avenue Ibn Batota, Rabat-Agdal, Marruecos. hadri@fsr.ac.ma; boutak@fsr.ac.ma

² Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao. xabier.pereda@ehu.es

³ Edificio C-T, Universidad de La Rioja. C/ Madre de Dios, 53. 26006-Logroño. felix.perez@dq.unirioja.es

Hadri, M., Pereda Suberbiola, X., Boutakiout, M. & Pérez-Lorente, F. 2007. Icnitas de posibles dinosaurios tireóforos del Jurásico Inferior (Alto Atlas, Goulmima, Marruecos). [Possible thyreophoran dinosaur tracks from the Lower Jurassic (High-Atlas, Goulmima, Morocco).] *Revista Española de Paleontología*, **22** (2), 147-156. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

After the discovery of several dinosaur tracksites in the Carixian (Pliensbachian; Middle Liassic) near Goulmima (Central High-Atlas of Morocco), a prospection campaign leads to the find of a new relevant outcrop that contains three trackways: one with theropod tracks (*Eubrontes*) and two with robust ornithopod-like footprints, which are similar to those of large Iguanodontia. Because of the Liassic age of the rocks and the relative large size of the footprints, and following previous works and interpretations, these tracks are referred to graviportal and apparently bipedal thyreophorans, which may be related to stegosaurs.

Keywords: Dinosaur, tracks, theropods, ornithischians, Lower Jurassic, Morocco.

RESUMEN

Tras haberse encontrado varios yacimientos con icnitas de dinosaurio de edad Carixiense (Pliensbaquiense, Liásico Medio) en las proximidades de Goulmima (Alto Atlas Central de Marruecos), una campaña de prospección condujo al hallazgo de un nuevo afloramiento, sobre todo destacable por uno de los tipos de icnitas que contiene. Se descubrieron tres rastrilladas: una con icnitas terópodas de tipo *Eubrontes* y dos con grandes pisadas “ornitópodas” similares a algunas atribuidas a grandes Iguanodontia. De acuerdo con la edad liásica de las rocas y el gran tamaño relativo de las icnitas, y siguiendo las interpretaciones previas de otros autores, se atribuyen a tireóforos graviportales y aparentemente bípedos, posiblemente próximos a estegosaurios.

Palabras clave: Dinosaurio, huellas, terópodos, ornitisquios, Jurásico Inferior, Marruecos.

INTRODUCCIÓN

En las proximidades de Goulmima (Marruecos) se encontró un yacimiento con huellas de dinosaurio (Hadri, 1997) durante la elaboración de los mapas cartográficos a escala 1:100.000. En el año 2005, dos de los autores de este trabajo visitaron la zona para examinar el yacimiento descubierto (4TAO) y en la prospección que siguió se fueron encontrando nuevos puntos: 1ARB, 1TAO, 2TAO,

3TAO (Pérez-Lorente *et al.*, 2006); 4TAO, 5TAO, 6TAO (Hadri *et al.*, 2007), y posteriormente 7TAO (Fig. 2), que es el que se estudia en este trabajo. La sigla ARB significa próximo de Arhbalou N’Kerdous, y TAO significa próximo de Taoudaat.

Los yacimientos de Arhbalou y Taoudaat están en una formación lagunar con emersiones periódicas en un medio supramareal con influencia continental (Formación Arhbalou), compuesta por arcillas, margas, conglomerados

dos y dolomías o calizas dolomíticas, y situada en la mitad inferior del Carixiense (ver Hadri, 1997). 7TAO es el más bajo de todos los afloramientos mencionados. Todas las rastrilladas están impresas sobre los carbonatos, cuyo contenido en limos es variable. Solo 4TAO está impresa en arcillas muy finas con abundante materia orgánica. 7TAO está en una capa de caliza dolomítica limosa de color marrón claro, cuyo buzamiento es de unos 60°O.

En la superficie de estudio de 7TAO hay polígonos de desecación de barro, elevados en los contornos de las pisadas de las tres rastrilladas debidos a la expulsión del barro (Fig. 2). El área de los polígonos es mayor fuera que en el fondo de las icnitas, probablemente porque se fragmentaron bajo el pie. No hay criterios para suponer que la superficie de estudio no sea la superficie de marcha. Sobre la capa se ven tres rastrilladas (7TAO1, 7TAO2 y 7TAO3) de dirección casi paralela y con el mismo sentido, que contienen 4, 7 y 5 pisadas respectivamente.

El análisis de los datos morfométricos se ha hecho siguiendo los métodos propuestos por los autores citados en la tabla y su interpretación está basada en los mismos y en trabajos posteriores (cf. Pérez-Lorente, 2001).

ESTUDIO DE LAS HUELLAS Y RASTRILLADAS

Descripción

7TAO1 (Figs. 2 y 3, Tabla 1) son cuatro huellas de línea de contorno continuo excepto 7TAO1.1, en la que solo se con-

serva parte del sector delantero (la zona posterior de la pisada se ha erosionado con la parte del estrato en la que estaba impresa). Son huellas un poco más largas que anchas y relativamente grandes (38x30 cm). La profundidad de las icnitas, que disminuye desde 7TAO1.2 en adelante, es grande siendo su valor medio de 18 cm. El fondo de las huellas es irregular y de aspecto brechoide (polígonos de desecación rotos), y sus paredes son perpendiculares a la superficie de estratificación. En las paredes no se han detectado estrías producidas por el paso del autópodo. En 7TAO1.2 y 7TAO1.3 falta parte de la superficie de marcha en el fondo del hueco porque el estrato ha sido total o casi totalmente atravesado por el pie en esos sectores. En el fondo, la capa atravesada está tan adelgazada y estirada que deja agujeros por los que se ven los materiales más arcillosos infrayacentes.

Como ya se ha dicho, las huellas son tridáctilas. La marca de la parte distal de los dedos no muestra señal alguna de uñas afiladas ni en la línea de contorno ni en las paredes de las huellas. La parte distal del dedo central (III) destaca en todas las pisadas, sobre todo en las 7TAO1.2 y 7TAO1.3, y su contorno es también redondeado. No se observa ninguna señal clara en el fondo del hueco de almohadillas dactilares, en todo caso una leve separación entre los dedos que es congruente con una almohadilla por dedo y otra para el talón. A pesar de la profundidad del hueco no hay señal de hallux.

El talón es amplio y redondeado, simétrico y centrado. Se observan constricciones laterales que quizá sean reflejo del punto de separación entre una almohadilla única del talón y la almohadilla de los dedos laterales.

Se clasifican como icnitas “ornitópodas” (*sensu* Romero-Molina *et al.*, 2003a).

La rastrillada es irregular en cuanto a que los pasos iniciales son más cortos que el último. Es un rastro muy estrecho (Ar/a

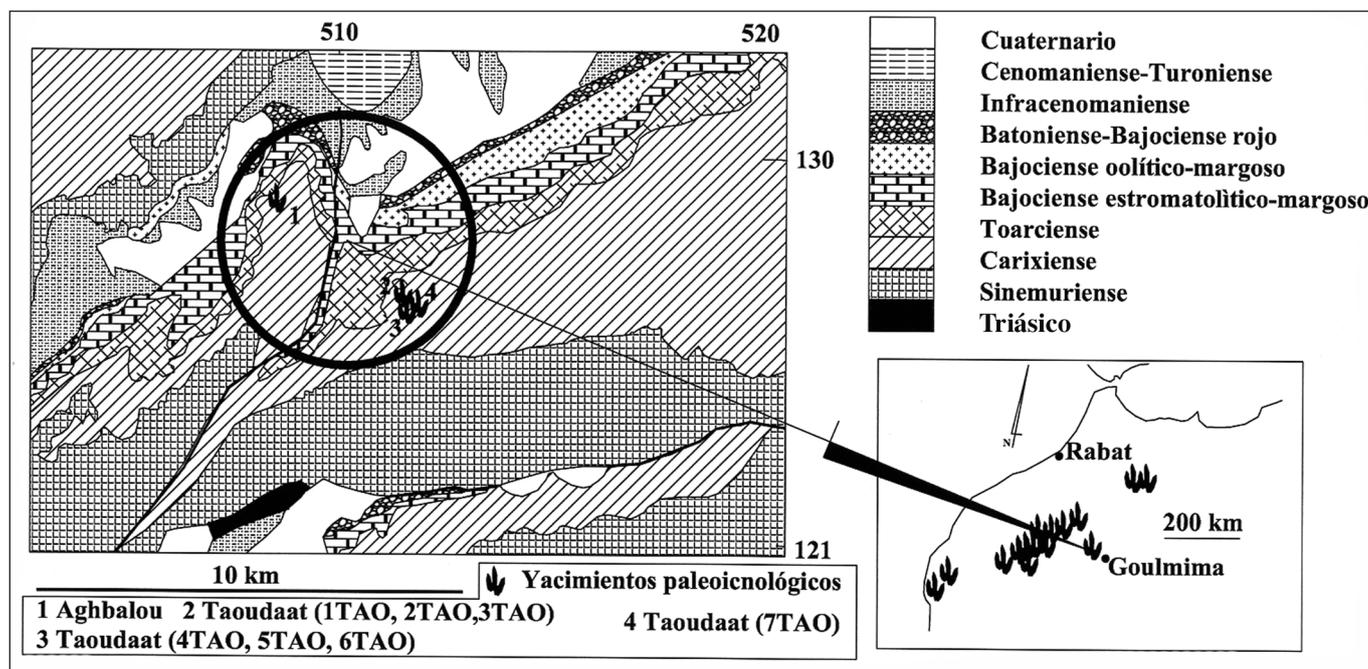


Figura 1. Situación de 7TAO y otros yacimientos icnológicos de Aghbalou y Taoudaat (Goulmima, Marruecos). *Locality map of 7TAO and other Aghbalou and Taoudaat tracksites (Goulmima, Morocco).*

= 0,1) dejado por un dinosaurio de extremidades gruesas ($z/l=5$; Thulborn, 1990, cf. Casanovas *et al.*, 1995).

La velocidad de marcha era la de andar lento, entre 3 y 3,5 km/hora.

7TAO2 (Figs. 2 y 3, Tabla 1) son siete huellas de contorno cerrado casi todas ellas. La primera está en una parte erosionada del estrato y la segunda en una fractura de la roca que elimina un trozo de 7TAO2.5. Son más anchas que largas (pie ancho) y grandes (34x40 cm). Como en la rastrillada anterior también son más profundas las primeras que las últimas (12 cm de media). Al igual que en 7TAO1 el fondo de las huellas no tiene señales que indiquen más de una almohadilla por dedo y las paredes son perpendiculares a la estratificación.

Las icnitas son tridáctilas y tienen los mismos caracteres morfométricos que las anteriores (Fig. 2b), por lo que se clasifican dentro del mismo icnotipo.

La rastrillada es también irregular. Hay valores que aumentan con la progresión del animal como son los del paso, amplitud y luz de rastrillada, mientras que disminuye la zancada (combinación congruente con la disminución de velocidad en el sen-

tido de marcha). También se distingue que los pasos izquierdo-derecho son menores que los derecho-izquierdo.

A diferencia de 7TAO1, la rastrillada es ancha ($Ar/a=0,6$) y, aunque también son de extremidades gruesas, son relativamente menos gráciles ($z/l=4$).

La velocidad de marcha es la de un dinosaurio de andar muy lento (2 a 2,5 km/hora).

7TAO3 (Figs. 2 y 3, Tabla 1). Está formado por 5 huellas en las que la primera y la última tienen incompleta la línea de contorno. Son pisadas estrechas, más largas que anchas (35x26 cm) y relativamente grandes para la edad Jurásico Inferior en la que se encuentran. Su profundidad, menor de 5 cm, es similar en toda la pista. Son icnitas tridáctilas en ninguna de las cuales hay marca de hallux. La terminación es acuminada y en alguna de ellas se distingue la marca de la uña (uña IV de 7TAO3.3). Hay varias almohadillas dactilares en cada dedo (probablemente 2, 3, 3), que son distinguibles por la presencia de crestas transversales a los dedos y constricciones laterales de los mismos.

El talón es saliente y en 7TAO3.2 bilobulado porque marca la terminación proximal de los dos dedos laterales.

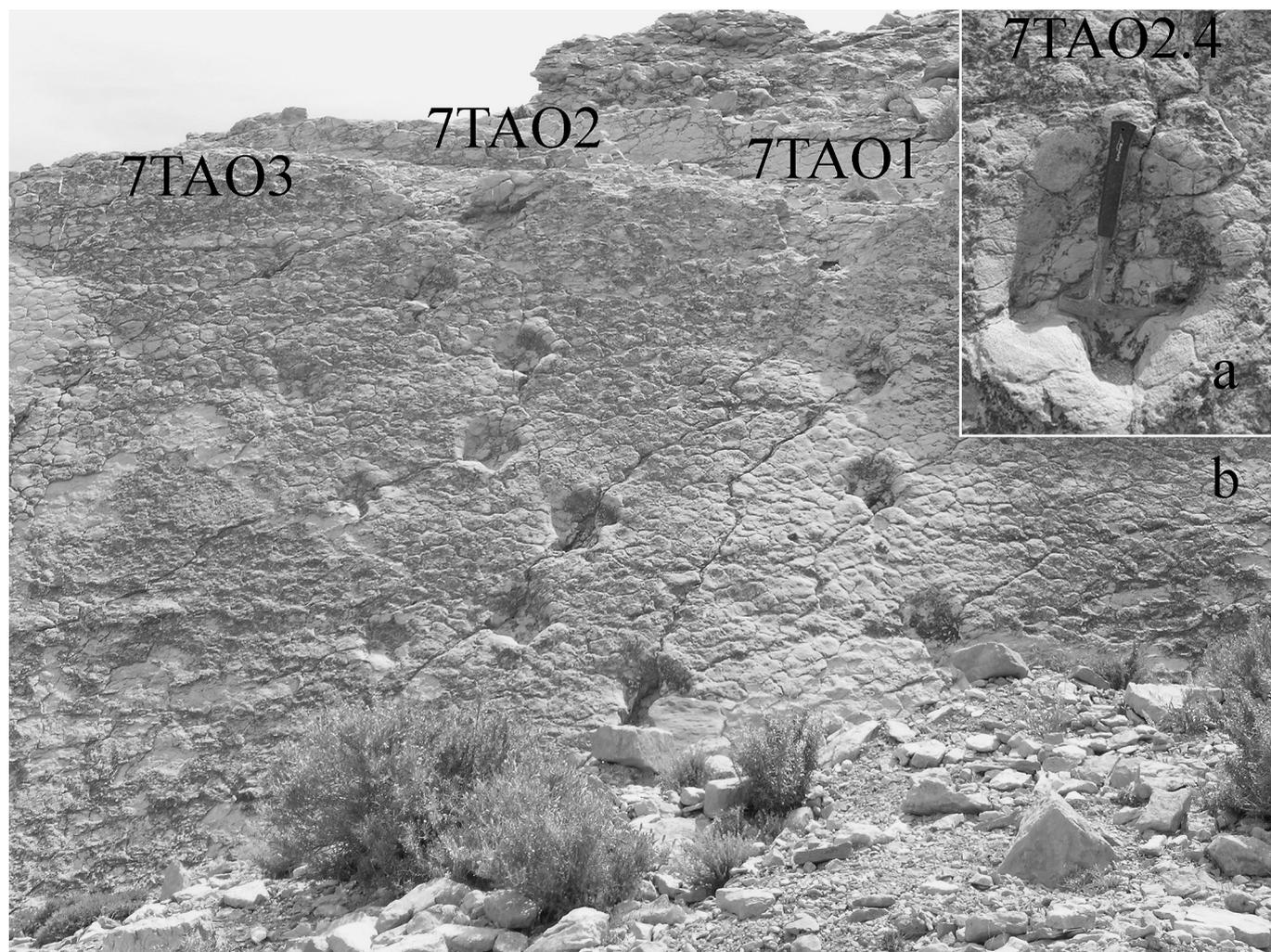


Figura 2. Taoudaat 7TAO. **a**, reproducción de una fotografía del yacimiento; **b**, detalle de 7TAO2.4. Taoudaat 7TAO. **a**, image from a photograph of site; **b**, detail of the 7TAO2.4.

El morfotipo es atribuible sin problemas a icnitas terópoda (Romero-Molina *et al.*, 2003a).

La rastrillada es muy estrecha y de acuerdo con ello el valor del ángulo de paso es muy próximo a 180°.

Del resto de medidas y datos de la Tabla 1 hay que destacar que el terópodo andaba a velocidad moderada y que la relación z/l es propia de dinosaurios de extremidades delgadas (Pérez-Lorente, 2001).

Discusión

Hay dos tipos de icnitas de dinosaurio en este yacimiento: dos "ornitópoda" y una terópoda. Todas ellas fueron impresas después de que se hubiera secado la parte superior del estrato y se formaran en ella grietas poligonales de desecación. El paso se produjo en un tiempo en el que parte del interior de la capa era todavía suficientemente fluido. Los tres dinosaurios produjeron:

- una superficie deformada sobre la superficie original que coincide con la de marcha,

- rebabas - o elevaciones alrededor de las huellas producidas por el barro desplazado por el pie (Romero-Molina *et al.*, 2001), que, a su vez, movieron levemente los polígonos de desecación,

- trituración de los polígonos bajo los pies en el fondo de los huecos de las icnitas.

Quizá el barro durante el paso de 7TAO1 y 7TAO2 fuese más blando en la parte alta (inicio de ambas rastrilladas) del estrato que en la parte baja. Si se considera que aunque los dinosaurios tuviesen peso diferente la presión ejercida sobre el suelo (peso/superficie de apoyo) era aproximadamente la misma, se concluye que el barro era más blando durante el paso de los ornitíscios que durante el paso del terópodo. Esta suposición aparentemente puede tener dos explicaciones:

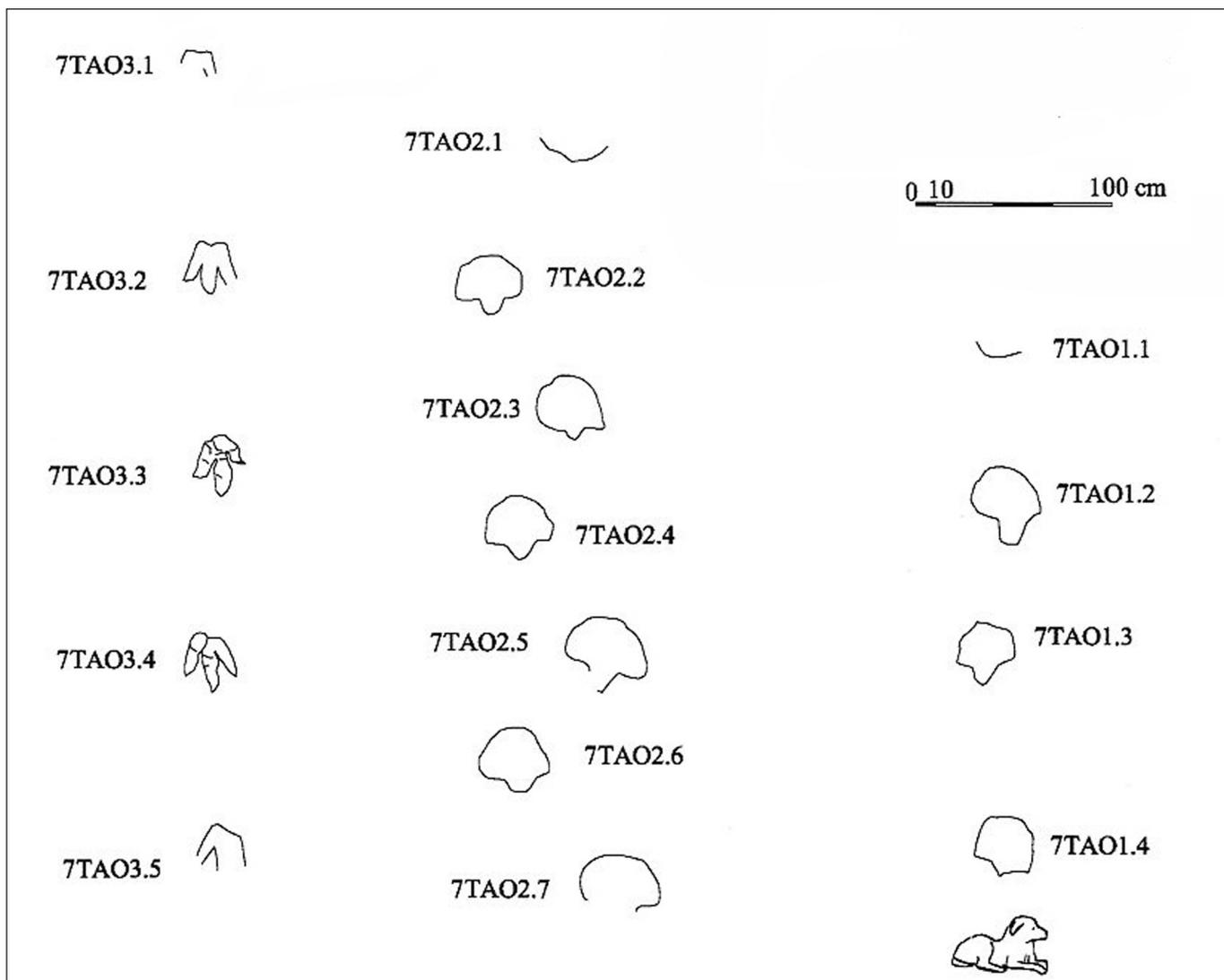


Figura 3. Reproducción a escala de las rastrilladas de 7TAO.
Scaled sketch of the 7TAO trackways.

a) Que los dinosaurios pasaron en tiempo diferente de manera que variaran las condiciones físicas del suelo. En este caso lo más simple es pensar que primero fueron los ornitiskios, y tras el endurecimiento del barro pasaran los terópodos.

b) Que los dinosaurios pasaran aproximadamente al mismo tiempo, pero que la línea de agua se situase entre ambos tipos de pistas (Romero-Molina *et al.*, 2003b). Esta explicación estaría de acuerdo con la hipótesis de que los dinosaurios de tipo graviportal prefieren las zonas con barro más blando (Bakker, 1996) o la de los dinosaurios precavidos enunciada por García Ramos *et al.* (2002, 2004), que supone

que los grandes herbívoros tienen mejor defensa frente a los carnívoros en las zonas con barro más blando.

Se puede aducir que la distancia entre las huellas terópodos y “ornitópodos” (7TAO2) es demasiado pequeña para suponer que la línea de endurecimiento del barro corría paralela e intermedia entre ambas rastrilladas. En el ejemplo proporcionado por Romero-Molina *et al.* (2003b) se delimitan bien los entornos con pisadas deformadas frente a aquellos en los que no lo están - el límite de los entornos (barro blando-barro duro) separa icnitas consecutivas del mismo rastro cuya distancia es la del paso de la rastrillada a la que pertenece.

rastrillada	l	a	P	Ap	z	Ar	Lr	II [^] III/ III [^] IV	II	III	IV	O	h	V ₁	V ₂	z/h	(l-a)/a	z/l	Ar/a
7TAO1.4		30	110																
7TAO1.3	34	28	85	169	200	5	45					-3	220	3	3'5	0'8	0'21	5'2	0'2
7TAO1.2	43	32	85	169	185	4	43					6	283	2'7	3'3	0'7	0'34	4'9	0'1
7TAO1.1		-																	
media	38	30	93	169	192	4	44					1	251	2'8	3'4	0'8	0'27	5	0'1
7TAO2.7			90																
7TAO2.6	34	40	80	100	130	27	90					-5	248	1'7	2'5	0'6	-0'15	3'8	0'7
7TAO2.5	38	41	85	104	130	25	90					-10	220	1'7	2'5	0'6	-0,07	3'8	0'6
7TAO2.4	33	40	75	122	140	20	76					3	213	2	2'7	0'6	-0'17	4'1	0'5
7TAO2.3	34	40	80	125	140	18	73					-6	220	2	2'7	0'6	-0'15	4'1	0'4
7TAO2.2	30	40		117	150	23	86					-1	193	2'2	2'8	0'7	-0'25	4'4	0'6
7TAO2.1																			
media	34	40	82	114	140	22	83					-4	218	1'9	2'6	0'6	-0'16	4	0'6
7TAO3.5			106																
7TAO5.4	35	26	110	172	214	4	34	23/25	18	22	16	-3	176	5'2	4'5	1'2	0'42	6'1	0'1
7TAO5.3	34	27	110	174	220	3	34	18/18	14	22	12	2	172	5'5	4'7	1'3	0'52	6'3	0'1
7TAO5.2			110	180	220	0	29	/22		16	12	4		5'5	4'7	1'3		6'3	0
7TAO5.1																			
media	35	26	109	175	218	2	32	20/21	16	20	13	1	174	5'4	4'6	1'3	0'46	6'2	0'1

Tabla 1. Dimensiones y deducciones numéricas de las pisadas de 7TAO. Abreviaturas: l, longitud de la pisada; a, anchura de la pisada; P, longitud de paso; Ap, ángulo de paso; z, longitud de la zancada; Ar, amplitud de rastrillada; Lr, luz de rastrillada; II, III, IV, longitud de las marcas de los dedos; II[^]III, III[^]IV ángulos interdigitales; O, orientación; h, altura del acetábulo (Thulborn, 1990); z/h, zancada relativa (Thulborn, 1990); v₁, v₂, velocidad de marcha según Alexander (1976) y Demathieu (1986) respectivamente; (l-a)/a, longitud relativa del autópodo; z/l, esbeltez de la extremidad; Ar/a, anchura relativa de la rastrillada.

Measurements and numerical data from 7TAO footprints. Abbreviations: l, pes length; a, pes width; P, pace length; Ap, pace angle; z, stride length; Ar, trackway desviation; Lr, trackway width; II, III, IV, length of digits; II[^]III, III[^]IV, divariation; O, orientation; h, acetabulum height (Thulborn, 1990); z/h, relative stride length (Thulborn, 1990); v₁, v₂, progression speed from Alexander (1976) and Demathieu (1986) respectively; (l-a)/a, autopodial relative length; z/l, slenderness; Ar/a, relative trackway width.

LOS ICNOPOYETAS

Consultada la Real Academia Española de la Lengua sobre la propiedad del empleo de una palabra para referirse al autor o creador de icnitas, ha respondido que el derivado adecuado para referirse a tal concepto es icnopoyeta. Este término ya se ha propuesto en español (Pérez-Lorente & Herrero Gascón, 2007) y en francés (icnopoïete, Gand *et al.*, en prensa).

Argumentos icnológicos

Mientras que una de las rastrilladas no tiene problemas de atribución ni por su forma ni por su tamaño, las dos restantes plantean el dilema, ya repetido, de la no correlación entre las icnitas y el registro conocido de restos esqueléticos. 7TAO3 es una rastrillada cuyas pisadas se clasifican, según la nomenclatura más empleada, en el icnogénero *Eubrontes* Hitchcock, 1845, o en el grupo de icnitas terópodos grandes (Romero-Molina *et al.*, 2003a). No hay problemas en encontrar dinosaurios terópodos de esta talla en el Jurásico Inferior (Weishampel *et al.*, 2004).

No ocurre lo mismo con las rastrilladas 7TAO1 y 7TAO2. Los caracteres biomórficos y morfométricos son los típicos de dinosaurios ornitópodos bípedos, como *Iguanodon* Mantell, 1825 y otros iguanodontios basales, cuyo tamaño debía ser próximo a 6 metros de largo (Norman, 2004), si se establece la relación con la longitud deducida para la extremidad posterior (más de 2 m, Tabla 1). No se pueden atribuir este tipo de pisadas ni a terópodos ni a saurópodos debido en un caso a la forma de los dedos y en el otro al número de dedos y al andar bípedo. Los prosaurópodos tampoco son candidatos a ser los autores de las icnitas porque tienen pies pentadáctilos, aunque funcionalmente son tetradáctilos, los dedos son más largos y además poseen almohadillas dactilares que suelen dejar marcas (Thulborn, 1990).

Las icnitas atribuidas a dinosaurios ornitópodos (*Moyenisauropus* Ellenberger, 1974; *Anomoepus* Hitchcock, 1848) de esta época son más pequeñas y con dedos de los pies más delgados, alargados e independientes (con los hipes colocados proximalmente) y manos pentadáctilas en los apoyos cuadrúpedos. Los caracteres biomórficos son totalmente distintos: los de 7TAO1 y 7TAO2 son claramente graviportales mientras que los de los dos icnogéneros citados se podrían clasificar en corredores (*cursorial* Thulborn, 1990). Hasta tal punto las icnitas citadas son diferentes a las típicamente ornitópodos —y se asemejan a icnitas de dinosaurios terópodos— que en varias ocasiones se han considerado como tales. Por ejemplo, el mismo Hitchcock que dio nombre a *Anomoepus* en alguna ocasión lo redescubrió con el nombre de *Grallator* (ver Hitchcock, 1848, 1858); Olsen & Galton (1984) estudiando las icnitas de *Moyenisauropus* las asimilaban a *Anomoepus* por su similitud. Finalmente, Gierliński (1996, 1997) mostró que *A. major* Hitchcock, 1858, te-

nía plumas y por lo tanto el icnogénero debía estar asociado a un dinosaurio terópodo. Años antes, este mismo autor (Gierliński, 1991) consideró ornitópodos dos tipos de icnitas de estos icnogéneros (*A. pienkovskii* Gierliński, 1991, y *M. karaszevskii* Gierliński, 1991) que conservan los caracteres de dinosaurios corredores (marcas de pies esbeltos, más largos que anchos, dedos relativamente largos y separados, más de una almohadilla por dedo) y de pisadas más cortas (14 a 26 cm).

Le Loeuff *et al.* (1999) describen una pista del Jurásico Inferior (Hetangiense) de Dordoña que atribuyen a un tireóforo basal, pero que no es tampoco comparable a 7TAO1 y 7TAO2 debido a que es un rastro cuadrúpedo y sobre todo a que las marcas de los dedos de los pies muestran claramente dos almohadillas cada una, y los dedos son más largos e independientes entre sí.

Finalmente, hay una cita de icnitas de estegosaurios en el Pliensbaquiense del Alto Atlas (Jenny & Jossen, 1982). Según estos autores, son: huellas masivas y cuadrúpedas; las de los pies alargadas, curvadas hacia el interior de la pista y tetradáctilas (cuatro dedos con uñas), y las de las manos con forma semilunar. Esta icnitas, según su interpretación, podrían ser de saurópodo o de estegosaurio, pero está claro que son totalmente diferentes a las que aquí se estudian y que no permiten buscar similitudes entre ellas.

Únicamente en los Alpes Italianos (Trento) hay pisadas grandes del Jurásico Inferior cuyos caracteres biomórficos son asignables a ornitópodos (ver las pistas ROLM9, ROLM63 en Leonardi & Mietto, 2001: figs. 8-28, 8-30, respectivamente). Las icnitas de Lavini di Marco fueron sorprendentes desde el momento de su descubrimiento por su semejanza con las icnitas ornitópodos bien identificadas en el Cretácico Inferior (Leonardi & Mietto, 2001). Su atribución presentó los mismos problemas que las que se describen aquí, hasta el punto de que propusieron para ellas que los dinosaurios que las imprimieron debieron ser ornitópodos avanzados. Dada la dificultad de separar algunos de los tipos de icnitas de Lavini di Marco, e incluso de encontrar caracteres determinativos claros para algunas de ellas, la necesidad de buscar asociaciones de improntas por caracteres comunes ha llevado a construir grupos cuya identificación es tan problemática como la de las icnitas separadas. Dal Sasso (2003) recoge esta idea diciendo que el autor de este tipo de pisadas sigue siendo enigmático y considera tanto la hipótesis de un ornitópodo avanzado como la de un tireóforo basal que enuncian los autores siguientes. Las icnitas graviportales de Lavini di Marco tienen impresiones del hallux, carácter que falta en las huellas atribuibles a iguanodóntidos y hadrosáuridos (Leonardi & Mietto, 2001). Avanzini *et al.* (2001) identifican algunas otras huellas similares, aunque con marcas de mano (cuadrúpedas) y de la misma edad, como producidas por un tireóforo basal similar comparable a *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861.

En el Jurásico Superior de Asturias García-Ramos *et al.* (2004) describen también huellas tridáctilas de estegosaurios con dedos cortos y de terminaciones redondeadas, aunque en este caso se imprime el metatarso, y suponen que puede quedar marcado un cuarto dedo, hechos claramente ausentes en las icnitas de Taoudaat. *Moyenisauropus karaszewskii* del Jurásico Inferior (Hetangiense) se atribuyeron por su forma y su tamaño (25 cm de longitud) a un iguanodóntido desconocido (Gierliński, 1991). Posteriormente, el propio Gierliński (1999) asoció este icnotaxón a un tireóforo basal. En este último trabajo el autor también indica que la fórmula falangiana en estegosaurios del Jurásico Medio (0-2-3-2-0 de *Huayangosaurus* Dong, Tang & Zhou, 1982), en la que los pies son francamente tridáctilos, se mantiene en formas más avanzadas, como en *Stegosaurus* Marsh, 1877 (0-2-2-2-0). Gierliński *et al.* (2005) defienden la hipótesis de que las huellas digitígradas grandes con dedos de terminación redondeada y marcha bípeda del Jurásico Inferior deben ser atribuidas a estegosaurios, hipótesis ya defendida por Bakker (1996: fig. 2a). Este último autor decía exactamente que las huellas de estegosaurios debían ser de pies compactos con tres dedos muy cortos, incluso con almohadilla del talón poco desarrollada (Bakker, 1996: fig. 2a), exactamente iguales a muchas atribuidas a ornitópodos. Lockley & Hunt (1998) están de acuerdo con tal criterio de discriminación.

El argumento de grandes huellas de pies tridáctilas se ha empleado para modificar la atribución de pistas cuadrúpedas. Así, los mismos autores que la definieron, sacan de Sauropoda la rastrillada de *Deltapodus brodricki* Whyte & Romano, 1994 – de edad Aalenense, cuadrúpeda, de pies amplios triangulares y manos semilunares mucho más pequeñas – debido a que las marcas de los pies son tridáctilas. En sentido contrario, varios autores critican que *Iguanodonichnus frenkii* Casamiquela & Fasola, 1968, del Titónico, sean icnitas ornitópodas como las consideraron los que les dieron el nombre. De ellos, Moreno & Benton (2005) las incluyen en Sauropoda argumentando como razón principal que las marcas de los pies tienen más de tres dedos dirigidos hacia el exterior de la pista.

Whyte & Romano (2001, 2004) y Whyte *et al.* (2007) vuelven a estudiar *D. brodricki*, un icnotaxón que siguen atribuyendo a estegosaurios razonando su ubicación mediante la comparación con las formas osteológicas (manos y pies) de dinosaurios grandes. Hay dos diferencias fundamentales entre *Deltapodus* y las icnitas de este estudio: la posición (cuadrúpeda/bípeda) y la impresión del metatarso (presente/ausente).

Argumentos osteológicos

El registro osteológico de dinosaurios no aporta una solución definitiva al problema, pero permite despejar algunas dudas. Si se consideran los dinosaurios ornitópodos, el representante del clado Iguanodontia más antiguo citado

en la literatura es del Calloviense. *Callovosaurus* Galton, 1980 ha sido asignado en ocasiones a Iguanodontidae o a Camptosauridae, pero en una reinterpretación reciente (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007) se atribuye a Dryosauridae (dentro de Iguanodontia). La longitud estimada de *Callovosaurus* (según Galton, 1980) es la de un ornitópodo pequeño (unos 2,5 m de largo) y no graviportal.

En el Jurásico Inferior sólo hay registro osteológico de ornitisquios primitivos de tipo *Lesothosaurus* Galton, 1978 (longitud máxima: 2 m), ornitópodos basales de tipo heterodontosáurido (en general, 1-2 m de longitud, aunque se conocen algunos ejemplares de tamaño ligeramente superior; Norman *et al.*, 2004a) y tireóforos basales (cuyo tamaño es variable, pudiendo alcanzar los 3-4 m de longitud en el caso de *Scelidosaurus* Owen, 1861). Los tireóforos basales tienen pies tetradáctilos, ya que el dedo V no tiene falanges (2-3-4-5-0 es la condición primitiva observada en *Scelidosaurus*). Según Galton & Upchurch (2004) los estegosaurios tienen tres metatarsianos robustos (II-IV, por comparación con los ornitópodos tridáctilos), se supone que no tienen metatarsiano I y que el V es muy corto, aplastado y del que solo se conserva la parte proximal situada en la superficie posterior del IV. Los dedos suelen tener dos falanges de las cuales las proximales son cortas y amplias, y las ungulares amplias y aplastadas, estando recubiertas en vida por pezuñas córneas. Galton (1997) ya indicaba que el modo de locomoción de estos dinosaurios era graviportal y que los pies son simétricos alrededor del dedo III, como resultado de la desaparición del dedo I y de la no funcionalidad del V. Suponiendo que en los ejemplares de 7TAO este dedo no quedara marcado, queda por resolver la dificultad expresada por este mismo autor que indica que los restos óseos más antiguos de estegosaurios son del Jurásico Medio (Bajociense o Batoniense; Clark, 2001; Galton & Upchurch, 2004). Se puede plantear la hipótesis de que el autor de las huellas sea un tireóforo basal, aunque en este caso diferente de *Scelidosaurus* dado que no hay ningún vestigio de cuatro dedos en las pisadas. No obstante, Galton (2005) ha interpretado como pertenecientes a posibles estegosaurios dos fragmentos femorales del Triásico final (Retiense de la Formación Westbury) de Inglaterra. Estos fémures, cuya longitud puede estimarse en unos 100-110 cm, pertenecieron a individuos subadultos de unos 7 m de longitud. Si esta asignación es correcta (ver Irmis *et al.*, 2007, para una interpretación diferente), significa que los miembros de este grupo alcanzaron un gran tamaño desde el Triásico Superior.

La presencia de estegosaurios en el Jurásico Inferior es compatible con las actuales hipótesis filogenéticas (Norman *et al.*, 2004b), ya que *Scelidosaurus*, el grupo hermano de anquilosaurios y estegosaurios, es de esa edad. Por el contrario, los grupos hermanos sucesivos de Iguanodontia son euornitópodos que no tienen registro liásico, por lo que la presunción de “iguanodóntidos” en formaciones liásicas no está apoyada filogenéticamente.

LOCOMOCIÓN BIPEDA Y CUADRÚPEDA

Dilkes (2001) comenta que desde hace tiempo se cita el cuadripedismo en dinosaurios ornitópodos grandes (Norman, 1980) y pequeños (Pérez-Lorente *et al.*, 1997) basado en datos de pistas fósiles. Los ejemplos de andar cuadrúpedo en grandes dinosaurios ornitópodos graviportales (p. ej.: Currie *et al.*, 1991; Moratalla *et al.*, 1992) condujeron a asignarles este tipo de marcha durante cierto tiempo, y el número de rastros citados es grande. No obstante, hay muchas más rastrilladas bípedas sin marcas de mano de estos animales (grandes y pequeños) que se explicaron, admitiendo la hipótesis anterior, porque los pies se apoyaban en el suelo en el mismo lugar que las manos (Paul, 1991). Dado que es imposible aplicar esta modalidad de marcha a todas las rastrilladas bípedas sin marcas de manos, se admite la posibilidad de que estos animales utilizaran ambos tipos de marcha. Más recientemente, Torcida *et al.* (2003) analizan parte de las rastrilladas cuadrúpedas conocidas de tipo iguanodóntido de manera que, al menos algunas de ellas, se pueden asociar a anomalías en la marcha producidas por un cambio de conducta o variaciones del terreno. Estos mismos autores señalan la variación de andar cuadrúpedo a bípedo en la misma rastrillada.

Actualmente se admite que los dinosaurios ornitópodos tenían la posibilidad de emplear tanto el andar bípedo como el cuadrúpedo. Dos hipótesis más recientes postulan que, al menos en algunos casos, el andar cuadrúpedo se facilitaba en dinosaurios graviportales por anomalías en el desplazamiento debido a cambios en el tipo de marcha o a variaciones del relieve del suelo (Torcida *et al.*, 2003), o bien a variaciones ontogénicas (Dilkes, 2001).

La admisión de hipótesis y cambios en el andar de los ornitópodos, desde cuadrúpedos en las primeras reproducciones a bípedos, posteriormente cuadrúpedos y finalmente opcionales (en respuesta a variables externas como el tipo de marcha o el relieve del suelo; o a variables internas como elementos anatómicos), puede ser un ejemplo a aplicar a las icnitas tireóforas. Es también posible que hubiera formas dentro de la misma familia o incluso del mismo género (aunque de especies diferentes) con diversos tipos de locomoción.

Tal y como sugieren Gierliński & Sabath (2002), la gran diversidad morfológica observada entre los estegosaurios permite suponer que estos dinosaurios fueron capaces de producir una gran variedad de huellas y rastros. Formas como *Stegosaurus* (hasta 9 m de longitud, según Galton & Upchurch, 2004) poseían un cuerpo relativamente corto y pudieron dejar rastros aparentemente bípedos o semibípedos (Gierliński & Sabath, 2002). Lo anterior no descarta la posibilidad de que algunos estegosaurios tuvieran ocasionalmente un andar bípedo (véase discusión en Gierliński, 1999, y Lockley & Meyer, 2000).

CONCLUSIONES

Se describe un nuevo yacimiento liásico con huellas de dinosaurio en la parte Sur del Alto Atlas Central de Marruecos (región de Goulmima), que incrementa el registro referenciado en publicaciones recientes.

Las icnitas que componen las tres rastrilladas encontradas son tridáctilas y grandes. En una de las pistas (7TAO3) son terópodos (*Eubrontes* Hitchcock, 1845) y en las otras dos (7TAO1, 7TAO2) son "ornitópodos" (similares a las de tipo *Iguanodon*).

La edad de la Formación Arhbalou en la que están las pisadas es Carixiense inferior (Pliensbaquiense), lo que hace que sean las huellas tridáctilas de tipo *Iguanodon* más antiguas citadas hasta el momento. No obstante, no se conocen restos esqueléticos de ornitópodos iguanodontios en el registro fósil del Liásico y las hipótesis filogenéticas actuales no permiten apoyarlo, por lo que su atribución a un representante de este grupo es discutible.

Los caracteres biomórficos y morfométricos de 7TAO1 y 7TAO2 hacen que sólo se puedan asociar a tireóforos que podrían incluir ya a Stegosauria. Esta hipótesis serviría de apoyo a la teoría del bipedismo para, al menos, algunos estegosaurios o tireóforos basales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha hecho gracias al proyecto conjunto 111/04/P/M de la Agencia Española de Cooperación Internacional/Marruecos dentro del programa de cooperación interuniversitaria (Universidades de Rabat y de La Rioja). Agradecemos también a la Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja la colaboración y ayuda prestada en material e instalaciones. A A. Calderón Ramírez su documentación fotográfica. A los revisores, José Ignacio Canudo y José Ignacio Ruiz-Omeñaca, por sus comentarios y sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, N. 1976. Estimates of speed of dinosaurs. *Nature*, **261**, 129-130.
- Avanzini, M., Leonardi, G., Tomasoni, R. & Campolongo, M. 2001. Enigmatic dinosaur trackways from the Lower Jurassic (Pliensbachian) of the Sarca Valley, Northeast Italy. *Ichnos*, **8**, 235-242.
- Bakker, R.T. 1996. The real Jurassic Park: dinosaur and habitats at Como Bluff, (Wyoming). In: *The Continental Jurassic* (Ed. M. Morales). *Museum of Northern Arizona Bulletin*, **60**, 34-49.
- Casamiquela, R. M. & Fasola, A. 1968. Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico Inferior de Colchagua (Chile). *Publicaciones del Departamento de Geología Universidad de Chile*, **30**, 1-24.
- Casanovas, M. L., Ezquerro, R., Fernández, A., Pérez-Lorente,

- F. & Santafé, J. V., 1995. Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja, España). Primera nota. *Zubía*, **13**, 83-101.
- Clark, N.D.L. 2001. A thyreophoran dinosaur from the early Bajocian (Middle Jurassic) of the Isle of Skye, Scotland. *Scottish Journal of Geology*, **37**, 19-26.
- Currie, P.J., Nadon, G.C. & Lockley, M.G. 1991. Dinosaur footprints with skin impressions from the Cretaceous of Alberta and Colorado. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **28**, 102-115.
- Dal Sasso, C. 2003. Dinosaurs of Italy. *Comptes Rendus Palevol*, **2**, 45-66.
- Demathieu, G. 1986. Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, **19**, 327-333.
- Dilkes, D. W. 2001. An ontogenic perspective on locomotion in the Late Cretaceous dinosaur *Maiasaura peeblesorum* (Ornithischia: Hadrosauridae). *Canadian Journal of Earth Sciences*, **38**, 1205-1227.
- Dong, Z., Tang, Z. & Zhou, S. 1982. Note on the new Mid-Jurassic stegosaur from Sichuan Basin, China. *Vertebrata Palasiatica*, **27**, 219-224 (en chino).
- 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 Stormberg supérieur. I Le biome de la zone B₁ au niveau de Moyeni: ses biocénoses). *Palaeovertebrata, Mémoire extraordinaire*, 170 pp.
- Galton, P.M. 1978. Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda). *Paläontologische Zeitschrift*, **52**, 138-159.
- Galton, P.M. 1980. European Jurassic ornithopod dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **160**, 73-95.
- Galton, P.M. 1997. Stegosauria. In: *The Complete Dinosaur* (Eds. J.O. Farlow & M.K. Brett-Surman). Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 291-306.
- Galton, P.M. 2005. Bones of large dinosaurs (Prosauropoda and Stegosauria) from the Rhaetic Bone Bed (Upper Triassic) of Aust Cliff, southwest England. *Révue de Paléobiologie*, **24**, 51-74.
- Galton, P.M. & Upchurch, P. 2004. Stegosauria. In: *The Dinosauria*. 2nd ed. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, 343-362.
- 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-Ramos, J.C., Piñuela, L. & Lires, J. 2002. Terópodos precavidos y refugios para saurópodos. Hipótesis basadas en icnitas de dinosaurios del Jurásico de Asturias. In: *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Ed. F. Pérez-Lorente), Logroño, Resúmenes, 24.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L. & Lires, J. 2004. *Guía del Jurásico de Asturias*. Ed. Zinco Comunicación, Gijón, 118 pp.
- Gierliński, G. 1991. New dinosaur ichnotaxa from the Early Jurassic of the Holy Cross Mountains, Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**, 137-148.
- Gierliński, G. 1996. Feather-like impressions in a theropod resting trace from the Lower Jurassic of Massachusetts. In: *The continental Jurassic* (Ed. M. Morales). *Museum of Northern Arizona Bulletin*, **60**, 179-184.
- Gierliński, G. 1997. What type of feathers could nonavian dinosaurs have, according to an Early Jurassic ichnological evidence from Massachusetts? *Przegląd Geologiczny*, **45**, 419-422.
- Gierliński, G. 1999. Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the Early Jurassic of Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, **42**, 533-538.
- Gierliński, G. & Sabath, K. 2002. A probable stegosaurian track from the Late Jurassic of Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, **47**, 561-564.
- Gierliński, G., Mossbricker, T. & Sabath, K. 2005. Stegosaurian footprints from the Morrison Formation of Western United States and their implications for other finds. In: *International Symposium on dinosaurs and other vertebrate palaeoichnology. Fumanya (Spain)*, Abstract volume, 28-29.
- Hadri, M. 1997. Carte Géologique du Maroc, 1:100.000. TINEJDAD. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 385 pp.
- Hadri, M., Boutakiout, M. & Pérez-Lorente, F., 2007. Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurios carixienses. Sur del Alto Atlas Central (Goulmima, Marruecos). *Geogaceta*, **41**, 107-110.
- Hitchcock, E. 1845. An attempt to name, classify, and describe, the animals that make the fossil footmarks of New England. *Abstracts of the Proceedings of the 6th Annual Meeting of the Association of the American Geologists and Naturalists*. New Haven, 23-25.
- Hitchcock, E. 1848. An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and specially of New England. *Memoir of the American Academy of Arts and Sciences*, **NS 3**, 129-256.
- Hitchcock, E., 1858. *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks*. William White printer, Boston, 220 pp.
- Irmis, R.B., Parker, W.G., Nesbitt S.J. & Liu J. 2007. Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record. *Historical Biology*, **19**, 3-22.
- Jenny, J. & Jossen, J.-A. 1982. Découverte d'empreintes de pas de dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut Atlas Central (Maroc). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Série II: Mécanique-Physique, Chimie, Sciences de l'Univers, Sciences de la Terre*, **294**, 223-226.
- Le Loeuff, J., Lockley, M., Meyer, C. & Petit, J.-P. 1999. Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangian of Central France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série IIa: Sciences de la terre et des planètes*, **328**, 215-219.

- Leonardi, G. & Mietto, P. 2001. Le piste liassiche di dinosauri dei Lavini di Marco. In: *Dinosauri in Italia* (Eds. G. Leonardi & P. Mietto). *Accademia Editoriale, Pisa*, 169-245.
- Lockley, M.G. & Hunt, A. P. 1998. A probable stegosaur track from the Morrison Formation of Utah. *Modern Geology*, **23**, 331-342.
- Lockley, M.G. & Meyer, C.A. 2000. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press, New York, 323 pp.
- Mantell, G.A. 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **115**, 179-186.
- Marsh, O.C. 1877. Notice of a new and gigantic dinosaur. *American Journal of Science (Series 3)*, **14**, 87-88.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L., Jiménez, S. & Lockley, M.G. 1992. A quadrupedal ornithopod trackway from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain): inferences on gait and hand structure. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 150-157.
- Moreno, K. & Benton, M. J. 2005. Occurrence of sauropod dinosaur tracks in the Upper Jurassic of Chile (redescription of *Iguanodonichnus frenki*). *Journal of South American Earth Sciences*, **20**, 253-257.
- Norman, D. B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **178**, 1-105.
- Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia. In: *The Dinosauria*. 2nd ed. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, 413-437.
- Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M. & Coria, R.A. 2004a. Basal Ornithopoda. In: *The Dinosauria*. 2nd ed. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, 393-412.
- Norman, D.B., Witmer, L.M. & Weishampel, D.B. 2004b. Basal Thyreophora. In: *The Dinosauria*. 2nd ed. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, 335-342.
- Olsen, P. E. & Galton, P. M. 1984. A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Palaeontologia Africana*, **25**, 87-110.
- Owen, R. 1861. A monograph of the fossil Reptilia of the Lias Formations II. *Scelidosaurus harrisonii* Owen of the Lower Lias. *Palaeontographic Society Monography*, **14**, 1-26.
- Paul, G. 1991. The many myths, some old, some new, of dinosaurology. *Modern Geology*, **16**, 69-99.
- Pérez-Lorente, F. 2001. *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Cultural Joven, La Rioja, 227 pp.
- Pérez-Lorente, F. & Herrero Gascón, J. 1997. El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión de los pies en el barro y de arrastre de cola. (Formación Villar del Arzobispo. Galve, Teruel, España). *Revista Española de Paleontología*, **22**, 157-174.
- Pérez-Lorente, F., Cuenca Bescós, G., Aurell, M., Canudo, J.I., Soria, A.R. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): growing evidence for quadrupedal ornithopods. *Ichnos*, **5**, 109-120.
- Pérez-Lorente, F., Hadri, M. & Boutakiout, M. 2006. Primeras icnitas de dinosaurio en el Sur del Alto Atlas Central. Carixiense (Formación de Arhbalou. Goulmima. Marruecos). *Geogaceta*, **40**, 159-162.
- Romero-Molina, M. M., Pérez-Lorente, F. & Rivas Carrera, P. 2001. Estructuras asociadas con huellas de dinosaurio en La Rioja. *Zubia*, **19**, 61-96.
- Romero-Molina, M. M., Pérez-Lorente, F. & Rivas Carrera, 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. *Ichnos*, **10**, 241-254.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Pereda Suberbiola, X. & Galton, P.M. 2007. *Callosaurus leedsi*, the earliest dryosaurid dinosaur (Ornithischia: Euornithopoda) from the Middle Jurassic of England. In: *Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs* (Ed. K. Carpenter). Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 3-16.
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall, Londres, 410 pp.
- Torcida, F., Montero, D., Huerta, P., Izquierdo, L.A., Pérez, G., Pérez-Lorente, F. & Urién, V., 2003. Rastro ornitópodo de andar cuadrúpedo con marca de cola. Cretácico Inferior (Burgos, España). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Ed. F. Pérez-Lorente). *Ciencias de la Tierra*, **26**. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 109-118.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Shani, A., Goman, E.M.P. & Noto, C.R. 2004. Dinosaur distribution. In: *The Dinosauria*. 2nd ed. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, 517-606.
- Whyte, M. A. & Romano, M. 1994. Probable sauropod footprints from the Middle Jurassic of Yorkshire, England. *Gaia*, **10**, 15-26
- Whyte, M. A. & Romano, M. 2001. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, **112**, 45-54.
- Whyte, M. A. & Romano, M. 2004. A dinosaur ichnocenosis from the Middle Jurassic of Yorkshire, UK. *Ichnos*, **8**, 223-234.
- Whyte, M. A., Romano, M. & Elvidge, D. J. 2007. Reconstruction of Middle Jurassic dinosaur-dominated communities from the vertebrate ichnofauna of the Cleveland Basin of Yorkshire, UK. *Ichnos*, **14**, 117-129.

Manuscrito recibido: 16 de Febrero, 2007

Manuscrito aceptado: 16 de Julio, 2007