



HUELLAS DE PTEROSAURIOS EN EL CRETÁCICO INFERIOR DEL GRUPO ENCISO DE LA CUENCA DE CAMEROS (ESPAÑA)

Pterosaur tracks in the Lower Cretaceous Enciso Group of the Cameros Basin (Spain)

Carlos Pascual-Arribas¹, Jongyun Jung², Moussa Masrour³, Nieves Hernández-Medrano⁴, Félix Pérez-Lorente⁵

¹ Calle Real, 65, 42002, Soria, España; car.pasarri@gmail.com

² Department of Geological and Environmental Sciences and Korea Dinosaur Research Center and Mudeungsan Geotourism Center, Chonnam National University, Gwangju 61186, Republic of Korea; jongyun1991@gmail.com

³ Laboratoire de Géologie Appliquée et Géo-Environnement, Université Ibn Zohr, Faculté des Sciences Agadir, Morocco; moussamasrour5@gmail.com

⁴ Calle Solidaridad, 37-4º Izq, 26003 Logroño, España; nieveshernandezmedrano@gmail.com

⁵ Universidad de La Rioja, Edificio CT. C/Madre de Dios 51-53, 16006, Logroño, España; felix.perez@unirioja.es

Resumen: Las huellas de pterosaurios en el Cretácico Inferior (Barremiense-Aptiense) del Grupo Enciso (Cuenca de Cameros) son escasísimas, reduciéndose a unas pocas icnitas preservadas en depósitos lacustres en los yacimientos de Los Cayos (Cornago, La Rioja). Ante la falta de huellas de pies, fueron incluidas en el icnogénero *Pteraichnus*. Nuevos hallazgos, que contienen huellas de pies, permiten encuadrarlas en dos morfotipos: A (pies con forma de U), y B (pies con forma de V) propias de icnogéneros diferentes de *Pteraichnus*, aunque la falta de calidad de preservación de las huellas no faculta crear nuevos icnogéneros. Por sus características morfométricas y edad se asemejan a las huellas de pies subrectangulares (con forma de U) de pterosaurios del este de Asia (China, Corea del Sur), América (Méjico, Argentina) y África (Marruecos), incluyéndolas dentro de la icnofamilia *Agadirichnidae*, como aff. *Agadirichnus* isp., con las que comparten más características. Sus posibles autores podrían situarse dentro de la superfamilia *Azhdarchoidea*, para el caso del morfotipo A y *Ornithocheiroidea* en el caso del morfotipo B.

Palabras clave: Cuenca de Cameros, Grupo Enciso, Cretácico Inferior, huellas subrectangulares de pterosaurios, *Azhdarchoidea*.

Abstract: The pterosaur tracks in the Lower Cretaceous (Barremian-Aptian) Enciso Group (Cameros Basin) are very rare, being limited to a few footprints preserved in lacustrine deposits in the sites of Los Cayos (Cornago, La Rioja). Due to the lack of footprints, they were included in the ichnogenus *Pteraichnus*. New findings, which contain footprints, allow them to be classified into two morphotypes: A (U-shaped footprint), and B (V-shaped footprint) typical of ichnogenera other than *Pteraichnus*, although the lack of quality of preservation of the footprints does not allow the creation of new ichnogenera. Due to their morphometric characteristics and age, they resemble the subrectangular footprints (U-shaped) of pterosaurs from East Asia (China, South Korea), America (Mexico, Argentina) and Africa (Morocco), including them within the ichnofamily *Agadirichnidae*, such as aff. *Agadirichnus* isp., with which they share more characteristics. Its possible producers could be located within the superfamily *Azhdarchoidea*, in the case of morphotype A and *Ornithocheiroidea* in the case of morphotype B.



Keywords: Cameros Basin, Enciso Group, Lower Cretaceous, pterosaur subrectangular tracks, Azhdarchoidea.

Pascual-Arribas, C., Jung, J., Masrour, M., Hernández-Medrano, N., Pérez-Lorente, F., 2025. Huellas de pterosaurios en el Cretácico Inferior del Grupo Enciso de la Cuenca de Cameros (España), *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 38 (1), 3-24.

Introducción

La Cuenca de Cameros (España) es una de las cuencas mesozoicas en el mundo con mayor número de huellas de pterosaurios (Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2012). Las primeras huellas de pterosaurios documentadas en la misma fueron descritas por Moratalla (1993) en los yacimientos de Los Tormos (Berriasiense del Grupo Oncala) en la provincia de Soria, y de Los Cayos A (Barremiense-Aptiense del Grupo Enciso) en la provincia de La Rioja, aunque las consideró como propias de quelonios. Posteriormente, Lockley *et al.* (1995) reconocieron estas huellas como ocasionadas por pterosaurios. A partir de ese momento, nuevos hallazgos (Pascual Arribas y Sanz Pérez, 2000) abrieron la puerta al reconocimiento de la gran riqueza de la Cuenca de Cameros en este tipo de huellas, cuya presencia se asocia sobre todo con el Grupo Oncala (Pascual Arribas y Sanz Pérez, 2000) y más concretamente con la Formación Huérteles (Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2012). Por ahora, todas ellas han sido asignadas a un único icnogénero, *Pteraichnus* Stokes, 1957, habiéndose citado siete icnoespecies diferentes: *Pteraichnus palacieisaenzi* Pascual Arribas y Sanz Pérez, 2000, *Pteraichnus parvus* Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a, *Pteraichnus longispodus* Fuentes Vidarte *et al.*, 2004b, *Pteraichnus vetustior* Meijide Fuentes, 2001, *Pteraichnus manueli* Meijide Calvo, 2001, *Pteraichnus cidaicoi* Fuentes Vidarte, 2001 y *Pteraichnus cf. stokesi* Lockley *et al.*, 1995. Entre estas icnoespecies mencionadas se ha planteado la duda que algunas realmente pertenezcan a este icnogénero (Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2016).

En contraposición con lo que ocurre en el Grupo Oncala, en el Grupo Enciso apenas se han hallado icnitas de estos reptiles voladores (Moratalla, 1993; Moratalla *et al.*, 2003; Moratalla y Hernán, 2009), aun cuando es pródigo en huellas de dinosaurios (Pérez-Lorente, 2015). Las pocas icnitas de pterosaurios, hasta ahora reconocidas, estaban representadas por impresiones de solo manos en los yacimientos de Los Cayos A y Los Cayos C (Moratalla *et al.*, 1992; Moratalla *et al.*, 2003; Moratalla y Hernán, 2009). Todas ellas fueron incluidas dentro del icnogénero *Pteraichnus* en base a su forma, tamaño creciente de sus dedos y los ángulos de divaricación entre entre los dedos extremos (I[^]III). Como característica destacable, se indica que el ángulo I[^]II poseía un valor muy elevado (90° o más), normalmente no presente entre las huellas de pterosaurios del Grupo Oncala.

El descubrimiento de nuevas huellas en los yacimientos del barranco de Los Cayos, en esta ocasión, tanto de pies como de manos, proporciona nuevos datos, esta vez más significativos (las huellas de manos son más conservativas), que permitirán ir conociendo con más precisión las características icnotaxonómicas de las huellas de pterosaurios del

Grupo Enciso, posibilitando, al mismo tiempo, el compararlas más adecuadamente, no sólo con las del Grupo Oncala, sino también con las de otras partes del mundo, especialmente con las de edad equivalente a la del Grupo Enciso (Barremiense-Aptiense). Todos estos resultados abren una puerta al conocimiento de las posibles características paleobiológicas de los pterosaurios que las ocasionaron.

Entorno Geológico

La Cuenca de Cameros es una de las cuencas sedimentarias más importante a nivel mundial por su riqueza icnológica de vertebrados (Pérez-Lorente, 2015; Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2012). Se encuentra en el extremo NO de la Cordillera Ibérica y se originó durante la segunda etapa del rifting intraplaca que afectó a esta zona desde el Titoniense hasta el Albiense inferior, a consecuencia de la apertura del Atlántico Norte y del Golfo de Vizcaya (Salas *et al.*, 2001). Su gran subsidencia propició que se acumularan en la misma más de 8.000 metros de sedimentos en su área depocentral, que se agrupan en cinco grupos sedimentarios (Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Olivan; Tischer, 1966), depositados en 8 secuencias de depósito (SD) (Mas *et al.*, 2002, 2011) (Fig. 1). La mayoría de los sedimentos son de origen continental, tanto fluviales como lacustres, sin apenas influencia marina (Mas *et al.*, 1993, 2011; Suárez-González, 2015). Los grupos Tera, Urbión y Olivan son eminentemente detríticos, mientras los de Oncala y Enciso son carbonáticos.

El Grupo Enciso forma parte de la SD 7, estando representado en la subcuenca oriental de Cameros por depósitos siliciclásticos fluviales que predominan hacia el oeste y hacia la parte inferior (Grupo Urbión D; Mas *et al.*, 1993), y que pasan progresivamente hacia el este y hacia techo a los depósitos mixtos siliciclástico-carbonáticos, interpretados como de origen fluvio-lacustre (Tischer, 1966; Mas *et al.*, 1993; Hernán Martínez, 2018). Su edad más aceptada hasta hace muy poco tiempo era Barremiense-Aptiense inferior (Mas *et al.*, 1993; Doublet, 2004; Hernán Martínez, 2018). Sin embargo, últimamente, el análisis cicloestratigráfico de sus capas apoyan una edad Hauteriviense-Barremiense inferior (Muñoz *et al.*, 2020; Casas *et al.*, 2024), más acorde con la basada en ostrácodos y carófitas (Schudack y Schudack, 2009; Clemente, 2010; Moreno-Azanza *et al.*, 2016). Este grupo, como el de Oncala, se caracteriza por mostrar una gran riqueza en icnitas de vertebrados, principalmente de dinosaurios, mientras que las de tortugas, cocodrilos y pterosaurios son más escasas (Moratalla *et al.*, 2003; Moratalla y Hernán, 2009; Pérez-Lorente, 2015).

Las huellas de pterosaurios se localizan en la parte alta del Grupo Enciso, cerca de la localidad de Cornago (La Rioja, España), en el Barranco de Los Cayos. En todos los

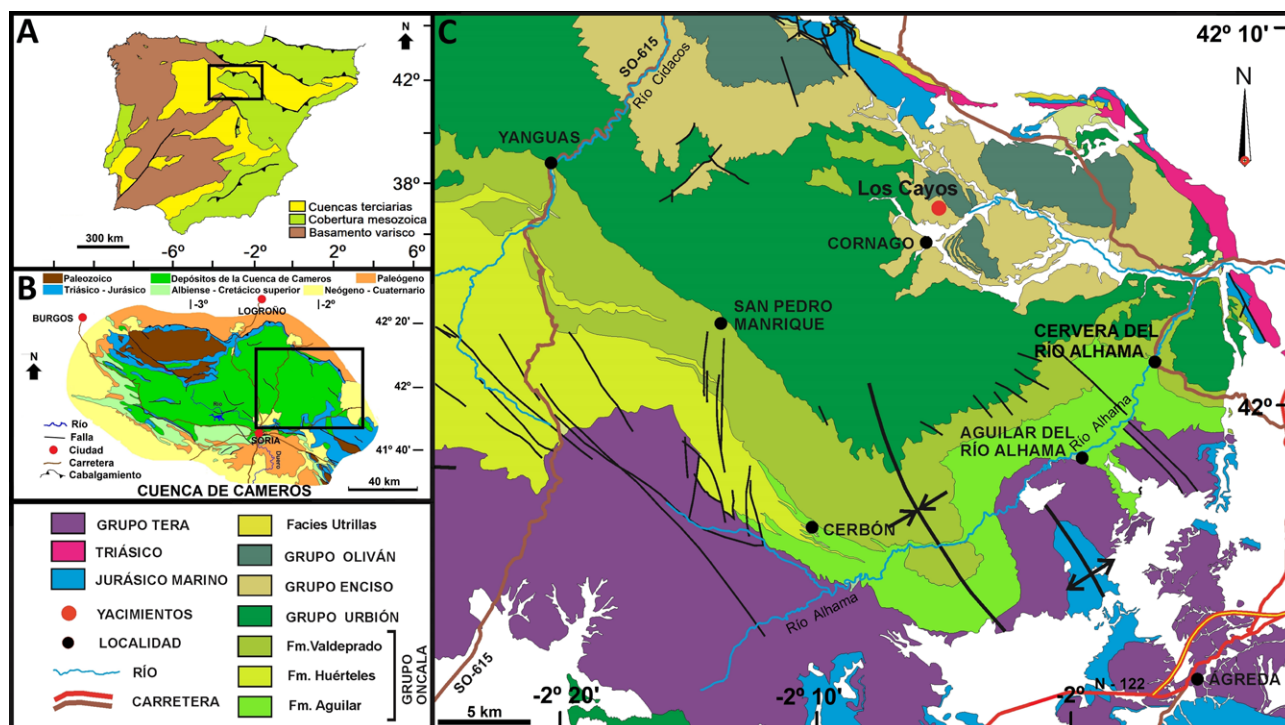


Fig. 1.- Situación de los yacimientos de huellas de pterosaurios de Los Cayos en el Grupo Enciso (Cornago, La Rioja, España). Modificado de Quijada *et al.* (2013). A: Localización de la Cuenca de Cameros en la península Ibérica; B: Esquema geológico de la Cuenca de Cameros; C: Localización de los yacimientos de Los Cayos en el grupo Enciso de la Cuenca de Cameros (punto rojo).

casos, las icnitas de pterosaurios aparecen sobre limolitas grises y areniscas limosas ocreas, depositadas en los bordes de un lago de cuenca endorreica (Hernán Martínez, 2018), junto a escasas huellas terópodos.

Material y Metodología

Todas las huellas en estudio se encuentran *in situ* en tres yacimientos del barranco de Los Cayos (Los Cayos A, Los Cayos B y Los Cayos C), Cornago (La Rioja, España) (Fig. 1). Estos yacimientos forman parte de una serie de localizaciones con huellas de dinosaurios y otros reptiles (Los Cayos A, B, C, D, E y S) que progresivamente se han ido descubriendo en este paraje. Para su reconocimiento utilizamos los mismos acrónimos que se propusieron en los primeros estudios publicados de estos yacimientos (LCA, LCB y LCC; Moratalla *et al.*, 2003; Moratalla y Hernán, 2009). Las coordenadas de los yacimientos pueden consultarse en Hernán Martínez (2018).

En la Fig. 2 se indican las medidas realizadas y utilizadas en la descripción de estas huellas, que son las tradicionales en estos casos (Pascual y Sanz, 2000; Mazin *et al.*, 2003; Pascual Arribas y Hernández Medrano, 2012; Hernández-Medrano *et al.*, 2017): la longitud de las huellas de los pies (Lp) y manos (Lm), anchura de las huellas de los pies (Ap) y manos (Am), la longitud de la impresión de los dedos de la mano (LI, LII, LIII), los ángulos interdigitales entre las impresiones de los dedos de la mano (I[°]II, II[°]III, I[°]III), ángulo de abertura total de las huellas de los pies (α), longitud de la parte de la huella donde se marcan los dedos (LD) y de la parte del metatarso en las huellas de los pies (LMe); ángulo entre el eje de las huellas de los pies

y el eje que pasa por la impresión del dedo III de la huella de la mano (β). Con ellas se calcularon algunas relaciones de interés para la descripción y clasificación de este tipo de huellas, como Lp/Ap, Lm/Am, Lp/Lm y LD/LMe. Dada la escasez de rastros, sólo se mencionan algunos datos aislados referibles a los mismos: pasos de huellas de pies y manos (Pp y Pm, respectivamente), zancadas de huellas de pies y manos (zp y zm, respectivamente), ángulos de paso de huellas de pies y manos (App y APm, respectivamente), y las anchuras de rastro internas y externas (ARI y ARE, respectivamente).

El tamaño de las huellas de pterosaurios las clasificamos de acuerdo a su longitud en: diminutas (<5 cm); pequeñas (5<Lp<10 cm); medianas (10<Lp<15 cm); grandes (15<Lp<25 cm) y muy grandes (>25 cm).

Diferenciamos tres tipos de huellas de pies de pterosaurios por su aspecto: con forma de V (subtriangulares), de U (subrectangulares) y de Y (forma de tenedor u horquilla) siguiendo la propuesta de Pascual-Arribas y Hernández-Medrano (2016). Estos tres tipos morfológicos, acordes con la disposición de los huesos de los pies (metatarsianos y dedos) de los pterosaurios, se pueden diferenciar bien midiendo la anchura de las huellas a la altura de los dedos (Ap), en el talón (Ap-t) y en la zona de separación del metatarso de los dedos (Ap-dm). Según esas medidas, estas formas de huellas de pies se caracterizan así (ver Fig. 2):

Huellas con forma de V (subtriangulares): $Ap > Ap-dm > Ap-t$

Huellas con forma de U (subrectangulares): $Ap \approx Ap-dm \approx Ap-t$

Huellas con forma de Y (forma de tenedor u horquilla): $Ap > Ap-dm \approx Ap-t$

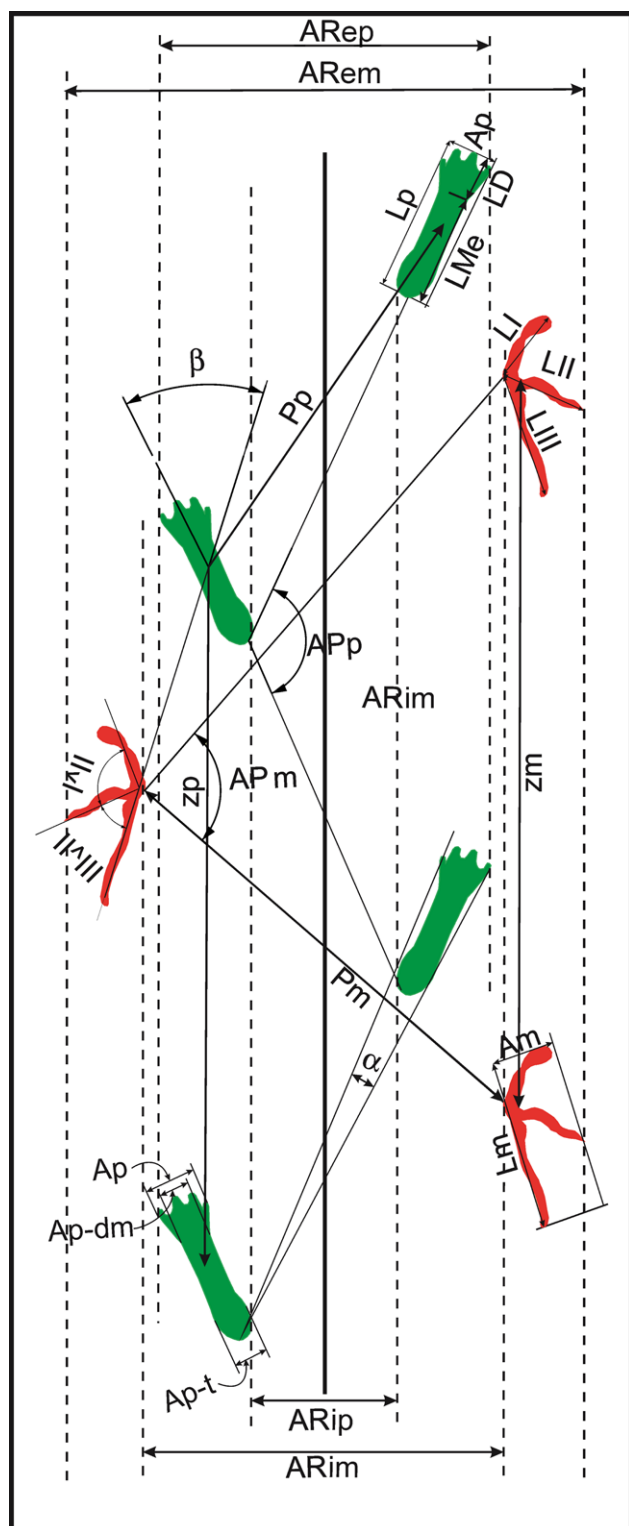


Fig. 2.- Medidas efectuadas en las huellas de pterosaurios de los yacimientos de Los Cayos del Cretácico Inferior del Grupo Enciso (La Rioja, España). Abreviaturas (seguidas de p o m, se refieren a los pies o a las manos): L - longitud; A - Anchura;; I^{II}II^{III} - ángulos interdigitales entre los dedos I, II y III de la mano; α - ángulo de apertura total de los dedos del pie; β - ángulo entre los ejes de las huellas de la mano y la del pie; P - paso; z - zancada; Ap-t - anchura en el talón del pie; Ap-dm - anchura del pie en el contacto de los metatarsos con los dedos; AP - ángulo de paso; ARi - anchura interna del rastro; ARe - Anchura externa del rastro.

Estos tres tipos de formas de pies son importantes a la hora de distinguir entre huellas de pterosaurios, pero no es el único criterio utilizado, siendo necesario otros elementos diferenciadores, tanto de pies como de manos y rastros.

Se han fotografiado todas las huellas con ayuda de cámaras digitales SONY (DSC-RX10-M4 y DSC-RX100), utilizándose las imágenes obtenidas en fotogrametría 3D con ayuda del software Agisoft PhotoScan Professional (v. 1.4.0). Los mapas de profundidad en falso color se obtuvieron con el programa Paraview (v. 5.9.0) y los dibujos de las huellas y de los planos de los yacimientos se realizaron con ayuda del programa CorelDraw 2020.

La altura acetabular de los autores de las huellas se ha calculado siguiendo el método de Li *et al.* (2025) y la velocidad de desplazamiento usando la ecuación de Alexander (1976).

La calidad de preservación de las huellas estudiadas se ha determinado en función de las escalas de Belvedere y Farlow (2016) y Marchetti *et al.* (2019).

Los datos morfométricos de la Tabla 3 se han tomado de las publicaciones originales en que fueron descritas las huellas (tanto indicados allí, como obtenidos a partir de sus representaciones gráficas) y datos propios.

Descripción

Las huellas de pterosaurios encontradas en los yacimientos de Los Cayos A, B y C (Cornago, La Rioja) son icnitas que forman parte, generalmente, de pares mano-pie, reconociéndose un rastro completo y parte de otro que solo conserva las huellas de un solo lado. Las huellas aisladas son escasísimas (al contrario de lo que ocurre en numerosos yacimientos con este tipo de huellas en el Grupo Oncala). En total se contabilizan 39 huellas, de las cuales 19 son huellas de pies y 20 huellas de manos.

Los Cayos A

En un estrato de 32 cm de potencia, que forma parte de un resalte en la zona, constituido por lutitas grises con rizaduras de oleaje, laminación cruzada de surco, laminación horizontal, costras ferruginosas, escasos fragmentos de fósiles y bioturbación (Hernán Martínez, 2018), se observan huellas de pterosaurios y algunas icnitas aisladas terópodos. Este nivel (A4, de Hernán Martínez, 2018) se sitúa 1 m por debajo del nivel principal (A7 de Hernán Martínez, 2018) del yacimiento, en el que son muy abundantes las huellas terópodos (unas 425 huellas agrupadas en 36 rastros y huellas aisladas; Moratalla *et al.*, 2003).

Las icnitas de pterosaurios se localizan en dos zonas diferentes. La mayor parte de las huellas se sitúan en la capa LCA-1 descrita por Moratalla (1993), Moratalla *et al.* (2003) y Moratalla y Hernán (2009), habiéndose encontrado, además, dos icnitas nuevas (LCA-2-PT-1m y 1p) en el mismo resalte, pero a unos 75 m más al NO (LCA-2).

El primer afloramiento muestra 2 pares de huellas mano-pie, dos huellas de manos aisladas (una completa y otra incompleta) y marcas muy difusas de otras huellas semejantes (Figs. 3A y 4A). Posiblemente todas las icnitas sean

subhuellas teniendo en cuenta sus bordes no muy bien definidos, las impresiones de los dedos gruesos de terminación redondeada y la ausencia de marcas de almohadillas.

La calidad de preservación de todas ellas es baja (grado 1 de Marchetti *et al.*, 2019; aunque en algún caso puede llegar a grado 2). Las huellas de las manos son pequeñas ($L_m = 8,94$ cm) (Tabla 1), poco profundas, más largas que anchas ($L_m/A_m = 2,09$), tridáctilas, con las impresiones de los dedos de tamaño creciente del I al III. La terminación de los dedos es redondeada, no apreciándose marca de uñas. Las longitudes relativas medias de los mismos son 1:1,3:1,9. Los ángulos interdigitales varían de unas huellas a otras (ver Tabla 1), oscilando el I[^]II entre 60° y 94,6°, el II[^]III entre 31° y 49° y el I[^]III entre 92,6° y 119,5°.

Las dos únicas improntas de pies, cuyos bordes no se observan claramente o están incompletos están asociadas con las huellas de manos LCA-PT-2 y LCA-PT-3 (Fig. 4A), formando con ellas ángulos parecidos (unos 59° y 65,5°, respectivamente). La huella de pie completa, es plantigrada, con forma de U (subrectangular), con bordes difusos y escasa profundidad. Por ello, es difícil delimitarla y fue confundida con una huella de mano parcial por Moratalla y Hernán (2009). El empleo de fotogrametría 3D permite ver que es ligeramente más profunda en sus extremos, sobre

todo en la zona del talón. No se observan marcas claras de dedos. El talón es redondeado y su anchura es similar a la de la huella completa. La otra icnita de pie sólo permite ver claramente el talón, el cual está relleno de sedimento. Su forma y anchura es similar a la de la otra huella de pie. En la misma capa es posible reconocer la existencia de un nuevo pie asociado a la huella de mano LCA-PT-1, aunque su mala calidad de preservación no permite afirmarlo (Figs. 3A y 4A). Su forma sería similar a la de los otros casos. Las longitudes de las manos y pies son muy semejantes, con una relación L_p/L_m de 1,08.

Unos metros más al NO, en la segunda zona (LCA-2), se ha encontrado un par mano-pie de icnitas de pterosaurio (LCA-2-PT-1m y LCA-2-PT-1p (Figs. 3B y 4B, respectivamente) bastante bien conservado, con una calidad de preservación que en el caso de la mano alcanza el grado 2 de Marchetti *et al.* (2019).

La huella del pie LCA-2-PT-1p tiene forma de V, con talón muy estrecho. Es de tamaño pequeño-medio ($L_p = 9,97$ cm; $A_p = 2,28$ cm) (Tabla 1) y mucho más larga que ancha ($L_p/A_p = 4,37$). No se observan marcas claras de dedos, aunque se insinúan las marcas de uñas de los dedos laterales. El ángulo total de abertura de la impresión de los dedos es de unos 12°.

Huellas	Lp (mm)	Ap (mm)	Lp/Ap	α (°)	LD/LMe	Lm (mm)	Am (mm)	Lm/Am	Lp/Lm	LI:LII:LIII	I [^] II [^] III (°)	Dpm (mm)	β (°)
LCA-PT01 m	-	-	-	-	-	90,79	55,46	1,64	-	1:1,08:1,57	60-49-114	-	-
LCA-PT04 p	95,99	28,52	3,36	< 3	0,73	-	-	-	1,08	-	-	-	-
LCA-PT02 m	-	-	-	-	-	89,18	38,98	2,29	-	1:1,23:1,97	60-34-93	126	59
LCA-PT05 p	> 41	25,78	-	< 3	-	-	-	-	-	-	-	-	65,50
LCA-PT03 m	-	-	-	-	-	88,22	37,90	2,33	-	1:1,45:2,19	95-31-120	-	-
Medias	95,99	27,15	3,36	< 3	0,73	89,38	44,1	2,09	1,08	1:1,25:1,91	72-38-109	126	62,30
LCA-2-PT01 p	99,7	22,8	4,37	11,60	0,675	-	-	-	0,99	-	-	85,50	42,50
LCA-2-PT02 m	-	-	-	-	-	100,40	44,3	2,27	-	1:1,11:1,35	95-47-142	-	-
LCB-PT-R1-1p	83,66	27,55	3,04	< 3	0,72	-	-	-	0,96	-	-	149,30	8
LCB-PT-R1-1m	-	-	-	-	-	87,37	37,24	2,35	-	1:1,36:2,13	110-51-161	-	-
LCB-PT-R1-2p	85,29	28,00	3,04	< 3	0,77	-	-	-	0,96	-	-	131,4	31,30
LCB-PT-R1-2m	-	-	-	-	-	89,30	35,68	2,50	-	1:1,42:2,41	110-24-141	-	-
LCB-PT-R1-3p	83,32	26,23	3,17	< 3	0,77	-	-	-	0,90	-	-	140,16	15
LCB-PT-R1-3m	-	-	-	-	-	92,07	40,83	2,25	-	1:1,39:2,09	102-47-144	-	-
Medias	84,09	27,23	3,08	< 3	0,75	89,58	37,95	2,37	-	1:1,39:2,21	107-50-149	140,30	18,10
LCB-PT-R2-1p	66,51	17,52	3,80	< 3	0,69	-	-	-	0,81	-	-	67,53	40
LCB-PT-R2-1m	-	-	-	-	-	82,10	35,19	2,33	-	1:1,80:2,84	105-37-141	-	-
LCB-PT-R2-3p	78,73	19,90	3,95	< 3	0,77	-	-	-	0,88	-	-	95,63	41
LCB-PT-R2-3m	-	-	-	-	-	89,04	30,68	2,90	-	1:1,89:2,63	98-39-143	-	-
LCB-PT-R2-5p	70,83	18,18	3,90	< 3	0,75	-	-	-	0,88	-	-	71,26	43
LCB-PT-R2-5m	-	-	-	-	-	80,44	28,16	2,86	-	1:1,63:2,19	101-52-151	-	-
Medias	72,02	18,53	3,88	< 3	0,74	83,86	31,34	2,70	-	1:1,77:2,55	101-43-145	78,14	41,30
LCB-PT-1p	100,12	27,37	3,65	< 3	0,67	-	-	-	1,00	-	-	131	43,50
LCB-PT-1m	-	-	-	-	-	100,48	40,10	2,51	-	1:1,30:2,40	103-36-137	-	-
LCB-PT-2m	-	-	-	-	-	96,42	39,19	2,46	-	1:1,30:2,22	89-57-147	-	-
LCB-PT-3p	76,37	20,00	3,82	8,80	0,72	-	-	-	0,90	-	-	80	37
LCB-PT-3m	-	-	-	-	-	85,17	33,88	2,51	-	1:1,84:2,68	83-30-111	-	-
LCB-PT-4p	97,25	24,92	3,90	< 3	0,88	-	-	-	0,90	-	-	92	45
LCB-PT-4m	-	-	-	-	-	108,37	42,94	2,52	-	1:1,10:1,88	79-46-126	-	-
LCB-PT-5m	79,20	20,86	3,79	< 3	0,78	-	-	-	-	-	-	-	-
LCC-1-PT-1p	100,63	28,90	3,48	< 3	0,68	-	-	-	1,04	-	-	102,70	25
LCC-1-PT-1m	-	-	-	-	-	96,79	35,39	2,73	-	1:1,40:1,91	97-38-132	-	-
LCC-1-PT-2p	94,48	26,28	3,59	5,50	0,70	-	-	-	-	-	-	182,93	48
LCC-1-PT-2m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medias	97,55	27,59	3,54	-	0,69	96,79	35,39	2,73	1,04	1:1,40:1,91	97-38-132	142,80	36,50
LCC-2-PT-1p	67,45	19,41	3,48	< 5	0,79	-	-	-	1,02	-	-	126,40	41,50
LCC-2-PT-1m	-	-	-	-	-	65,99	25,19	2,62	-	1:1,28:2,15	86-26-107	-	-
LCC-2-PT-2p	66,76	19,14	3,49	< 5	0,82	-	-	-	1,01	-	-	271,80	23,50
LCC-2-PT-2m	-	-	-	-	-	65,95	26,35	2,50	-	1:1,40:1,90	102-38-131	-	-
LCC-2-PT-3p	79,32	27,71	2,86	8,50	0,80	-	-	-	0,98	-	-	77,08	60,50
LCC-2-PT-3m	-	-	-	-	-	80,96	30,62	2,64	-	1:1,31:1,90	118-30-146	-	-

Otras abreviaturas utilizadas en el resto de medidas morfométricas son las siguientes: Lp – Longitud del pie; Lm – Longitud de la mano; Ap – Anchura del pie; Am – Anchura de la mano; I[^]II[^]III ángulos interdigitales en las huellas de las manos; LI, LII, LIII = longitudes de los dedos I, II y III de la mano; α = ángulo de abertura total de los dedos del pie; LD - longitud de la zona de los dedos del pie; LMe -Longitud de la zona de los metatarsianos del pie; Dpm distancia pie-mano.

Medias de L relativa de los dedos: 1:1,58:2,43

Orientación media de los pies en LCB: en R1, 16,30°; en R2, 26,20°

Orientación media de las manos en LCB: en R1, 6,60°; en R2, 11,70°

Paso LCC-2-1p-2p = 266,90 mm

Paso LCC-2-1m-2m = 379,80 mm

Tabla 1.- Datos morfométricos de las huellas de pterosaurio de los yacimientos de Los Cayos A, Los Cayos B y Los Cayos C (Cornago, La Rioja).



Fig. 3.- Vistas de los yacimientos con huellas de pterosaurios de Los Cayos A. A. Yacimiento LCA-1. B. Yacimiento LCA-2.

La huella de la mano LCA-2-PT-1m también es de tamaño pequeño-medio ($Lm = 10,0$ cm; $Am = 4,43$ cm), más larga que ancha ($Lm/Am = 2,27$), con marcas de dedos de longitudes muy desiguales, aumentando del I al III ($LI = 4,35$ cm; $LII = 4,83$ cm; $LIII = 5,86$ cm) lo que hace que sus longitudes relativas sean 1: 1,11:1,35. El ángulo entre las marcas de los dedos I y II es superior al medido entre las de los dedos II y III ($I^{\wedge}II = 95^{\circ}$; $II^{\wedge}III = 46,5^{\circ}$; $I^{\wedge}III = 141,5^{\circ}$). Las impresiones de los dedos terminan en uñas,

que sólo se ven bien en el dedo I, estando, en este caso, muy curvada.

Los tamaños de ambas icnitas son prácticamente iguales ($Lp/Lm = 0,99$) (Tabla 1) y el eje de la huella del pie forma un ángulo con el eje del dedo III de la mano de $42,5^{\circ}$, un poco menor al que se ha observado en los otros pares de huellas pie-mano de LCA-1.

Las medidas de estas huellas nos indican que la altura acetabular (h) inferida de los autores de las mismas podría estimarse en 32 cm para los pterosaurios de LCA-1 y 33 cm para el de LCA-2 (Tabla 3).

Los Cayos B

Este yacimiento está constituido por areniscas de grano fino, generalmente de color pardo en superficie, aunque las que poseen las huellas de pterosaurios son limosas y grises. Se constata la presencia de mica bajo la fina lámina en la que están impresas las icnitas.

Este yacimiento, proporciona gran cantidad de huellas terópodos (Moratalla, 1993; Moratalla *et al.*, 2003), pero hasta ahora no se había visto ninguna huella de pterosaurio. La revisión de sus capas en un extremo más al norte ha permitido encontrar hasta 22 huellas de pterosaurios, la mayor parte de las cuales forman pares pie-mano e incluso un rastro completo y parte de otro (Figs. 5 y 6). Junto a ellas, se aprecian huellas de difícil atribución.

Se considera que la calidad de preservación de todas ellas es baja-media (grado 1-2 de Marchetti *et al.*, 2019).

Las huellas mejor conservadas son las de manos, pues a consecuencia de su mayor profundidad han sufrido menos los efectos de la erosión. Éstas son tridáctilas, más largas que anchas ($Lm/Am > 2$) (Tabla 1), con marcas de dedos finos, alargados y de terminación acuminada; fuertemente

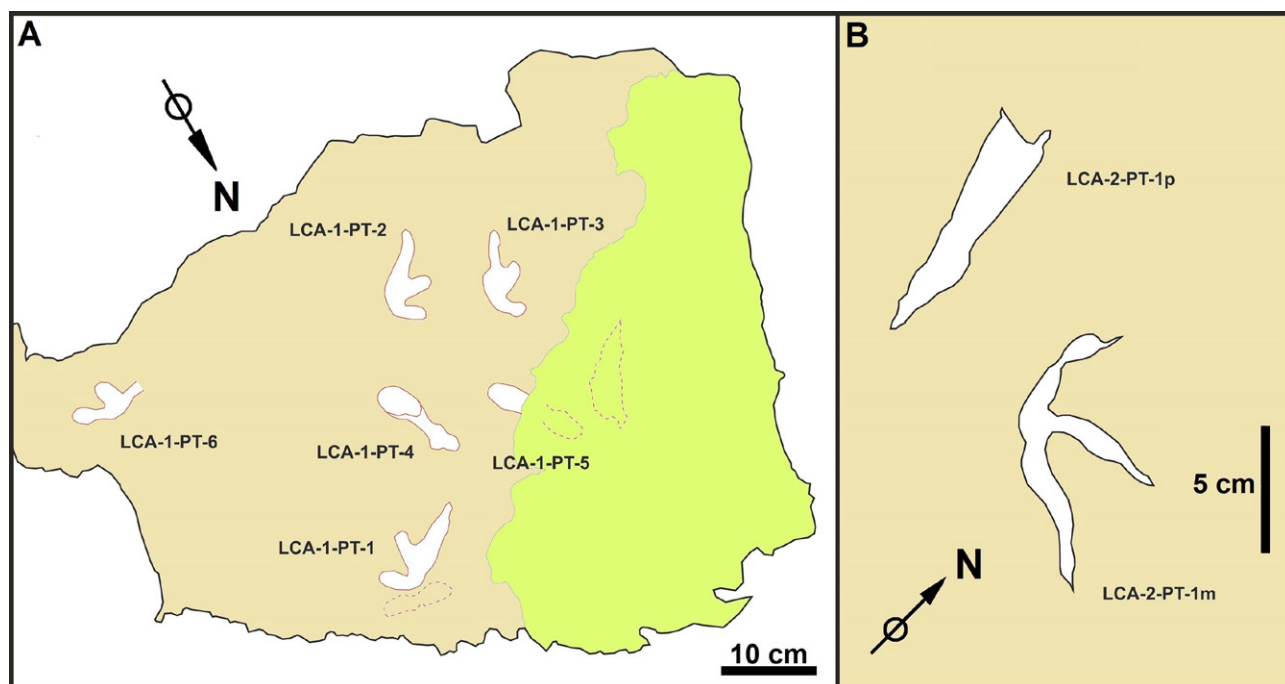


Fig. 4.- A. Plano con las huellas de pterosaurios del yacimiento LCA-1. La zona verde corresponde a una capa fina situada ligeramente por encima de la capa que contiene las huellas principales. B. Dibujo interpretativo del par de huellas pie-mano del yacimiento LCA-2.

RASTRO LCB-PT-R1	P (cm)	z (cm)	AP (°)	RASTRO LCB-PT-R2	P (cm)	z (cm)	AP (°)
LCB-PT-R1-1p - LCB-PT-R1-2p	34,95	-	-	LCB-PT-R2-1m - LCB-PT-R2-2m	29,70	-	-
LCB-PT-R1-2p - LCB-PT-R1-3p	36,42	-	-	LCB-PT-R2-2m - LCB-PT-R2-3m	31,10	-	-
LCB-PT-R1-1m - LCB-PT-R1-2m	39,69	-	-	LCB-PT-R2-1p - LCB-PT-R2-3p	-	43,35	-
LCB-PT-R1-2m - LCB-PT-R1-3m	34,40	-	-	LCB-PT-R2-3p - LCB-PT-R2-5p	-	35,88	-
LCB-PT-R1-1p - LCB-PT-R1-3p	-	66,12	133,82	LCB-PT-R2-1m - LCB-PT-R2-3m	-	48,49	-
LCB-PT-R1-1m - LCB-PT-R1-3m	-	65,39	115,56	LCB-PT-R2-3m - LCB-PT-R2-5m	-	33,58	-
-	-	-	-	LCB-PT-R2-1m - LCB-PT-R2-3m	-	-	92,30
Medias pies	35,68	66,12	133,82	-	-	39,61	-
Medias manos	37,04	65,39	115,56	-	30,40	41,03	92,30

Anchura interna de rastro de las huellas de los pies en LCB-PT-R1, ARi1p = 12,10 cm; Anchura interna de rastro de las huellas de las manos en LCB-PT-R1, ARi1m = 18,83 cm y en LCB-PT-R2, ARi2m = 19,47 cm
Anchura externa de rastro de las huellas de los pies en LCB-PT-R1, ARE1p = 19,83 cm; Anchura externa de rastro de las huellas de las manos en LCB-PT-R1, ARE1m = 26,42 cm y en LCB-PT-R2, ARE2m = 26,80 cm. Relación ARi1p/Ap = 4,40

Tabla 2.- Pasos, zancadas y ángulos de paso en los rastros LCB-R1 y LCB-R2 de los yacimientos de Los Cayos B (La Rioja, España). Otros datos aislados.

asimétricas a consecuencia de mostrar huellas de dedos de muy desigual longitud, siendo menor las de los dedos I y las más largas las de los dedos IIII (relación media entre ellos de 1:1,3:2,4 en LCB-PT-1m; 1:1,4:2,2 en las huellas del rastro; y 1:1,7:2,6 en el rastro incompleto de huellas más pequeñas. Los ángulos interdigitales son muy desiguales, alcanzando valores más elevados entre I^{II} que entre II^{III}.

Las huellas de los pies no están bien conservadas, tanto por su peor calidad morfológica, como por los efectos de la erosión ambiental. Tienen forma de subrectangulares (forma de U), mucho más largas que anchas ($Lp/AP > 3$) (Tabla 1). No muestran marcas claras de dedos, aunque es posible la existencia de señales del final de los mismos en algunas icnitas; su talón es de similar anchura que el resto de la huella. Los ejes de las huellas de pies y de las manos no coinciden, mostrando ángulos entre ellos poco elevados en el rastro y más elevados en el resto. En los rastros, las huellas de los pies se orientan bastante hacia fuera de los mismos (unos 16° y 26°, en R1 y R2, respectivamente), mientras las huellas de las manos se disponen más paralelas a la línea media de los rastros dirigiéndose hacia el interior de los mismos (unos 6,6° en R1 y 11,7° en R2). En el rastro R1, los pasos de las manos son ligeramente superiores a los de los pies (paso medio de las manos = 37 cm; paso medio de los pies = 35,7 cm) mientras ocurre lo contrario en el caso de la zancada. Tanto el rastro completo, como el incompleto, son de vía ancha (anchura interna del rastro de los pies varias veces superior a la anchura de los mismos) (Tabla 2), siendo más anchos los de las manos que los de los pies: ARi1p de unos 12,10 cm, mientras la externa, ARE1p, es de 19,8 cm; ARi1m es de unos 18,8 cm y la externa, ARE1m = 26,4 cm; ARi2m = 19,5 cm y ARE2m = 26,8 cm; ARi1p/Ap = 4,4). Aun siendo las huellas del rastro R2 más pequeñas que las del rastro R1, su anchura es relativamente mayor. Como consecuencia, los ángulos de paso (AP) son más pequeños (92,3° frente a 115,6°). Esa

diferencia de anchura se relaciona bien con la velocidad de desplazamiento de sus autores: menor anchura a mayor velocidad de desplazamiento. Así mismo, la orientación de las manos y pies con respecto al sentido de avance disminuye con la velocidad de desplazamiento de los autores de las huellas, disponiéndose más paralelos a la línea media de los rastros.

La altura acetabular estimada de los autores de las huellas oscila entre 24,5 cm y 32,5 cm (Tabla 3), y la velocidad de desplazamiento deducida a partir de los dos únicos rastros presentes es de 1,71 m/s (6,16 km/h) y 0,86 m/s (3,11 km/h).

Los Cayos C

El yacimiento de Los Cayos C está constituido por areniscas de grano fino de origen fluvial (Hernán Martínez, 2018).

Las huellas de pterosaurios se han hallado en dos afloramientos: uno de ellos (LCC-1) (Fig. 7A) era descrito por



Fig. 5.- Vista del yacimiento con huellas de pterosaurios de Los Cayos B (LCB).

Huellas	Lp (mm)	h (cm)	z (m)	v (km/h)	Huellas	Lp (mm)	h (mm)	z (m)	v (km/h)
LCA-1-PT-4	95,99	32,20	-	-	LCA-2-PT-1p	99,70	33,39	-	-
LCB-PT-R1	84,09	28,39	0,66	6,15	LCB-PT-R2	72,02	24,53	0,40	3,16
LCB-PT-1p	100,12	33,52	-	-	LCB-PT-3p	76,37	25,92	-	-
LCB-PT-4p	97,25	32,60	-	-	LCB-PT-5p	79,20	26,82	-	-
LCC-1-PT-1p	97,55	32,70	-	-	LCC-2-PT-2p	67,11	23,04	-	-

Tabla 3.- Altura del acetábulo (h) y velocidad de desplazamiento de los autores de las huellas de pterosaurios del Grupo Enciso (La Rioja, España).

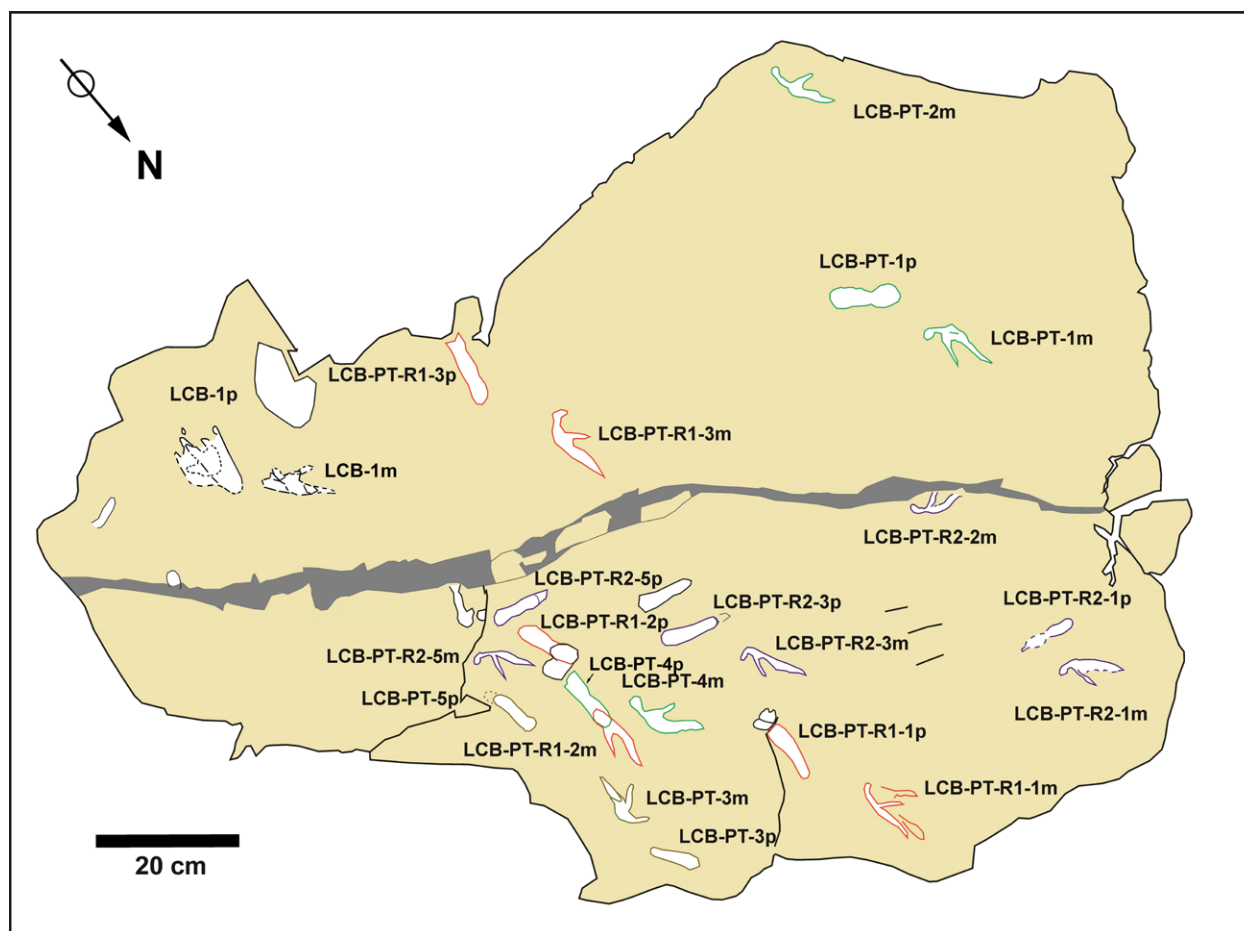


Fig. 6.- Plano del yacimiento con huellas de pterosaurios de Los Cayos B (LCB). Las huellas del mismo color se asocian al mismo rastro o a pares de huellas pie-mano. La banda gris en la parte central representa grietas que han ocasionado la desaparición de varias huellas del rastro LCB-PT-R2.

Moratalla *et al.* (2003) y Moratalla y Hernán (2009), y el otro es nuevo (LCC-2) (Fig. 7B).

Se considera que la calidad de preservación de todas las huellas es baja-media (grado 1-2 de Marchetti *et al.*, 2019).

El primer afloramiento (LCC-1; Fig. 8A) muestra las huellas de tres posibles pares de huellas mano-pie, pero solo uno está bien conservado (huella de mano LCC-PT-1m de Moratalla y Hernán, 2009 y una huella de pie nueva LCC-PT-1p). El segundo par mano-pie está peor preservado, sobre todo la huella de la mano; y el tercer par apenas se aprecia. La disposición de las huellas es propia de un rastro irregular de vía ancha (ARip = 18 cm; Tabla 2).

Las huellas de los pies mejor conservadas (LCC-PT-1p y LCC-PT-2p) son de tamaño pequeño-medio (Lp media = 9,76 cm), plantígradas, bastante más largas que anchas (Lp/Ap > 3), con bordes laterales casi paralelos (con forma de U; $\alpha \leq 5^\circ$). No se observan marcas claras de dedos, aunque en un caso (primer par pie-mano) se insinúa en el borde anterior tres marcas redondeadas, posiblemente correspondientes a los dedos II, III y IV.

La huella de la mano mejor conservada (LCC-PT-1m) es pequeña a mediana ($Lm = 9,7$ cm; $Am = 3,5$ cm), más larga que ancha ($Lm/Am = 2,7$), tridáctila, con dedos de longitudes desiguales ($LI < LII < LIII$; relación 1:1,4:1,9). Se sitúa detrás de la marca del pie correspondiente con el eje

del dedo III formando un ángulo de unos 25° con el eje de la huella del pie. Los ángulos interdigitales son desiguales, siendo superior el medido entre los dedos I y II ($I^\wedge II = 97^\circ$, $II^\wedge III = 38^\circ$, y $I^\wedge III = 132^\circ$). Las otras huellas de manos están muy mal marcadas por lo que sus valores morfométricos no se aprecian bien. En el par pie-mano mejor conservado (LCC-1-PT-1), la huella de la mano es prácticamente igual en longitud que la del pie ($Lp/Lm = 1,04$).

En un segundo afloramiento (LCC-2; Figs. 7A y 7B) se observan tres pares mano-pie (1m-1p, 2m-2p y 3m-3p). Sólo el primer par proporciona datos morfométricos aceptables. En este par la huella de la mano es tridáctila, pequeña ($Lm = 6,7$ cm), más larga que ancha ($Lm/Am = 2,73$), y muy asimétrica, como en el caso de todas las huellas de manos anteriores (Tabla 1). La huella del pie, mal conservada debido a la presencia de pequeñas diaclasas, es también pequeña ($Lp = 6,75$ cm), con forma de U, plantigrada, más larga que ancha ($Lp/AP = 3,48$) y muestra en su parte anterior las marcas terminales de tres dedos (II, III y IV). Las marcas terminales de los tres dedos están todas a la misma altura lo que implica igual longitud. El eje de la huella del pie forma un ángulo con el eje del dedo III de la mano de $41,5^\circ$. Como en casos anteriores la longitud de las huellas de las manos y los pies son casi iguales, la relación Lp/Lm es de 1,02.

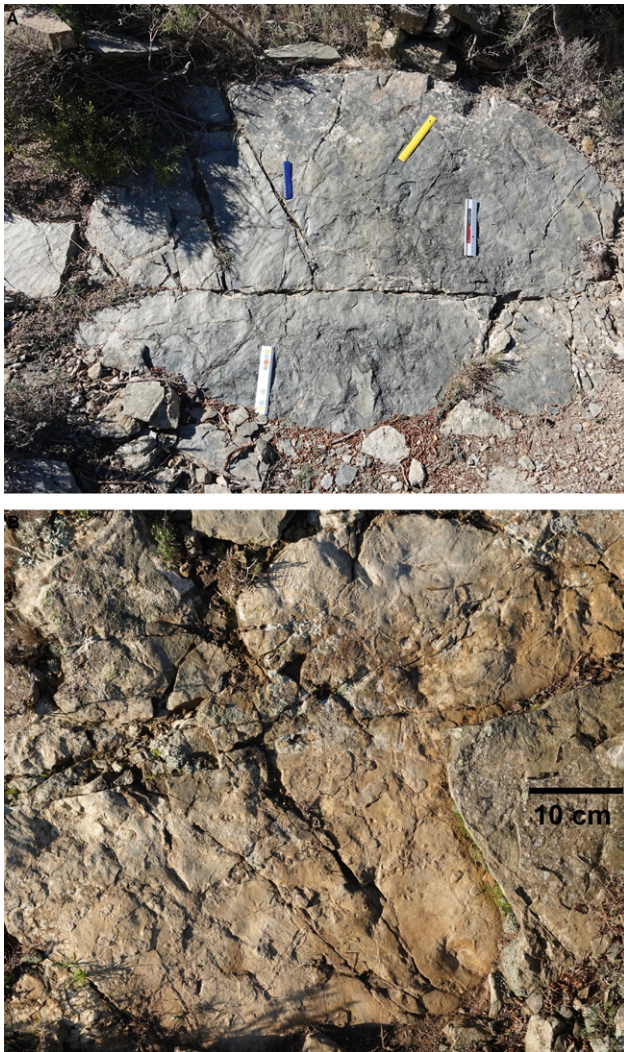


Fig. 7.- Yacimientos de huellas de pterosaurios de Los Cayos C (LCC). A. Vista del yacimiento LCC-1. B. Vista del yacimiento LCC-2.

Los otros dos pares pie-mano están mucho peor conservados, pero muestran las mismas características que en el par principal. El primero de ellos forma parte de un posible rastro junto con el par LCC-2-1m-1p. En este caso, la huella de la mano está mucho más cerca de la del pie. El tercer par pie-mano se encuentra a gran distancia de los otros dos, por lo que no se relaciona directamente con ellos. Sus características son semejantes a las del par principal, pero su tamaño es mayor.

Las alturas acetabulares de los pterosaurios autores de las huellas de LCC-1 y LCC-2, obtenidas siguiendo el método de Li *et al.*, (2025), son de 33 cm y 23 cm, respectivamente (Tabla 3).

Discusión

Las huellas de pterosaurios han sido desde el mismo momento de su identificación (Stokes, 1957) un tema de controversia (Lockley *et al.*, 2008). Al principio se dudó que sus autores fueran pterosaurios, por ejemplo, Padian y Olsen (1984) creyeron que habían sido ocasionadas por cocodrilos. Posteriormente, el debate giró en torno a la postura que adoptaban al desplazarse por tierra: bípeda vs. cuadrúpeda, y digitigrada vs. plantigrada (Padian, 1983; Lockley *et al.*, 1995; Bennett, 1997; Chatterjee y Templin, 2004). Últimamente se han puesto en duda algunos icnogéneros e icnoespecies o sus características (por ejemplo, Billon-Bruyat y Mazin, 2003, Sánchez-Hernández *et al.*, 2009; Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2016; Wroblewski, 2023; Heredia *et al.*, 2024).

Uno de los problemas con que nos encontramos con este tipo de huellas surge a la hora de clasificar icnotaxonómicamente a las mismas. Hoy por hoy, no existen criterios claros y únicos en este sentido. La mayor parte de los investigadores tienen en cuenta la forma de los pies y manos, y algunas variables morfométricas (Lp/Ap, Lm/Am, LI:LI-I:LI-III, ángulos interdigitales entre los dedos de las manos

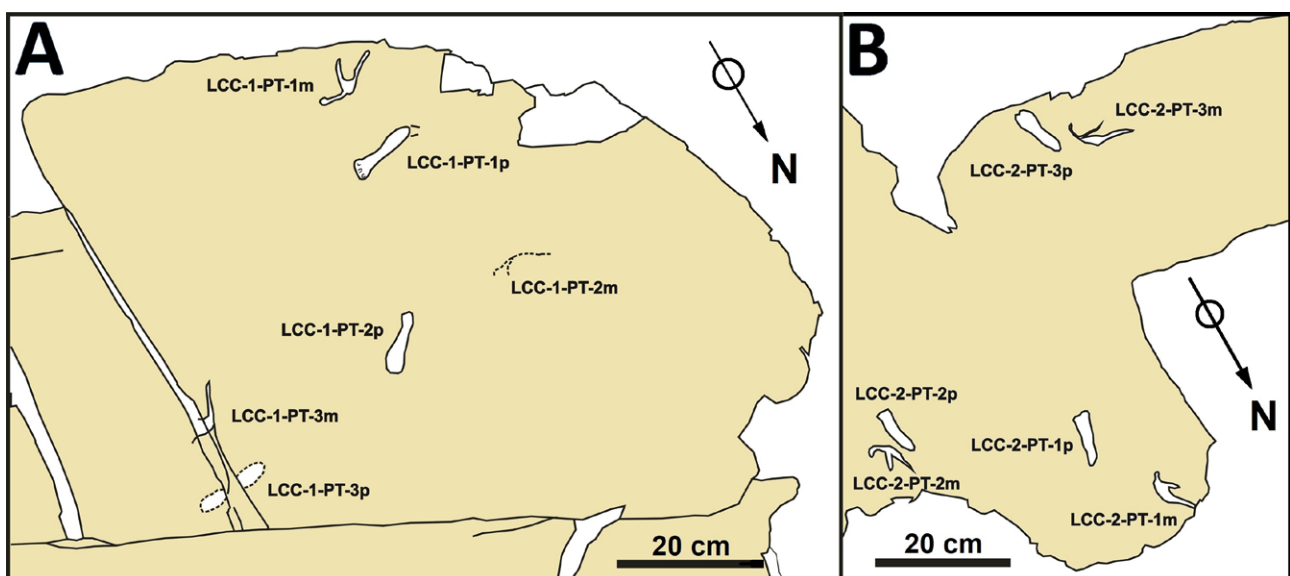


Fig. 8.- Planos de los yacimientos de huellas de pterosaurios de Los Cayos C (LCC). A. Plano del yacimiento LCC-1. B. Plano del yacimiento LCC-2.

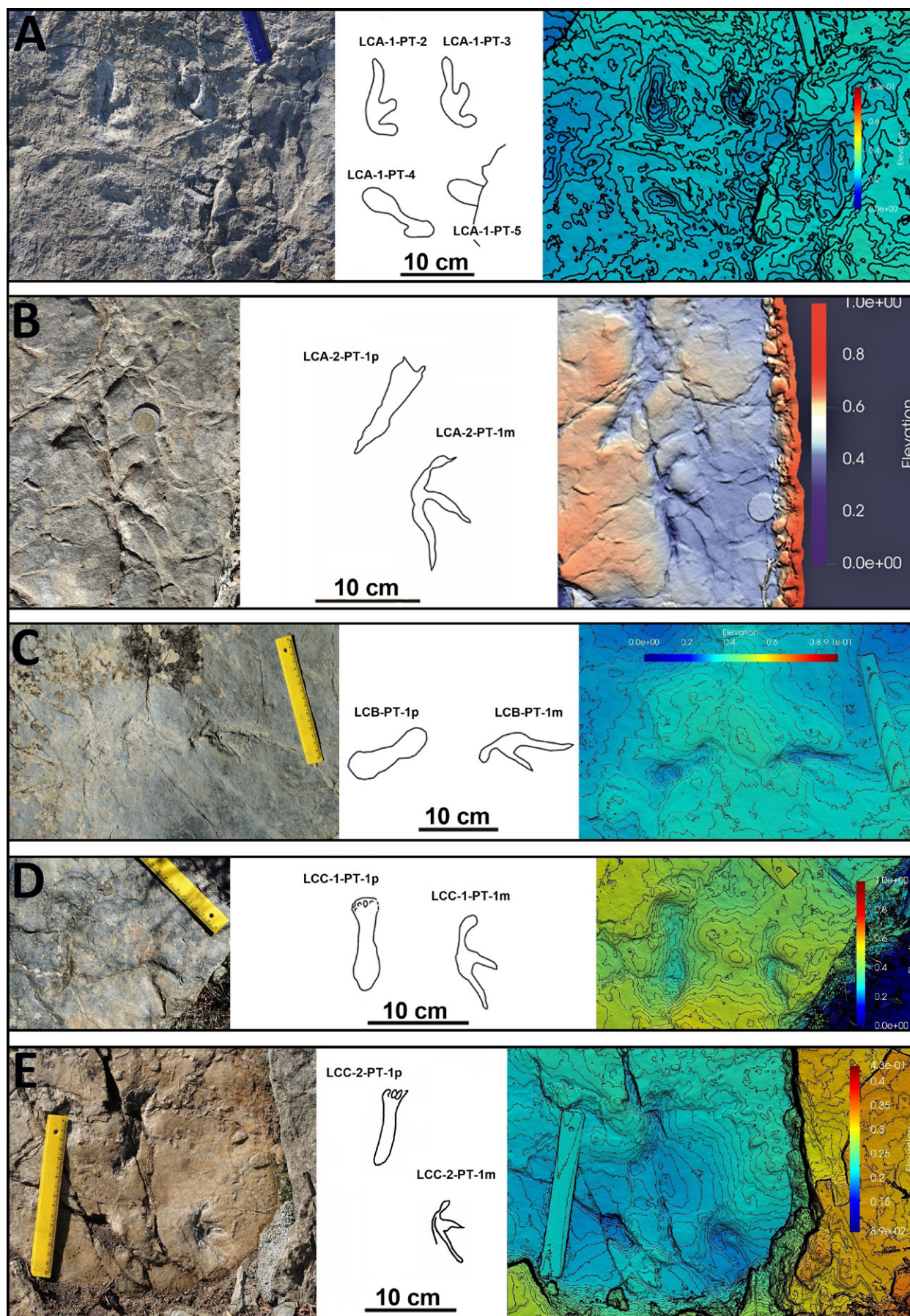


Fig. 9.- Huellas principales de los yacimientos de Los Cayos. A. Huellas de LCA-1. B. Huellas de LCA-2. C. Huellas de LCB. D. Huellas de LCC-1. E. Huellas de LCC-2. En cada grupo de huellas, la escala es la misma. Profundidad de las huellas sin escala.

(I[^]II, II[^]III, I[^]III) o la orientación de los pies y manos en los rastros (cuando existen), aunque no hay unanimidad en su uso. Una pauta utilizada con demasiada frecuencia para diferenciar estas huellas es el tamaño de las improntas, aunque esa diferencia puede ser una consecuencia de la ontogenia de sus autores. Sin embargo, en la práctica, hay que hacer notar que la gran mayoría de las huellas pequeñas de pterosaurios están incluidas en el icnogénero *Pteraichnus*, mientras las más grandes (menos frecuentes) se suelen encuadrar en otros icnogéneros, como *Purbeckopus* Delair, 1963, *Agadirichnus* Ambroggi y De Lapparent, 1954, o *Haenamichnus* Hwang *et al.*, 2002.

En el caso de las huellas del Grupo Enciso, sus características morfológicas son propias de las huellas de pterosaurios pterodactyloides (Lockley *et al.*, 1995): huellas dispuestas en rastros de un animal cuadrúpedo, con pies plantígrados en los que se aprecian las marcas de cuatro dedos, e icnitas de manos tridáctilas, muy asimétricas, situadas detrás de las de los pies (Lockley *et al.*, 1995, Bignon-Bruyat y Mazin, 2003, Lockley *et al.*, 2008).

Morfotipos de huellas de pterosaurios en Los Cayos

Las huellas que encontramos en los yacimientos de Los Cayos, en función de sus características morfométricas descritas, se pueden agrupar en dos morfotipos: A y B.

El morfotipo A es el más común (Figs. 9A, 9C, 9D, 9E; Tablas 1, 2 y 3). En él se incluyen 32 icnitas de las cuales las icnitas de los pies se caracterizan por poseer forma de U (subrectangulares según Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2016), son de tamaño pequeño-mediano (entre 7,6 y 10,8 cm), son mucho más largas que anchas ($Lp/Ap = 3,35-3,55$), con los bordes laterales casi paralelos (ángulos de divaricación total de sus dedos de menos de 5°), sin marcas claras de dedos (excepto las partes distales de algunas icnitas donde se marcan las terminaciones de los dedos II, III y IV de igual longitud), y talón redondeado con una anchura similar al resto de la huella.

Las huellas de las manos son tridáctilas, se sitúan detrás de las de los pies y lateralmente a ellas. Son también de tamaño pequeño-medio ($Lm = 7,3-11,5$ cm), más largas que anchas ($Lm/Am = 2-2,9$) y muestran marcas de tres dedos que aumentan su tamaño desde el I al III, exhibiendo una gran variación en sus tamaños relativos (proporción media de los dedos = 1:1,5:2,5). Los ángulos interdigitales son muy desiguales, observándose que el ángulo I[^]II es siempre superior al II[^]III (media del I[^]II de 94,4°; media del II[^]III de 38,7°). Estas huellas forman ángulos de 20°-40° con las de los pies. La mayor parte de estas huellas forman pares pie-mano, pero en un caso conforman un rastro con tres pares pie-mano. También se ha observado un rastro incompleto en el que los pares de huellas pie-mano solo son visibles en el lado izquierdo del mismo (posiblemente porque en el lado derecho hay una zona fractura que ha podido ocasionar la desaparición de las huellas de ese lado). Las huellas del único rastro completo muestran marcas de manos casi paralelas a la línea media del mismo, mientras las de los pies se orientan hacia afuera, generalmente bastante giradas. El rastro es de vía ancha, en el que los ángulos de

paso de los pies varían entre 116° y 134° y los valores medios de pasos y zancadas son de 37 cm para el caso de las manos y ligeramente menor para los pies (35,7 cm).

El morfotipo B (Fig. 9B; Tablas 1 y 3) sólo está representado por un par pie-mano del yacimiento de Los Cayos A-2. En este caso, la huella del pie tiene forma de V, mucho más larga que ancha ($Lp/Ap = 4,37$), con un ángulo total de divaricación de los dedos de sólo 12°. No hay marcas claras de dedos, aunque se insinúan las terminaciones de los dos más externos (I y IV). Los bordes laterales no son paralelos y delimitan un talón agudo y estrecho. La falta de marcas claras de dedos no permite saber si los metatarsianos eran o no más largos que los dedos. Detrás de esta huella y lateralmente a ella se sitúa la de la mano, que es más larga que ancha ($Lp/Ap = 2,27$), tridáctila, de dedos muy desiguales, que aumentan su longitud del I al III y cuyas longitudes relativas son 1:1,11:1,35, es decir, longitudes relativas diferentes a las del morfotipo A, mostrando los dedos I y II de similar longitud. La misma forma un ángulo de unos 42,5° con la del pie. Los ángulos interdigitales son desiguales, siendo superior el correspondiente a los dos primeros dedos (I[^]II = 95°; II[^]III = 46,5°). Como se ve, gran parte de sus características son semejantes a las del morfotipo A, excepto en los valores de α de las huellas de los pies y en la proporción de los dedos de la mano. Es posible que este morfotipo B sea una versión del morfotipo A a consecuencia de efectos extramorfológicos.

Los dos morfotipos de estos yacimientos muestran características diferentes que las de del resto de la Cuenca de Cameros, por lo que se consideran morfotipos nuevos. Así mismo, como se describe más adelante, no se corresponden claramente con las de muchas de las icnoespecies e icnotaxones conocidos, algunas de las cuales quizás deban reasignarse.

Comparación de las huellas de los yacimientos de Los Cayos con otras huellas de pterosaurios

Huellas de Los Cayos vs. Rhamphichnus

Rhamphichnus Mazin y Pouech, 2020 es un icnogénero que fue definido en el yacimiento de Crayssac (Lot, Francia). Este yacimiento, de edad Titoniense inferior, hasta ahora había proporcionado una cantidad muy elevada de huellas de pterosaurios, incluidas, en un principio, en el icnogénero *Pteraichnus* (Mazin *et al.*, 1995, 1997).

Hace muy poco tiempo, entre el resto de las huellas de pterosaurios del yacimiento de Crayssac se ha diferenciado un grupo de icnitas de características muy diferentes. Con ellas Mazin y Pouech (2020) crearon un icnogénero y tres icnoespecies nuevas (*Rhamphichnus crayssacensis* Mazin y Pouech, 2020, *Ramphichnus pereiraensis* Mazin y Pouech, 2020 y *Ramphichnus lafaurii* Mazin y Pouech, 2020) y las asociaron a pterosaurios no pterodactyloides.

Estas huellas también se diferencian mucho de las encontradas en los yacimientos de Los Cayos. En principio, muestran una serie de anomalías con respecto a las huellas de pterosaurios, en general. Así, las huellas de las manos exhiben, en muchos casos, 4 marcas de dedos, algo que no

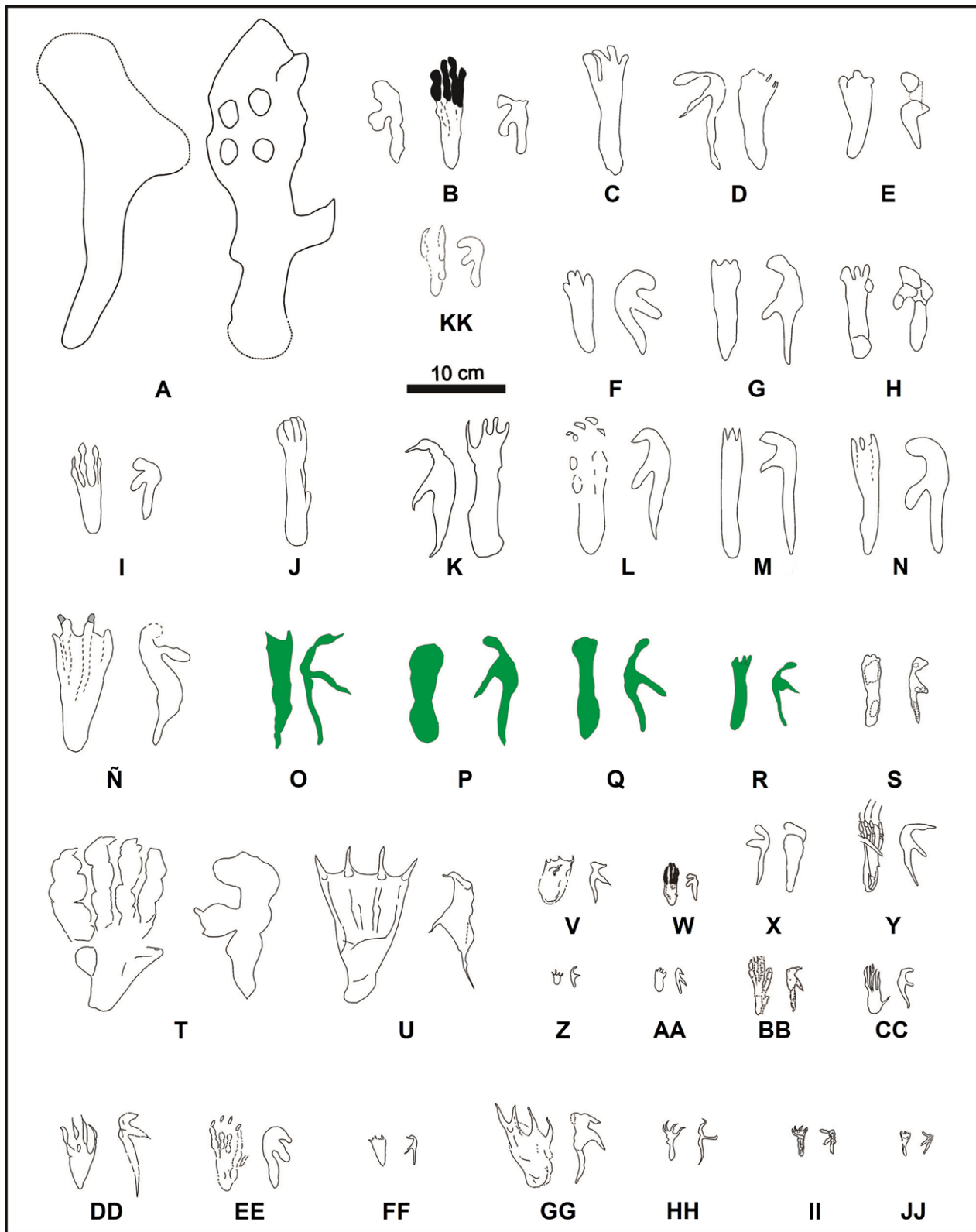


Fig. 10.- Comparación entre las huellas de Los Cayos y las huellas de pies y manos de pterosaurios más conocidas (las huellas de Los Cayos, en verde). A. *Haenamichnus uhangriensis*, Formación Uhangri, Cretácico Superior, Jeollanam, Corea del Sur (Hwang *et al.*, 2002). B. *Pteraichnus junggarensis*, Formación Shengjinkou, Cretácico Inferior, China (Li *et al.*, 2025). C. *Pteraichnus* isp. Formación Cerro del Pueblo, Campaniense, El Pelillal, Coahuila, México (Rodríguez-de la Rosa, 2003). D. *Pteraichnus* isp. Formación Daegu, Cretácico inferior, Ulsan, Daegok-ri, Corea del Sur (Ha *et al.*, 2018). E. *Pteraichnus* isp. Formación Jiaguan, Cretácico inferior, Shiminogou, Gulín, Sichuan, China (Xing *et al.*, 2016). F. *Pteraichnus* isp., Formación Río Limay, Cretácico inferior-superior, Lago Ezequiel Ramos Mexía, Neuquén, Argentina (Calvo & Lockley, 2001). G. *P. yangouxiaensis*, Formación Yangouxia, Cretácico inferior, Gansu China (Peng *et al.*, 2004). H. *Pteraichnus* isp., Formación Jiaguan, Cretácico inferior, Qijiang, China (Xing *et al.*, 2013). I. *Agadirichnus elegans*, Maastrichtiense, Cretácico superior, Agadir, Marruecos (Masrour *et al.*, 2018). J. *Pteraichnus* isp.

Campaniense, Cretácico superior, Rancho San Francisco, Coahuila, México (en estudio). K. *Pteraichnus* isp. Campaniense, Cretácico superior, Coahuila, México (en estudio). L. *P. yangouxiaensis*, Formación Yangouxia, Cretácico inferior, Gansu, China (Peng *et al.*, 2004). M. *Pteraichnus* isp., Formación Haman, Cretácico inferior, Sinsu Island, Corea del Sur (Kim *et al.*, 2006). N. *Pteraichnus* isp. Cretácico inferior, Liujiaxia, China (Xing *et al.*, 2013). Ñ. *Pteraichnus* isp., Grupo Tugulu, Cretácico inferior, Huangyangquan, Wuerho, Xinjiang, China (He *et al.*, 2013). O. Morfotipo A LCA-2, Grupo Enciso, Barremiense-Aptiense, Cretácico inferior, La Rioja, España. P. Morfotipo B LCB, Grupo Enciso, Barremiense-Aptiense, Cretácico inferior, La Rioja, España. Q. Morfotipo A LCC-1, Grupo Enciso, Barremiense-Aptiense, Cretácico inferior, La Rioja, España. R. Morfotipo A LCC-2, Grupo Enciso, Barremiense-Aptiense, Cretácico inferior, La Rioja, España. S. *Pteraichnus* isp. Formación Qugezhuang, Cretácico inferior, Wenxiyuan, Shandong, China (Xing *et al.*, 2012). T. *Purbeckopus pentadactylus*, Cretácico inferior, Dorset, Inglaterra (Delair, 1963). U. *P. palacieisaenzi*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, Soria, España (Pascual-Arribas *et al.*, 2015). V. *P. cidacoi*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, Soria, España (Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a). W. *P. wuerhoensis*, Formación Shengjinkou, Cretácico inferior, Wuerho, China. (Li *et al.*, 2021). X. *Pteraichnus* isp., Formación Feitianshan, Cretácico inferior, Zhaojue, Sichuan, China (Xing *et al.*, 2015). Y. *P. dongyangensis*, Formación Jinhua, Cretácico inferior, Zhejiang, China (Chen *et al.*, 2013). Z. *P. parvus*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, Soria, España (Meijide Calvo, 2001). AA. *P. manuli*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, (Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a). BB. *Pteraichnus* isp., Jurásico superior, Wierzbica Quarry, Polonia (Elgh *et al.*, 2019). CC. *Pteraichnus* isp. Formación Jangdong, Cretácico superior, Hwasun Seoyuri, Corea del Sur (Jung *et al.*, 2022). DD. *P. saltwashensis*, Formación Morrison, Jurásico superior, Arizona, USA (Stokes, 1957). EE. *P. stokesi*, Formación Sundance, Jurásico superior, Wyoming, USA (Lockley *et al.*, 1995). FF. *P. gracilis*, Formación Jinju, Albiense, Cretácico Inferior, Chungmugong-dong, Jinju Innovation City, Corea del Sur (Ha *et al.*, 2022). GG. *P. vetustior*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, Soria España (Meijide Fuentes, 2001; Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a). HH. *P. nipponensis*, Formación Kitadani, Cretácico inferior, Fukui, Japón (Lee *et al.*, 2010). II. *P. longispodus*, Formación Huérteles, Berriasiense, Cretácico inferior, Soria, España (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004b). JJ. *P. koreanensis*, Formación Hasandong, Cretácico inferior, Hadong, Corea del Sur (Lee *et al.*, 2008). KK. *Pteraichnus* isp. Formación North Horn, Maastrichtiense, Cretácico superior, Cottonwood Creek, Utah, USA (Lockley, 1999).

se corresponde con lo esperado en las huellas de pterosaurios; las improntas de las manos se sitúan delante de las de los pies, circunstancia que no ha sido observada en ningún caso de las huellas de pterosaurios (excepto cuando un rastro cambia de dirección fuertemente); las marcas de los dedos de los pies son muy alargadas, finas y parten desde casi el talón, algo que no es propio tampoco de las huellas pterosaurianas en las que los dedos se separan después de la marca de la zona metatarsal (para un análisis más detallado y errores en la descripción de las mismas, ver Wroblewski, 2023). Por el contrario, estas huellas poseen características que las asemejan a huellas de lagartos y cocodrilos (Wroblewski, 2023), siendo los primeros los candidatos más lógicos dadas las formas de pies y manos: icnitas de manos situadas delante de las de los pies, con hasta 5 marcas de dedos delgados, huellas de pies pentadáctilos con un dedo V más corto que los otros 4 y de longitud poco variable; curvatura de muchos de los dedos, tanto de pies como de manos, aberturas totales de los dedos de los pies y manos amplias. Por todo ello, consideramos que las huellas de *Rhamphichnus* no fueron creadas por pterosaurios, sino más bien por lagartos, cocodrilos u otro tipo de reptil.

Huellas de Los Cayos vs. *Pteraichnus*

El icnogénero *Pteraichnus* fue creado por Stokes (1957) (Fig. 10DD) con huellas del Jurásico superior de la Formación Morrison (Arizona, EUA). Aunque en un principio se consideró que este icnogénero no era propio de huellas de pterosaurios (Padian y Olsen, 1984 lo asociaron a cocodrilos), el estudio de numerosas huellas, descubiertas posteriormente, permitió afianzarlo como propio de estos reptiles voladores. A partir de ese momento, la mayor parte de las icnitas de pterosaurios se incluyeron en este icnogénero, creándose numerosas icnoespecies. Sin embargo, muchas de ellas no poseen las características diagnósticas propias de *Pteraichnus*. Así, hay huellas de pies

que tienen forma de U (*P. parvus*, *P. cidacoi* o *P. manuli*; Figs. 10Z, 10V, 10AA, respectivamente) o con forma de Y *Pteraichnus nipponensis* Lee *et al.*, 2010 o *P. longispodus*; Figs. 10HH, 10II, respectivamente), que no deberían pertenecer a este icnogénero, que claramente tiene huellas con forma de V (Figs. 10DD y 10EE). Ésta es precisamente la principal característica que permite diferenciar al morfotipo A de Los Cayos de las huellas de *Pteraichnus*. Además, los ángulos de divaricación total de los dedos de los pies de *Pteraichnus* poseen valores altos (entre 20° y 40°), mientras en las huellas del morfotipo A es muy bajo (< 10°), lo que hace que la relación Lp/Ap sea muy alta (> 3) en el morfotipo A de Los Cayos y baja en *Pteraichnus* (< 3) (ver Tabla 4). A nivel mundial, entre las diferentes icnoespecies incluidas en *Pteraichnus*, las huellas de Los Cayos (morfotipo A) se asemejan relativamente con las de *Pteraichnus yangouxiaensis* Peng *et al.*, 2004 (Fig. 10L) y *Pteraichnus dongyangensis* Chen *et al.*, 2013 (Fig. 10Y), ya que las huellas de los pies son muy alargadas (Lp/Ap > 3) y sus bordes laterales son paralelos. Así mismo, se asemejan a diversas huellas clasificadas como *Pteraichnus* isp., con las mismas características de las anteriores. Por las mismas circunstancias que las de huellas de Los Cayos, estas icnoespecies deberían estar fuera del icnogénero *Pteraichnus*, independientemente que sean icnoespecies válidas o no (Xing *et al.*, 2025).

Las huellas del morfotipo B de Los Cayos comparten con *Pteraichnus* la forma en V (subtriangular, Fig. 10O) de las huellas de los pies; sin embargo, presentan ciertas diferencias, ya que las huellas del morfotipo B son muy largas y estrechas (Lp/Ap = 4,37; el ángulo de divaricación total de los dedos, $\alpha = 12^\circ$), mientras las de *Pteraichnus* son más anchas (Lp/Ap < 3) y la abertura total de sus dedos es mucho mayor (20°-40°). Además, las longitudes relativas de los dedos de las manos son diferentes: en el morfotipo B los dedos I y II son muy semejantes en longitud, mientras en *Pteraichnus* el dedo II es bastante más grande que el I.

Huellas	Dedos manos	Lp/Ap	Lm/Am	Lp/Lm	I ¹ II:I ¹ III (°)	α (°)	β (°)	AP (°)	D/Me
<i>Pteraichnus saltwashensis</i>	1:2,00:3,50	1,95	2,80	0,92	87-50	40	40	110,50	0,98
<i>Pteraichnus stokesi</i>	1:1,50:2,00	2,20	2,06	1,29	30-30	15-30	60	90	0,99
<i>Pteraichnus palacieisaenzi</i>	1:2,00:4,00	1,29	2,68	1,19	76-56	36-40	32,60	82-137	1,02
<i>Pteraichnus vetustior</i>	1:1,60:2,60	1,48	2,60	1,64	41-26	36-41	38	-	0,86
<i>Pteraichnus parvus</i>	1:1,20:1,70	1,34	2,05	0,73	78-67	28-(8)	20-34	-	1,14
<i>Pteraichnus gracilis</i>	1:1,40:2,80	2,23	2,95	1,02	60-51	24,7	13,70	111,50	0,86
<i>Pteraichnus wuerhoensis</i>	1:1,45:2,33	2,75	2,14	1,18	34-58	14,6	-	-	1,00
<i>P. isp. Wierzbica</i>	1:1,50:2,70	2,65	2,77	-	83-26	22,5	-	-	0,87
<i>P. isp. Hwasun Seoyuri</i>	1:1,00:1,85	2,19	2,50	1,31	75-45	4-25	-	-	1,01
<i>P. isp. Huangyangquam</i>	1:1,60:2,90	2,33	2,37	1,14	58-70	22	32	-	0,89
<i>Pteraichnus longipodus</i>	1:1,00:1,70	1,96	1,89	1,39	57-40	26-(80)	-	-	0,37
<i>Pteraichnus koreanensis</i>	1:1,20:1,70	2,00	2,20	1,00	69-48	30-(17)	22	126	0,46
<i>Pteraichnus nipponensis</i>	1:1,00:1,70	1,87	2,28	0,97	83-82	86-(33)	-	98-111	0,38
<i>Purbeckopus pentadactylus</i>	1:1,20:1,30	1,91	1,65	1,34	23-79	35	-	-	1,72
<i>Haenamichnus uhangriensis</i>	-	3,33	3,00	1,06	-	10?	18?	-	1,04?
<i>Pteraichnus dongyangensis</i>	1:1,10:1,80	4,50	1,63	1,38	52-29	7?	--	-	0,66?
<i>Pteraichnus yanguoxiaensis</i>	1:1,50:2,80	3,50	2,90	1,00	60-28	6-10	50	133	0,66
<i>Pteraichnus junggarensis</i>	1:1,33:1,87	3,11	1,76	1,94	81-31	13,98	55?	97,20	0,78
<i>P. isp. Wenxiyuan-(Jimo)</i>	1:1,35:2,30	3,49	2,82	1,03	79-37	7-10	54	125	0,81
<i>P. isp. Sinsu-Island</i>	1:1,50:3,30	3,37	3,00	1,15	81-27	0-7	-	-	-
<i>P. isp. Lotus Fortress</i>	1:1,80:3,50	3,00	2,65	0,99	86-34	13	29,50	95-111	0,74
<i>P. isp. Lago Ezequiel Ramos</i>	1:1,40:1,80	3,33	1,70	1,18	77-24	5-8	50	-	0,84?
<i>P. isp. El Pelillal</i>	1:1,00:1,80	2,87	2,03	-	89-44	11	-	-	0,75
<i>P. isp. Daegok-ri</i>	1:1,14:2,10	2,30	2,30	0,95	49-51	13	30	-	0,63?
<i>P. isp. Zhaojue</i>	1:1,20:2,30	3,30	2,80	1,20	64-52	12-15	26?	-	0,65
<i>Agadirichnus elegans</i>	1:1,50:2,35	2,93	2,01	1,48?	65-34	7-13,40	-	-	0,95
aff. <i>Agadirichnus</i> isp. LCA-1	1:1,25:1,91	3,36	2,09	1,08	72-38	< 3	62,30	-	0,73
aff. <i>Agadirichnus</i> isp. LCA-2	1:1,11:1,35	4,37	2,27	0,99	95-46	11,60	42,50	-	0,68
aff. <i>Agadirichnus</i> isp. LCB	1:1,39:2,21	3,22	2,52	0,91	105-45	< 3	8-45	123	0,75
aff. <i>Agadirichnus</i> isp. LCC-1	1:1,40:1,91	3,54	2,73	1,04	97-38	≤ 5	36	-	0,69
aff. <i>Agadirichnus</i> isp. LCC-2	1:1,31:1,90	3,50	2,55	1,01	102-38	< 9	50	-	0,80

Tabla 4.- Datos morfométricos de los principales tipos de huellas de pterosaurios.

En el caso particular de las huellas de pterosaurios del Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros, todas ellas han sido clasificadas como pertenecientes al icnogénero *Pteraichnus*, aún cuando entre ellas también hay huellas con forma de U o de Y (ver Pascual-Arribas y Hernández-Medrado, 2016). Las huellas con forma de U en este Grupo (icnoespecies *P. parvus*, *P. cidacoi*, *P. manueli*, morfotipo C de Los Tormos o icnoespecies con talón redondeado de Fuentes Vidarte *et al.* 2005, Figs. 10V, 10Z, 10AA), son también diferentes de las que forman parte del morfotipo A de Los Cayos. Estas icnitas poseen una relación Lp/Ap muy inferior (Lp/Ap de 1,34, 1,65, 2,2, respectivamente), llegando a ser algunas casi subcuadradas, mientras las del morfotipo A alcanzan un valor superior a 3; la relación Lp/Lm es muy baja (0,63 en *P. parvus*; 0,83 en *P. manueli*; ó 0,82 en el Morfotipo C del yacimiento de Los Tormos, asimilado a *P. cidacoi*), explicable posiblemente por ser huellas semiplantigradas, mientras que las de *Pteraichnus* tienen valores de 1 o superior y en el morfotipo A es de aproximadamente 1. Creemos que estas icnoespecies de pterosaurios del Grupo Oncala también deben ser sacadas del icnogénero *Pteraichnus* por su forma y por sus características morfométricas. De todas ellas, posiblemente sólo la icnoespecie *P. parvus* sea válida, siendo las otras dos variaciones de ésta por diversas causas (en estudio).

Las huellas con forma de Y del Grupo Oncala (*P. longipodus* de Fuentes Vidarte *et al.*, 2004b y huellas similares no nominadas; Fig. 10II) muestran un aspecto muy diferente al de las icnitas de Los Cayos A y B. La principal característica de este tipo de huellas es la presencia de una marca

de la parte metatarsal de los pies muy alargada y estrecha, a partir de la cual se despliegan en abanico las improntas de los dedos (de ahí la forma de Y), mientras en Los Cayos es en forma de U sin marcas de dedos desplegados en abanico, o subtriangular (con forma de V). Huellas semejantes a estas se conocen en yacimientos asiáticos, como es el caso de *Pteraichnus koreanensis* Lee *et al.*, 2008 y *P. nipponensis* del Cretácico Inferior de Corea y Japón, respectivamente (Lee *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2010) (Fig. 10HH, 10JJ). Sin embargo, no se descarta que alguna de las huellas descritas en el yacimiento del Maastrichtiense de Tagragra, Marruecos, tenga también forma de Y (ver Fig. 5B en Masrour *et al.*, 2018). En todos los casos, estas huellas son siempre diminutas o pequeñas, lo que también las diferencian de las huellas cameranas, que son de tipo más bien medio, aunque este elemento no sea concluyente pues pudieran pertenecer a especies juveniles. En todo caso, creemos que esas huellas deberían ser excluidas del icnogénero *Pteraichnus* y agrupadas en un nuevo icnogénero.

Huellas de Los Cayos vs Purbeckopus

Este icnogénero creado con huellas del Grupo Purbeck, en Dorset, Inglaterra, fue dado a conocer por Delair en 1963, aunque no lo consideró propio de pterosaurios, como otros investigadores. Posteriormente fueron estudiadas por Wright *et al.* (1997) quienes las redescubrieron como huellas de pterosaurios. Estas icnitas, muestran marcas de pies con forma de V, como las de *Pteraichnus*, pero son mucho más grandes (Fig. 10T). También tienen los dedos II y III

de *Agadirichnus*, y hasta 340 mm en el caso de *Haenamichnus*), con icnitas de pies largas y delgadas y huellas de mano masivas. Estas huellas, como las originales perdidas, muestran marcas de pies de forma de U (Fig. 10I), como en las del morfotipo A de Los Cayos, pero poseen dos de sus dedos (II y III) más largos que los otros dos (I y IV) algo que parece no ocurre en el morfotipo A del Grupo Enciso (como se ha dicho parecen tener tres marcas de dedos de la misma longitud). Las huellas de sus manos muestran un dedo I corto y redondeado en el que no se aprecia marca de uña, algo que también sucede en las huellas de Los Cayos del morfotipo A, aunque no en la del morfotipo B, cuyo dedo I muestra una uña muy curvada. Por otra parte, Masrour *et al.*, (2018) indican que las huellas de las manos son mucho más cortas que las de los pies ($Lp/Lm = 1,48$; Tabla 4), mientras en Los Cayos en ambos morfotipos de huellas son semejantes en longitud. Además, en las huellas de Tagragra suelen marcarse las uñas de los dedos de los pies separadas de ellas. Algo que nunca ocurre en los morfotipos de Los Cayos.

Como en otros casos, las huellas del morfotipos B de Los Cayos se diferencian de las de este icnogénero por mostrar icnitas de pies de forma de V, aunque comparte con *Agadirichnus* una relación Lp/Ap elevada (> 3).

Dadas las características de las huellas de los morfotipos A y B del Grupo Enciso creemos que pueden también incluirse en la familia Agadirichnidae, junto a las de *Agadirichnus*, *Haenamichnus* y otras parecidas del este de Asia y América, hasta ahora consideradas como *Pteraichnus*. Si observamos la gráfica bivalente (Fig. 11) de Lp/Ap frente a Lp/Lm , estas huellas y la mayoría de las con forma de U se agrupan muy separadas del resto de huellas de pterosaurios, lo cual apoya que deban ser consideradas como una icnofamilia diferente de la de Pteraichnidae.

Huellas de Los Cayos vs huellas con forma de U de Asia, América y África

En diversos yacimientos de Asia, América y África se han encontrado huellas de pie que por su forma pueden incluirse entre las que presentan un forma de U, no siendo el único tipo existente pues se han dado también a conocer huellas subtriangulares (forma de V), tipo *Pteraichnus* [se han definido varias icnoespecies nuevas, como *Pteraichnus gracilis* Ha *et al.*, 2022 (Fig. 10FF), *Pteraichnus wuerhoensis* Li *et al.*, 2021 (Fig. 10W), o *Pteraichnus jinggarensis* Li *et al.*, 2025 (Fig. 10B), alguna nueva como las huellas asignadas a aff. *Pteraichnus* isp. de la Formación Candeleros (Cenomaniense) de la Cuenca Neuquina, Argentina (Heredia *et al.*, 2024) y es posible que exista alguna con forma de Y]. Las huellas subrectangulares aparecen entre las descritas en los yacimientos Yangouixia (Peng *et al.*, 2004; Figs. 10G, 10L), Wenxiyuan (Xing *et al.*, 2012; Fig. 10S), Qijiang (Xing *et al.*, 2013; Fig. 10H), Zhaojue (Xing *et al.*, 2015; Fig. 10X), del Cretácico inferior de China o Sinsu Island (Kim *et al.*, 2006; Fig. 10M) y Daegok-ri (Ha *et al.*, 2018; Fig. 10D), en Corea del Sur. Estas huellas tienen forma de U y/o V, son muy estrechas y con los pies muy girados hacia afuera de los rastros, como en el caso de

las huellas del Grupo Enciso. La mala calidad de conservación/preservación de muchas de ellas ha hecho que simplemente hayan sido consideradas como pertenecientes al icnogénero *Pteraichnus*. Un caso especial lo constituye el yacimiento de Hwasun Seoyuri (Fig. 10CC), del Cretácico superior de Corea (Jung *et al.*, 2022) cuyas huellas de pies tiene forma de U, pero con una relación Lp/Ap baja (2,19; Tabla 4), lo que las asemejan un poco a las huellas subrectangulares del Grupo Oncala de Cameros. Sin embargo, en este caso, no hay huellas de manos asociadas a las de los pies, por lo que no se pueden comparar adecuadamente con las de los yacimientos de Los Cayos. En un principio, la relación Lp/Ap es mucho menor que en las del Grupo Enciso, lo que las aleja del resto de huellas subrectangulares de esta zona.

Otras huellas subrectangulares que también pueden vincularse bastante bien con las huellas de Los Cayos son las que encontramos en los yacimientos de El Pelillal (Rodríguez de la Rosa, 2003; Fig. 10C) y de Rancho San Francisco (en estudio; Fig. 10J) del Campaniense de Coahuila, México, y en el yacimiento de Lago Ezequiel Ramos Mexía (Calvo y Lockley, 2001; Fig. 10F), del Cenomaniense de Argentina. En la mayor parte de los casos las huellas de pies poseen bordes laterales paralelos, talón redondeado y relaciones Lp/Ap elevadas (> 3 ; Tabla 4). Difieren de las huellas asiáticas anteriores por poseer un mayor tamaño y por mostrar marcas claras de dedos alargados y dispuestos paralelamente, como en *Agadirichnus*.

Dadas las características de todas estas huellas, diferentes de las de los icnogéneros conocidos, podrían pertenecer, como en el caso de las de Los Cayos, a un/unos icnogéneros nuevos, pero la falta de suficientes huellas y rastros no permite hacerlo, por ahora.

Tras comparar las huellas de pterosaurios de Los Cayos con los diversos icnogéneros conocidos, consideramos que pertenecen al menos a un icnogénero todavía no descrito, más parecido a los incluidos en la icnofamilia Agadirichnidae que a los de la familia Pteraichnidae. De los dos icnogéneros que posee actualmente esta icnofamilia, *Agadirichnus* es el que más se asemeja a las huellas cameranas. Por ello, consideramos que las huellas del morfotipo A y quizás las del morfotipo B (si fueran una variación extra-morfológica del morfotipo A) pueden clasificarse, usando nomenclatura abierta, como aff. *Agadirichnus* isp., es decir, pertenecientes a un icnogénero diferente de *Agadirichnus*, pero afín al mismo.

Autores de las huellas

La ausencia de huellas junto a restos óseos es la causa normal de que no se pueda tener certeza de quienes ocasionaron las icnitas de pterosaurios en cualquier lugar del mundo. Sin embargo, la edad y las cualidades morfométricas de las mismas puedan ayudarnos a vislumbrar qué pterosaurios pudieron haber pisado la zona de estudio.

El primer intento para conocer los posibles autores de las huellas de Los Cayos reside en ver qué restos de pterosaurios de edad Barremiense-Aptiense se han encontrado en la Cuenca de Cameros o en zonas cercanas.

Parece ser que buena parte de los pterosaurios no pterodactyloides desaparecieron en el paso del Jurásico al Cretácico (Unwin, 2003). A partir de ese momento, los pterodactyloides evolucionaron, se diversificaron y se extendieron por todo el mundo (Ji *et al.*, 1999; Butler *et al.*, 2013; Andres *et al.*, 2014). Por ello, las especies jurásicas suelen ser bastante diferentes de las cretácicas. Aun así, algunos géneros y familias jurásicas lograron pervivir durante el Cretácico, como es el caso de los anurognatidos y ctenochasmatoideos (Wang *et al.*, 2009).

Del período Barremiense-Albiense, dentro del cual se datan las huellas de Los Cayos (posiblemente Barremiense), se dispone de bastantes restos de pterosaurios. En esa época se han descrito representantes de las familias Anurognathidae, Dsungaripteroidea, Ctenochasmatidae, Gnathosaurinae, Ornithocheiridae, Istiodactylidae, Anhangueridae, Tapejaridae y Azhdarchoidea (Barret *et al.*, 2008). Buena parte de estas familias se corresponden con la renovación de los pterosaurios durante el Cretácico inferior, más concretamente del clado Ornithocheiroidea, que se extendió ampliamente por todos los continentes (Upchurch *et al.* 2015).

En la Cuenca de Cameros, hasta ahora, apenas se habían citado restos óseos de pterosaurios entre el Hauteriviense y el Aptiense inferior. Los restos más conocidos corresponden a la especie *Prejanopterus curvirostra* Fuentes Vidarte y Meijide Calvo, 2010 encontrados en la Formación Leza (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012), cuya edad es muy controvertida. Mas *et al.*, (2011) consideran la parte inferior del Grupo Enciso como Barremiense-Aptiense; sin embargo, Doublet (2004) la incluye en el Grupo Oncala, por lo que su edad pasaría a ser Titoniense-Berriasiense. Menos conocidos son los pocos restos óseos (falanges alares) de los yacimientos de Sol de la Pita 1 y 2 (Moratalla *et al.*, 1998, 1999). Además, Martínez-Barredo *et al.* (2024) hacen referencia a un fragmento mandibular, 16 dientes aislados y tres falanges alares de pterosaurios. Entre los dientes han distinguido cuatro morfotipos, todos ellos atribuidos a pterosaurios ornitoqueiroides. Dentro de este clado los han reunido en dos grupos: ornitoqueiriformes e istiodactiliformes.

Fuera de la Cuenca de Cameros, los restos de pterosaurios de esta época en la península Ibérica tampoco son abundantes, limitándose, en muchos casos, a la aparición de dientes aislados (Ornithocheiridae indet., Istiodactylidae indet., Pterodactyloidea indet.; Sánchez-Hernández *et al.*, 2007). Sin embargo, últimamente han sido descubiertos nuevos restos que han permitido definir varios taxones: restos craneales de la especie *Europejara olcadesorum* Vullo *et al.*, 2012, del Barremiense del yacimiento de Las Hoyas (Cuenca), un representante de la familia Tapejaridae en la superfamilia Azhdarchoidea; y de *Iberodactylus andreui* (Holgado *et al.*, 2019), un Ornithocheiromorpha del clado Anhangueria de Quiñones (Obón, Teruel), del Barremiense de la Formación Blesa. Ambos ejemplares tienen representantes parecidos, tanto en Asia oriental como en América, por lo que serían candidatos para originar el tipo de huellas subrectangulares durante este período. De los dos casos, los tapejaridos poseen extremidades posterior-

es con pies muy alargados, algo necesario para crear ese tipo de huellas. Los ananguéridos, sin embargo, muestran metatarsos cortos, por lo que, en un principio, podrían ser eliminados como candidatos. Tampoco debemos descartar como aspirantes los ornitoqueiridos y los istiodactilidos, tan abundantes en Asia y América, de los que han aparecido los primeros restos en Cameros, como hemos dicho. Sin embargo, la falta de esqueletos de pies y manos en estas familias no permite todavía relacionarlos claramente con las huellas de Los Cayos.

Otra forma de acercarnos a los autores de las huellas de Los Cayos es conocer los requerimientos necesarios en los pterosaurios para ocasionar ese tipo de huellas. Si tenemos en cuenta que las huellas del morfotipo A de Los Cayos se caracterizan por tener marcas de pies muy alargadas y estrechas, con los bordes laterales paralelos (huellas con forma de U), sus autores debieron poseer pies con metatarsos largos, estrechos y compactos y dedos dispuestos en la misma dirección que éstos. Según Zhou *et al.* (2022a) este tipo de pterosaurios, en el intervalo de tiempo Barremiense-Aptiense se encontrarían entre los Azhdarchidae (Cai y Wei, 1994), los Chaoyangopteridae (Wu *et al.*, 2017) y los Tapejaridae (p. ej., Unwin y Martill, 2007; Zhang *et al.*, 2019; Beccari *et al.*, 2021; Zhou *et al.*, 2022b), y posiblemente entre los arzdárquidos de gran tamaño (Andres y Langsto, 2021) e indicaría adaptaciones terrestres y arborícolas. Fuera de estas familias, Ctenochasmatidae posee representantes en el Cretácico inferior con pies muy alargados y estrechos (*Beipiaopterus* Lü, 2003 del Aptiense, y *Pterodaustro* Bonaparte, 1979 del Albiense-Cenomaniense), que podrían ser también buenos candidatos para ser autores de las huellas de Los Cayos. Sin embargo, sus metatarsos no son compactos, al igual que en los otros iconógenos de esta familia, lo cual apoyan más que ocasionaran huellas con forma de V que de U, como lo hacían sus representantes en el tránsito Jurásico superior-Cretácico inferior, aunque no es totalmente descartable que en alguna ocasión pudieran ocasionar huellas de este tipo. Por otra parte, se conocen restos de *Pterodaustro* con pies muy largos y manos muy pequeñas, los cuales ocasionarían huellas con una relación Lp/Lm muy alta, algo que no ocurre en las huellas del Grupo Enciso, donde Lp/Ap es casi 1. Por ello, los autores de las huellas del morfotipo A podrían encontrarse entre los representantes de Azhdarchoidea, muchos de los cuales poseen pies con los dedos II, III y IV casi iguales en longitud, mientras el I es más corto. Algo necesario para ocasionar huellas como las de este morfotipo, lo cual estaría acorde con las marcas de los dedos del morfotipo A.

En el caso de las huellas con forma de V de LCA2, sus autores habría que buscarlos entre los pterosaurios con pies con forma de V, metatarsos no compactos y talla mediana. Dada la edad y los restos encontrados en la península Ibérica podrían pertenecer a la superfamilia Ornithocheiroidea, cuyos representantes han sido hallados en la Cuenca de Cameros (Martínez-Barredo *et al.*, 2024). Sin embargo, dada la posibilidad de que el morfotipo B sea una variación del morfotipo A por causas extramorfológicas, sus posibles autores serían los mismos que en el caso del morfotipo A.

Conclusiones

Tras describir y comparar las huellas de los yacimientos de Los Cayos con las de los distintos icnogéneros conocidos y con otras huellas, tanto de la Cuenca de Cameros como de otros lugares, se pueden extraer las siguientes conclusiones:

En los yacimientos de Los Cayos encontramos dos morfotipos de huellas de pterosaurios, uno con huellas de pies con forma de U (morfotipo A) y otro con huellas de pies con forma de V (morfotipo B).

Los dos morfotipos son diferentes de los que encontramos en el Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros, en el caso del morfotipo A la forma de las huellas de los pies es de U, con relación Lp/Ap muy elevada (>3) y ángulo de divaricación total de sus dedos muy baja (menor de 5°). En el caso del morfotipo B, aunque las huellas tienen forma de V, como muchas del Grupo Oncala, la relación Lp/Ap es muy elevada y el ángulo total de los dedos de los pies es bajo (menor de 15°), contrariamente a lo que sucede en el Grupo Oncala.

Por motivos parecidos, estas huellas se diferencian de los icnogéneros conocidos: *Pteraichnus*, *Purbeckopus*, *Haenamiihnus* y *Agadirichnus*, algo que se refleja también en las representaciones gráficas bivariantes de Lp/Ap frente a Lp/Lm.

Sin embargo, las huellas del morfotipo A de Los Cayos poseen características similares a las que encontramos en las huellas con forma de U del este de Asia, América y África, pudiendo ser incluidas todas ellas en uno o quizás dos icnogéneros nuevos, posiblemente pertenecientes a la icnofamilia Agadirichnidae. En el caso del morfotipo B de Los Cayos, es posible que también pertenezca a un nuevo icnogénero, pero la falta de huellas suficientes no permite afirmarlo claramente.

Consideramos que las huellas del Grupo Enciso podrían pertenecer a nuevo icnogénero que estaría incluido en la icnofamilia Agadirichnidae, pudiéndose clasificarse como aff. *Agadirichnus* isp.

Dada la edad de los yacimientos (Barremiense-Aptiense) y que las huellas hayan sido ocasionadas por pterosaurios que tenían los metatarsianos largos y compactos, apuntan a que sus autores pudieran pertenecer a la superfamilia Azhdarchoidea, hecho que se ve apoyado por la presencia de restos de esta superfamilia en la Cuenca de Cameros y en el resto de la Cordillera Ibérica. El par de huellas del yacimiento LCA-2 podrían haber sido ocasionadas por representantes de la supefamilia Ornithocheirodae, que posee géneros de pterosaurios con metatarsos no compactos y tamaño no muy grande, que han sido hallados en la Cuenca de Cameros. Sin embargo, si como parece, son huellas con caracteres extramorfológicos, no podemos saber que pterosaurios las ocasionaron.

Agradecimientos y financiación

Queremos agradecer los comentarios aportados por los correctores Laura Piñuela y Arturo M. Heredia, que han ayudado a la mejora del manuscrito. La presente investi-

gación no ha recibido ayudas específicas provenientes de agencias del sector público, sector comercial o entidades sin ánimo de lucro.

Contribución de autores/as

Todos los autores han contribuido en la realización del presente trabajo.

Referencias

- Alexander, R.McN., 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129-130.
<https://doi.org/10.1038/261129a0>
- Ambroggi, R., De Lapparent, A.F., 1954. Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir. *Notes du Service Géologique du Maroc*, 10: 43-46.
- Andres, B., Clark, J., Xu, X., 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology*, 24: 1-6.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.030>
- Andres B., Langston W., 2021. Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(Suppl): 46-202.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1907587>
- Barrett, P.M., Butler, R.J., Edwards, N.P., Milner, A.R., 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana*, 28: 61-107.
- Beccari, V., Pinheiro, F.L., Nunes, I., Anelli, L.E., Mateus, O., Costa, F.R., 2021. Osteology of an exceptionally well-preserved tapejarid skeleton from Brazil: Revealing the anatomy of a curious pterodactyloid clade. *PLoS ONE* 16(8): e0254789.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254789>
- Belvedere, M., Farlow, J.O., 2016. A numerical scale for quantifying the quality of preservation of vertebrate tracks. En: P.L. Falkingham, D., Marty, A., Richter (Eds.), *Dinosaur Tracks*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 93-99
- Bennett, S.C., 1997. Terrestrial locomotion of pterosaurs; a reconstruction based on *Pteraichnus* trackways. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1): 104-113.
<https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010957>
- Billon-Bruyat, J.P., Mazin, J.M., 2003. The systematic problem of tetrapod ichnotaxa the case study of *Pteraichnus* Stokes, 1957 (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Geological Society Special Publications*, 217: 315-324.
<https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.19>
- Butler, R.J., Benson, R.B.J., Barrett, P.M., 2013. Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372: 78-87.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.012>
- Cai, Z.Q., Wei, F., 1994. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 32: 181-194.
- Calvo, J.O., Lockley, M.G., 2001. The first pterosaur tracks from Gondwana. *Cretaceous Research*, 22(5): 585-590.
<https://doi.org/10.1006/cres.2001.0276>
- Casas, A.M., Muñoz, A., Tella, A., Liesa, C.L., 2024. Magnetic surveying as a proxy for defining cyclicity in thick sedimentary fillings: Application to the Cretaceous Cameros Basin (N Spain). *Cretaceous Research*, 154: 105736.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105736>

- Chatterjee, S., Templin, R.J., 2004. Posture, locomotion and paleoecology of pterosaurs. *Geological Society Of America Special Papers*, 376: 1-64.
<https://doi.org/10.1130/0-8137-2376-0.1>
- Chen, R., Lü, J., Zhu, Y., Azuma, Y., Zheng, W., Jin, X., Noda, Y., Shibata M., 2013. Pterosaur tracks from the early Late Cretaceous of Dongyang City, Zhejiang Province, China. *Geological Bulletin of China*, 32(5): 693-698.
- Clemente, P., 2010. Review of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous Stratigraphy in Western Cameros basin, Northern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 23(3-4): 101-143.
- Delair, J.B., 1963. Notes on Purbeck fossil footprints, with descriptions of two hitherto unknown forms from Dorset. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, 84: 92-100.
- Doublet, S., 2004. Contrôles tectonique et climatique de l'enregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: le bassin de Cameros (Jurassique supérieur-Crétacé inférieur) provinces de Soria-La Rioja, Espagne. PhD Thesis. Université de Bourgogne, 465 p.
- Elgh, E., Pieńkowski, G., Niedźwiedzka, G., 2019. Pterosaur track assemblages from the Upper Jurassic (Lower Kimmeridgian) intertidal deposits of Poland: Linking ichnites to potential trackmakers. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 530: 32-48.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.05.016>
- Fuentes Vidarte, C., 2001. A new species of *Pteraichnus* for the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. Two hundred years of Pterosaurs, Toulouse, 2001. *Strata*, 11: 44-46.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M., Meijide Fuentes, M., Meijide Fuentes, F., 2004a. Huellas de Pterosaurios en la Sierra de Oncala (Soria, España). *Nuevas Ichnospecies: Pteraichnus vetustior, Pteraichnus parvus, Pteraichnus manuli*. *Celtiberia*, 98: 471-490.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M., Meijide Fuentes, F., Meijide Fuentes, M., 2004b. *Pteraichnus longipodus* nov. icnosp. En la Sierra de Oncala (Soria, España). *Studia Geologica Salmanticensia*, 40: 103-114.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M., Meijide Fuentes, F., Meijide Fuentes, M., 2005. El conjunto faunístico de la base del Cretácico Inferior de Soria (Cuenca de Cameros, Grupo Oncala) a través del análisis icnológico. *Celtiberia*, 99: 367-404.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M., 2010. Un nuevo pterosaurio (Pterodactyloidea) en el Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Boletín Geológico y Minero*, 121 (3): 311-328.
- Ha, S.J., Chae, Y.U., Lim, J.D., Kim, C.B., Lim, H.S., Kim, K.S., 2018. Cretaceous pterosaur tracks in Daegok-ri, Ulju-gun, Ulsan: spatio-temporal distribution of pterosaur in the Korean Peninsula (in Korea). *Journal of the Korean Earth Science Society*, 39(5): 458-472.
<https://doi.org/10.5467/JKESS.2018.39.5.458>
- Ha, S., Kim, K.S., Lim, H.S., Lockley, M.G., Yoo, J.S., Lim, J.D., 2022. Diminutive pterosaur tracks and trackways (*Pteraichnus gracilis* icnosp. nov.) from the Lower Cretaceous Jinju Formation, Gyeongsang Basin, Korea. *Cretaceous Research*, 131: 105080.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105080>
- He, Q., Xing, L., Zhang, J., Lockley, M.G., Klein, H., Persons IV, W.S., Qi, L., Jia, C., 2013. New Early Cretaceous Pterosaur-Bird Track Assemblage from Xinjiang, China: Palaeoethology and Palaeoenvironment. *Acta Geologica Sinica*, 87(6): 1477-1485.
<https://doi.org/10.1111/1755-6724.12151>
- Heredia, A.M., Díaz-Martínez, I., Pazos, P.J., de Valais, S., 2024. Pterosaur tracks from the Upper Cretaceous (Cenomanian) Candeleros Formation of northwestern Patagonia, Argentina: Ichnotaxonomic and palaeoecological perspectives from Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 650: 112338.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2024.112338>
- Hernán Martínez, F.J., 2018. Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis (Doctoral), E.T.S.I. de Minas y Energía (UPM). Memoria 420 pp. + Anexos 167 pp.
<https://doi.org/10.20868/UPM.thesis.55957>
- Hernández-Medrano, N., Pascual-Arribas, C., Pérez-Lorente, F., 2017. First pterosaur footprints from the Tera Group (Tithonian-Berriasian) Cameros Basin, Spain. *Journal of Iberian Geology*, 43(2): 245-255.
<https://doi.org/10.1007/s41513-017-0020-8>
- Holgado, B., Pêgas, R.V., Canudo, J.I., Fortuny, J., Rodrigues, T., Company, J., Kellner, A.W.A., 2019. On a new crested pterodactylid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. *Scientific Reports*, 9: 4940.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-41280-4>
- Hwang, K.G., Huh, M., Lockley, M.G., Unwin, D.M., Wright, J.L., 2002. New pterosaur tracks (Pterachnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, southwestern Korea. *Geological Magazine*, 139: 421-435.
<https://doi.org/10.1017/S0016756802006647>
- Ji, S.-A., Ji, Q., Padian, K., 1999. Biostratigraphy of new pterosaurs from China. *Nature*, 398: 573-574.
<https://doi.org/10.1038/19221>
- Jung, J., Huh, M., Unwin, D.M., Smyth, R.S.H., Hwang, K.-G., Kim, H.-J., Choi, B.-D., Xing, L., 2022. Evidence for a mixed-age group in a pterosaur footprint assemblage from the early Upper Cretaceous of Korea. *Scientific Reports*, 12: 10707.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-14966-5>
- Kim, J.Y., Kim, S.H., Kim, K.S., Lockley, M.G., 2006. The oldest record of webbed bird and pterosaur tracks from South Korea (Cretaceous Haman Formation, Changseon and Sinsu Islands): More evidence of high avian diversity in East Asia. *Cretaceous Research*, 27(1): 56-69.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2005.10.005>
- Lee, Y.N., Lee, H.J., Lü, J., Kobayashi, Y., 2008. New pterosaur tracks from the Hasandong Formation (Lower Cretaceous) of Hadong County, South Korea. *Cretaceous Research*, 29: 345-353.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2007.05.004>
- Lee, Y.N., Azuma Y., Lee, H.J., Shibata, M., Lü, J.C., 2010. The first pterosaur trackways from Japan. *Cretaceous Research*, 31(2): 263-273.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2009.11.001>
- Li, Y., Wang, X.L., Jiang, S.X., 2021. A new pterosaur tracksite from the Lower Cretaceous of Wuerho, Junggar Basin, China: inferring the first putative pterosaur trackmaker. *PeerJ*, 9: e11361.
<https://doi.org/10.7717/peerj.11361>
- Li, Y., Wang, X., Jiang, S., Song, J., 2025. First deciphering of large pterosaur footprints and their trackmaker in the Junggar Basin, China. *Cretaceous Research*, 167: 106036.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106036>
- Lockley, M.G., Logue, T.J., Moratalla, J.J., Hunt, A.P., Schultz, R.J. and Robinson, J.W., 1995. The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodilian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos: An*

- International Journal for Plant and Animal Traces, 4(1): 7-20. <https://doi.org/10.1080/10420949509380110>
- Lockley, M.G., 1999. Pterosaur and bird tracks from a new Late Cretaceous locality in Utah. Utah Geological Survey, 355-359.
- Lockley, M.G., Harris, J.D., Mitchell, L., 2008. A global overview of pterosaur ichnology: tracksite distribution in space and time. Zitteliana B, 28: 185-198.
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Marty, D., Xing, L., Feola, S., Melchor, R.N., Farlow, J.O., 2019. Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. Earth-Science Reviews, 193: 109-145. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.008>
- Martínez-Barredo, J., Holgado, B., Sáez-Benito, P., Pereda-Suberbiola, X., 2024. New pterosaur remains from the Lower Cretaceous of Igea, La Rioja (Cameros Basin, Northern Iberian Peninsula). Resúmenes de las XXXIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, p. 186.
- Mas, R., Alonso, A., Guimerà, J., 1993. Evolución tectonosedimentaria de una cuenca extensional intraplaca: La cuenca finijurásica-eocretácica de Los Cameros (La Rioja-Soria). Revista de la Sociedad Geológica de España, 6: 129-144.
- Mas, R., Benito, M.I., Arribas, J., Serrano, A., Guimera, J., Alonso, A., Alonso-Azcarate, J., 2002. La Cuenca de Cameros: desde la extensión finijurásica-eocretácica a la inversión terciaria - implicaciones en la exploración de hidrocarburos. Zubia, Monográfico, 14: 9-64.
- Mas, R., Benito, M.I., Arribas, J., Alonso, Á., Arribas, M.E., Lohmann, K.C., González-Acebrón, L., Hernán, J., Quijada, E., Suárez, P., Omodeo, S., 2011. Evolution of an intra-plate rift basin: the Latest Jurassic-Early Cretaceous Cameros Basin (Northwest Iberian Ranges, North Spain). En: Arenas, C., Pomar, L., Colombo, F. (Eds.), Post-Meeting Field Trips, 28th IAS Meeting, Zaragoza. Geo-Guías, 8. Sociedad Geológica de España, Zaragoza, pp. 117-154.
- Masrour, M., Ducla, M.D., Billon-Bruyat, J.P., Mazin, J.M., 2018. Rediscovery of the Tagragra tracksite (Maastrichtian, Agadir, Morocco): *Agadirichnus elegans* Ambroggi and Lapparent 1954 is pterosaurian ichnotaxon. Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces, 25(4): 285-294. <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1386661>
- Mazin, J.M., Hantzpergue, P., Lafaurie, G., Vignaud, P., 1995. Des pistes de ptérosaures dans le Tithonien de Crayssac (Quercy, Lot). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 321: 417-424.
- Mazin, J.M., Hantzpergue, P., Bassoullet, J-P., Lafaurie, G., Vignaud, P., 1997. Le gisement de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot, France): découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 325(9): 733-739. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(97\)89118-5](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(97)89118-5)
- Mazin, J.M., Billon-Bruyat, J.P., Hantzpergue, P., Lafaurie, G., 2003. Ichnological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs: trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. (Eds.), Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publication, London, 217: 283-296. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.17>
- Mazin J.M., Pouech J., 2020. The first non-pterodactyloid pterosaurian trackways and the terrestrial ability of non-pterodactyloid pterosaurs, Geobios, 58: 39-53. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.12.002>
- Meijide Calvo, M., 2001. Pterosaur trace in Oncala Berriasian (Soria, Spain) new ichnospecies: *Pteraichnus manueli*. Strata, 11: 72-74.
- Meijide Fuentes, F., 2001. Pterosaur tracks in Oncala Mountain Range (Soria, Spain) a new ichnospecies: *Pteraichnus vetustior*. Strata, 11: 70-71
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L., Jiménez, S., 1992. Hallazgos de nuevos tipos de huellas en La Rioja. Estrato, 4: 63-66.
- Moratalla, J.J., 1993. Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleocnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y Paleología del Cretácico superior. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid., Madrid, 728 p.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L., Jimenez, S., 1998. Restos de pterosaurios y peces en el area de Sol de la Pita (Prejano). Estrato: Revista Riojana de Arqueología, 9: 111-115.
- Moratalla, J.J., Sanz-García, J.L., Jiménez, S., 1999. Nuevos hallazgos de dinosaurios y pterosaurios en el Cretácico Inferior de La Rioja. Estrato: Revista Riojana de Arqueología, 10: 91-96.
- Moratalla, J.J., Hernán, J., Jiménez, S., 2003. Los Cayos dinosaur tracksite: An overview on the Lower Cretaceous ichnodiversity of the Cameros Basin (Cornago, La Rioja Province, Spain). Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces, 10: 229-240. <https://doi.org/10.1080/10420940390255547>
- Moratalla, J.J., Hernán, J., 2009. Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos dinosaur tracksite, Cameros basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous biodiversity. Revista Española de Paleontología, 24: 59-77. <https://doi.org/10.7203/sjp.24.1.20344>
- Moreno-Azanza, M., Gasca, J.M., Díaz-Martínez, I., Bauluz Lázaro, B., Canudo Sanagustín, J.I., Fernández, A., Pérez-Lorente, F., 2016. A multi-outcrop assemblage from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (La Rioja; Northern Spain): Spanish Journal of Palaeontology, 31: 305-320. <https://doi.org/10.7203/sjp.31.2.17158>
- Muñoz, A., Angulo, A., Liesa, C.L., Luzón, M.A., Mayayo, M.J., Pérez, A., Soria, A.R., Val, V., Yuste, A., 2020. Periodicidad climática y datación astrocronológica del Grupo Enciso en la cuenca oriental de Cameros (N de España): Boletín Geológico y Minero, 131: 243-268. <https://doi.org/10.21701/bolgeomin.131.2.003>
- Padian, K., 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. Paleobiology, 9: 218-239. <https://doi.org/10.1017/S009483730000765X>
- Padian, K., Olsen, P.E., 1984. The fossil trackway *Pteraichnus*: not pterosaurian, but crocodilian. Journal of Paleontology, 58: 178 - 184.
- Pascual Arribas, C., Sanz Pérez, E., 2000. Huellas de pterosaurios en el grupo Oncala (Soria, España). *Pteraichnus palaciei-saenzi* nov. ichnosp. Estudios Geológicos, 56: 73-100. <https://doi.org/10.3989/egcol.00561-2157>
- Pascual Arribas, C., Hernández Medrano, N., 2012. Asociación de huellas de pterosaurio en el yacimiento de Los Tormos (Soria, España): Implicaciones icnotaxonómicas. Studia Geologica Salmanticensia, 48 (1): 7-36.
- Pascual-Arribas, C., Canudo, J.I., Sanz Pérez, E., Hernández-Medrano, N., Castanera, D., Barco, J.L., 2015. On the validity of *Pteraichnus palacieisaenzi*, Pascual Arribas and San Pérez 2000: new data from the Huérteles Formation. Paläontologische Zeitschrift, 89: 459-483. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0229-1>
- Pascual-Arribas, C., Hernández-Medrano, N., 2016. Huellas de *Pteraichnus* en La Muela (Soria, España): Consideraciones

- sobre el icnogénero y sobre la diversidad de huellas de pterosaurios en la Cuenca de Cameros. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 29(2): 89-105.
- Peng, B.X., Du, Y.S., Li, D.Q., Bai, Z.C., 2004. The first discovery of the Early Cretaceous pterosaur track and its significance in Yanguoxia, Yongjing County, Gansu Province. *Earth Science: Journal of China University of Geosciences*, 29: 21-24.
- Pereda-Suberbiola, X., Knoll, F., Ruiz-Omeñaca, J.I., Company, J., Torcida Fernández-Baldor, F., 2012. Reassessment of *Prejanopterus curvirostris*, a basal pterodactyloid pterosaur from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Geologica Sinica*, 86(6): 1389-1401.
<https://doi.org/10.1111/1755-6724.12008>
- Pérez-Lorente, F., 2015. Dinosaur footprints & trackways of La Rioja. *Life of the past*. Indiana University Press, Bloomington, 363 pp.
- Quijada, I.E., Suárez-González, P., Benito Moreno, M.I., Mas, J.R., 2013. New insights on stratigraphy and sedimentology of the Oncala Group (eastern Cameros Basin): implications for the paleogeographic reconstruction of NE Iberia at Berriasian times. *Journal of Iberian Geology*, 39(2): 313-334.
http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIDE.2013.v39.n2.42503
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., 2003. Pterosaur tracks from the Latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. (Eds.), *Evolution and Palaeobiology of pterosaurs*. Geological Society, London, Special Publications, 217: 275-282.
<https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.16>
- Salas, R., Guimerá, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Alonso, Á., 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian chain). En: Ziegler, P.A., Cavazza, W. F., Robertson, R.A.H. y Crasquin-Soleau, S. (Editores), *Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins*. Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, 186: 145-186.
- Sánchez-Hernández, B., Benton, M.J., Naish, D., 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 249: 180-215.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.01.009>
- Sánchez-Hernández, B., Przewieslik, A.G., Benton, M.J., 2009. A reassessment of the *Pteraichnus* ichnospecies from the Early Cretaceous of Soria Province, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 487-497.
<https://doi.org/10.1671/039.029.0205>
- Schudack, U., Schudack, M., 2009. Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian chain (Eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35: 141-168
- Stokes, W.L., 1957. Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, 31: 952-954.
- Suárez-González, P., 2015. *Sedimentología y Paleogeografía de los sistemas de humedales costeros de la FM Leza (Cretácico Inferior, Cuenca de Cameros): implicaciones en el origen y desarrollo de los depósitos microbianos asociados*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 363 p.
- Tischer, G., 1966. Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beihefte. Geologisches Jahrbuch* 44: 123-164.
- Unwin, D.M., 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. En: Buffetaut, E., J., Mazin (Eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, London, 217: 139-190.
<https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.11>
- Unwin, D.M., Martill, D.M., 2007. Pterosaurs of the Crato Formation. En: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F. (Eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil Window into an Ancient World*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 475-524.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511535512.018>
- Upchurch, P., Andres, B., Butle, R.J., Barrett, P.M., 2015. An analysis of pterosaurian biogeography: implications for the evolutionary history and fossil record quality of the first flying vertebrates. *Historical Biology*, 27(6): 97-117.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.939077>
- Vullo, R., Marugán-Lobón, J., Kellner, A.W.A., Buscalioni, A.D., Gomez, B., de la Fuente, M., Moratalla, J.J., 2012. A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *PLoS ONE*, 7(7): e38900.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038900>
- Wang, X., Kellner, A.W.A., Jiang, S., Meng, X., 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 81: 793-812.
<https://doi.org/10.1590/S0001-37652009000400016>
- Wright, J.L., Unwin, D.M., Lockley, M.G., Rainforth, E.C., 1997. Pterosaur tracks from the Purbeck Limestone Formation of Dorset, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 108(1): 39-48.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(97\)80004-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(97)80004-1)
- Wroblewski, A.F.J., 2023. The makers of *Rhamphichnus* ispp. reinterpreted as lepidosaurian and crocodilian, not pterosaurian. *Geobios*, 77: 71-79.
<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2022.12.001>
- Wu, W.H., Zhou, C.-F., Andres, B., 2017. The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. *PLoS ONE*, 12: e0185486.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185486>
- Xing, L.D., Harris, J.D., Gierlinski, G.D., Gingras, M.K., Divay, J.D., Tang, Y.G., Currie, P.J., 2012. Early Cretaceous pterosaur tracks from a "buried" dinosaur tracksite in Shandong Province, China. *Palaeoworld*, 21(1): 50-58.
<https://doi.org/10.1016/j.palwor.2012.02.004>
- Xing, L.D., Lockley, M.G., Piñuela, L., Zhang, J.P., Klein, H., Li, D., Wang, F., 2013. Pterosaur trackways from the Lower Cretaceous Jiaguan Formation (Barremian-Albian) of Qijiang, Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392(28-33): 177-185.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.003>
- Xing, L.D., Lockley, M.G., Marty, D., Piñuela, L., Klein, H., Zhang, J.P., Persons, W.S., 2015. Redescription of the partially collapsed Early Cretaceous Zhaojue dinosaur tracksite (Sichuan Province, China) by using previously registered video coverage. *Cretaceous Research*, 52(4): 138-152.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.09.010>
- Xing, L., Lockley, M.G., Marty, D., Klein, H., Yang, G., Zhang, J., Peng, G., Ye, Y., Persons IV, W.S., Yin, X., Xu, T., 2016. A diverse saurischian (theropodesauropod) dominated footprint assemblage from the Lower Cretaceous Jiaguan Formation in the Sichuan Basin, southwestern China: A new ornithischian ichnotaxon, pterosaur tracks and an unusual sauropod walking pattern Shiminogou. *Cretaceous Research*, 60: 176-193. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.12.005>
- Xing, L., Díaz-Martínez, I., Lallensack, J. N., Kim, K. D., Buckley, L.G., Romilio, A., Piñuela, L., Wang, D., Chen, Q., Yang, Q., Chou, C., Yin, H., Jin, Y., 2025. Cretaceous vertebrate tracks. En: Spencer, G., Lucas, Adrian, P., Hunt,

- Klein, H. (Eds.), Vertebrate ichnology, Tetrapod tracks and trackways. Capítulo 7, 479-747.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13837-9.00002-0>
- Zhang, X.J., Jiang, S.X., Cheng, X., Wang, X.L., 2019. New material of *Sinopterus* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jehol Biota of China. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 91(2): e20180756.
<https://doi.org/10.1590/0001-376520192018756>
- Zhou, C.F., Zhu, Z., Chen, J., 2022a. First pterosaur from the Early Cretaceous Huajiyang Formation of the Jehol Biota, northern Hebei Province, China: insights on the pedal diversity of Pterodactyloidea, *Historical Biology*, 35(7): 1129–1135.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2079085>
- Zhou, C.F., Niu, T., Yu, D.X., 2022b. New data on the postcranial skeleton of the tapejarid *Sinopterus* from the Early Cretaceous Jehol Biota. *Historical Biology*, 35(3): 356–363.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2042811>
- MANUSCRITO RECIBIDO: 23-01-2025
REVISIÓN RECIBIDA: 23-02-2025
ACEPTACIÓN DEL MANUSCRITO REVISADO: 10-04-2025