

RESEARCH ARTICLE

First tracks of giant land turtles from the Iberian Lower Cretaceous (Soria, Spain): *Testudopodus iberiae*, new ichnogenus new ichnospecies

Primeras huellas de tortugas terrestres gigantes del Cretácico Inferior (Soria, España): Testudopodus iberiae, nov. ichnogen. nov. icnoesp.

Carolina Fuentes-Vidarte^{1*}, Manuel Meijide-Fuentes¹, Federico Meijide-Fuentes¹, Manuel Meijide-Calvo

¹C/ Almazán s/n. 42003, Soria, España

Corresponding autor: carolfuentesvidarte@gmail.com (Carolina Fuentes Vidarte)

ABSTRACT

Key points:

First footprints of giant land turtles in the Lower Cretaceous of Spain.

The Valdelalosa site belongs to the eastern sub-basin of the Cameros Basin in Soria, dated to the Middle-Upper Berriasian.

106 footprints are analyzed and compared with the footprints of other turtle ichnospecies and with the hands and feet of current turtles.

This paper analyzes the footprints of the “Valdelalosa III” site, belonging to the eastern sub-basin of the Cameros Basin (Iberian Mountains), Huérteles Formation, dated to the middle-upper Berriasian (basal Cretaceous) and located in the Valles de Valdelalosa, in the San Pedro Manrique municipality (Soria, Spain). The footprint impressions are circular or oval in shape and occasionally impress three-four short, rounded nails. There are 106 footprints at the site, of which 76 are isolated tracks, 11 make up a track, 15 are sub-tracks and 4 are partial tracks. The trackway is made up of parallel footprints that maintain a constant distance from each other, a diagnostic characteristic of turtle trackways. The footprints have been compared morphologically and morphometrically with other fossil turtle footprints, with current turtle footprints, and with the pes and manus of various current specimens of giant terrestrial turtles. The results obtained from the analysis of the footprints of the “Valdelalosa III” site allow us to attribute them to the passage of large terrestrial turtles, and due to their features the new ichnotaxon *Testudopodus iberiae* new ichnogen. new ichnosp. is proposed.

Keywords: Ichnites; Terrestrial turtle; Cretaceous; Soria; Spain

Article History:

Received: 10/03/2023

Accepted: 23/01/2024

RESUMEN

Puntos clave:

Primeras icnitas de tortugas terrestres gigantes en el Cretácico Inferior de España.

El yacimiento de Valdelalosa pertenece a la subcuenca oriental de la Cuenca de Cameros soriana, datado en el Berriasiano medio-superior.

Se analizan 106 icnitas y se comparan con las icnitas de otras icnoespecies de tortugas, con huellas de tortugas actuales y con las manos y pies de tortugas terrestres gigantes.

En este trabajo se analizan las icnitas del yacimiento de “Valdelalosa III”, perteneciente a la subcuenca oriental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica), Formación Huérteles, Berriasiano medio-superior (Cretácico basal), situado en los Valles de Valdelalosa, en el municipio de San Pedro Manrique (provincia de Soria, España). Las huellas de manos y pies son de diferente tamaño, tienen forma circular u ovalada y ocasionalmente marcan tres-cuatro uñas cortas y redondeadas. En el yacimiento se contabilizan 106 icnitas de las que 76 son huellas aisladas, 11 configuran un rastro, 15 son subhuellas y 4 son huellas parciales. En el rastro las impresiones de las extremidades del lado derecho del animal son paralelas a las del lado izquierdo y mantienen una distancia constante entre sí, carácter diagnóstico de los rastros de las tortugas. Las icnitas se han comparado morfológicamente y morfométricamente con otras icnitas de tortugas, con huellas de tortugas actuales, y con el pie y la mano de varios ejemplares de tortugas terrestres gigantes. Los resultados obtenidos de los análisis de las icnitas del yacimiento de “Valdelalosa III” permiten atribuirlos al paso de unas tortugas terrestres de gran tamaño y, debido a sus características se propone la creación del icnotaxon *Testudopodus iberiae*, nov. ichnogen. nov. icnoesp.

Palabras clave: Icnicas; Tortugas terrestres; Cretácico; Soria; España

Historial del artículo:

Recibido: 10/03/2023

Aceptado: 23/01/2024

1. Introducción

La Cuenca sedimentaria de Cameros se extiende por el noroeste de la Cordillera Ibérica y cubre gran parte del suroeste de la Comunidad de La Rioja y parte del noreste de la Comunidad de Castilla y León (norte de Soria y sureste de Burgos). Paleontológicamente es una de las cuencas sedimentarias más importantes de Iberia debido a la gran variedad de icnitas de vertebrados e invertebrados del Cretácico Inferior que han quedado impresas en sus estratos. Los primeros trabajos sobre las icnitas de Soria los publicaron Aguirrezabala y Viera (1980, 1981), pero hasta 1989 no se inició la búsqueda de nuevos yacimientos y su posterior estudio sistemático. En el primer censo icnológico de la Cuenca de Cameros realizado por Pérez-Lorente (2002), se calculó que en la vertiente riojana el número de icnitas de dinosaurios estaba cerca de las 8000 incluidas en 145 yacimientos y basándose en el primer informe presentado en 1997 a la Dirección General de Patrimonio de la Junta de Castilla y León (Sanz et al., 1997a), que en la vertiente burgalesa se habían encontrado 200 icnitas de dinosaurios repartidas en 8 yacimientos y que en la vertiente soriana (Sierra de Oncala), aparecían 800 icnitas de dinosaurios en 17 yacimientos. Informe que sirvió de base para la publicación de la primera guía paleontológica publicada sobre las icnitas de Castilla y León (Sanz et al., 1997b).

Sin embargo, en los años transcurridos desde ese primer censo, el trabajo de campo realizado por diversos grupos científicos en la Sierra de Oncala, ha incrementado extraordinariamente el número de yacimientos y de icnitas contabilizados en la misma. No sólo han aparecido icnitas de dinosaurios terópodos, ornitópodos y saurópodos, sino que también se han encontrado icnitas de estegosáuridos y de pterosaurios, cocodrilos, tortugas, aves e invertebrados, con lo que el espectro faunístico del Cretácico Inferior soriano se ha ampliado considerablemente (Fuentes-Vidarte et al., 2005, 2006a, 2006b, 2022).

En el inventario IDPI (Icnitas de Dinosaurios de la Península Ibérica) realizado entre los años 2000-2004 (Fuentes-Vidarte et al., 2004), el número de yacimientos sorianos se elevó a 90 y en el inventario publicado por Hernández-Medrano et al. (2008) el número de yacimientos se elevó a 175 y el de icnitas a 7389. Según las últimas prospecciones realizadas por los autores de este trabajo con permiso de la Comisión de Patrimonio

Cultural de Soria (ex. 22/2019) el número de yacimientos se ha elevado a 210 y el número de icnitas contabilizadas es de 8613.

Las icnitas de los dinosaurios terópodos (2479) son el 25,3 % de las huellas contabilizadas y cuentan con 12 morfotipos diferentes (Fuentes-Vidarte et al., 2022). Uno de los rastros de terópodos descubiertos ha dado origen a la icnoespecie *Kalohipus bretunensis* (Fuentes-Vidarte and Meijide-Calvo, 1998). En 1993 se creó la icnoespecie *Therangospodus oncalensis* (Moratalla, 1993; Lockley et al., 1998) basada en varios rastros de un solo yacimiento. Actualmente se considera que dichos rastros pertenecen al paso de dinosaurios ornitópodos por lo que se ha creado la sinonimia *Iguanodontipus* (= *Therangospodus*) *oncalensis* (Castanera et al., 2013).

Las icnitas de los dinosaurios saurópodos (1923) constituyen el 22,3 % de las huellas contabilizadas. Dos de sus rastros han dado origen a dos icnoespecies, *Parabrontopodus distercii* (Meijide-Fuentes et al., 1999) y *Brontopodus oncalensis* (Meijide-Fuentes et al., 2004). Aunque las icnitas son muy parecidas entre sí, se distinguen 9 morfotipos distintos (Fuentes-Vidarte et al., 2022).

Las icnitas de los dinosaurios ornitópodos (831) son el 9,6 % de las huellas contabilizadas y se han identificado 8 morfotipos diferentes (Fuentes-Vidarte et al., 2022).

Las icnitas de los estegosáuridos (50) representan el 0,5 % de las huellas contabilizadas, sólo han aparecido en cuatro yacimientos y se incluyen en el icnogénero *Deltapodus* isp. (contramolde de pie y mano infantiles depositados en el Museo Numantino de Soria, MNS 2009/64) (Pascual-Arribas et al., 2012; Fuentes-Vidarte et al., 2022). Aunque dada su morfología podrían confundirse con las icnitas de los saurópodos, se han determinado tres morfotipos diferentes para la huella del pie (Fuentes-Vidarte et al., 2022).

Las 948 icnitas sin identificar (restos, subhuellas, dedos, uñas), que posiblemente pertenezcan a los distintos tipos de dinosaurios, son el 11 % de las icnitas contabilizadas.

Las huellas de los vertebrados no dinosaurianos más abundantes son las de los pterosaurios (1429), que constituyen el 16,6 % de las icnitas contabilizadas, en base a las cuales se han tipificado seis icnoespecies: *Pteraichnus palaciei-saenzi* (Pascual-Arribas and Sáenz-Pérez, 2000b, MNS 2003/92/12, pie); *Pteraichnus vetustior* (Meijide-Fuentes, 2001; Fuentes-Vidarte et al., 2004,

paraicnotipos MNS archivo 013159 y MNS archivo 013157, mano y pie); *Pteraichnus manueli* (Meijide-Calvo, 2001; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004, icnotipo MNS 2003/92/01); *Pteraichnus cidacoi* (Fuentes-Vidarte, 2001; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2005, 2022); *Pteraichnus parvus* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004, icnotipo MNS 2003/92/02) y *Pteraichnus longipodus* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004, icnotipo MNS 2003/92/05).

Las icnitas de los cocodrilos (398) son el 4,5 % de las huellas contabilizadas. A partir de las mismas se han tipificado la icnofamilia Crocodylopodidae y la icnoespecie *Crocodylopodus meijidei* (Fuentes-Vidarte and Meijide-Calvo, 1999, icnotipo MNS 2002/96/04 y paraicnotipo MNS 2002/96/08).

Las icnitas de las aves (375) son el 4,3 % de las icnitas contabilizadas y se ha tipificado la icnoespecie *Archaeornithipus meijidei* (Fuentes-Vidarte, 1996, paraicnotipo MNS 2013/9/3).

Las icnitas de las tortugas (180) constituyen el 2,0 % de las huellas contabilizadas, generalmente aparecen aisladas en forma de uñadas y tan sólo se conocen tres rastros, el primero perteneciente al paso de una tortuga dulceacuícola con el que se creó la icnoespecie *Emydhipus cameroi* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003, MNS 2002/96/88 icnotipo), el segundo perteneciente al paso de una tortuga dulceacuícola distinta al icnogénero anterior (Pascual-Arribas and Hernández-Medrano, 2015) y el tercero perteneciente al paso de una tortuga terrestre de grandes dimensiones que constituye el tema de este trabajo.

En 1991, durante las labores de prospección para la realización del Inventario de Icnitas de Tierras Altas de Soria para la Dirección General de Patrimonio de la Junta de Castilla y León (Fuentes-Vidarte *et al.*, 1996-2004), los autores del presente estudio descubrieron el macroyacimiento de Valdelalosa o Valdelavilla, referenciado en el inventario de Icnitas de Dinosaurios de la Península Ibérica (IDPI) con el número de referencia 1650401 y en el Sistema integrado de gestión del Patrimonio Cultural de Castilla y León (PACU) con el número de referencia 537955, perteneciente al término Municipal de San Pedro Manrique y determinaron la existencia de tres importantes yacimientos: “Valdelalosa I”, en el que aparecían más de 100 huellas de un solo tipo de pterosaurios que fueron nombradas *Pteraichnus vetustior* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004), “Valdelalosa II” en el que podían verse cerca de 50 icnitas de pterosaurios diferentes a

las anteriores que se asignaron al icnogénero *Pteraichnus* isp. (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2022) y “Valdelalosa III” en el que aparecían un corto rastro y numerosas huellas de un cuadrúpedo, que fueron motivo de una ponencia en el año 2008 en las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, en las que se atribuyeron al paso de unas tortugas terrestres de gran tamaño (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2008).

En el año 2015, Pascual-Arribas y Hernández-Medrano en su trabajo sobre icnitas de tortugas del Grupo Oncala, citaron de nuevo las icnitas de “Valdelalosa III” afirmando que “en cuanto a la posible presencia de huellas de tortugas gigantes terrestres, no existen, por ahora, datos suficientes para poder afirmar que lo sean”.

En el año 2019 los autores del presente estudio, con autorización de la Comisión Territorial de Patrimonio Cultural de Soria, Junta de Castilla y León (ex. 22/2019), realizaron un nuevo y exhaustivo análisis de estas icnitas, cuyos resultados se presentan en este trabajo y que de nuevo se atribuyen al paso de unas tortugas terrestres de gran tamaño, para las que se propone el nuevo icnotaxon, *Testudopodus iberiae*, nov. icnogen. nov. icnosp.

2. Situación geográfica y geológica

El yacimiento de “Valles de Valdelalosa” pertenece al Municipio de San Pedro Manrique en la provincia de Soria. Geológicamente se incluye en la subcuenca oriental de la Cuenca de Cameros, en el noreste de la Cordillera Ibérica, Grupo Oncala (Beuther, 1966; Tischer, 1966) y dentro de este en la unidad IV b de la Formación Huérteles (Gómez-Fernández, 1992) (Fig. 1 A y B).

Los “Valles de Valdelalosa” se extienden desde el Alto de La Muela hasta el pueblo de Valdelavilla, con un desnivel de 200 m entre estos dos puntos, cubriendo más de 300 hectáreas de extensión. Sus estratos están formados por limolitas grises, a veces ocreas, en capas finas y aspecto pseudonodular y calizas limo-arenosas, casi negras en corte fresco y ocreas exteriormente, en ocasiones micáceas, en las que aparecen grietas de desecación y rizaduras de oleaje (Pascual-Arribas and Sanz-Pérez, 2000a; Quijada, 2015) (Fig. 1 C). La laminación de los estratos es paralela, aunque no perfectamente plana, con planos de discontinuidad que facilitan la separación en lajas de color claro formadas por arenisca y oscuro formadas por lutita.

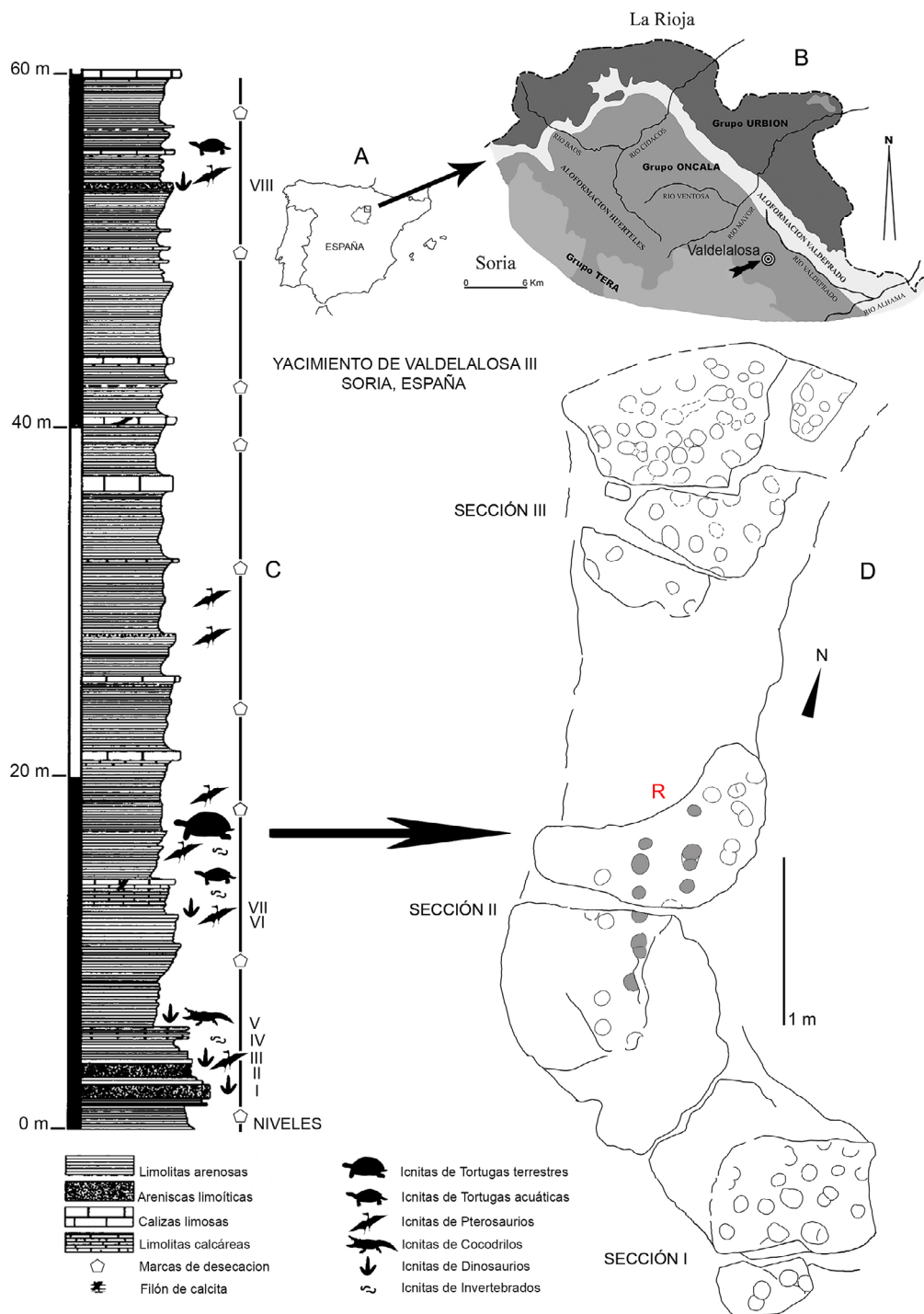


Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de “Valdelalosa III” (Soria, España). A) Situación geográfica del yacimiento. B) Localización geológica del yacimiento de “Valles de Valdelalosa” en el Grupo Oncala (Tischer, 1966), en la Cuenca de Cameros soriana. C) Columna estratigráfica de los “Valles de Valdelalosa” (Pascual-Arribas and Sáenz-Pérez, 2000a), ampliada con nuevos datos. D) Plano general del yacimiento de “Valdelalosa III”, distribución de las icnitas y del rastro holotipo (R), oscurecido, de *Testudopodus iberiae*, nov. ichnog. nov. ichnosp.

Figure 1. Geographical and geological location of the “Valdelalosa III” site (Soria, Spain). A) Geographical location of the site. B) Geological location of the “Valles de Valdelalosa” site in the Oncala Group (Tischer, 1966), in the Soria Cameros Basin. C) Stratigraphy column of the “Valles de Valdelalosa” (Pascual-Arribas and Sáenz-Pérez, 2000a), extended with new data. D) General site map of the “Valdelalosa III”, distribution of ichnites and darkened track holotype (R) of *Testudopodus iberiae*, nov. ichnog. nov. ichnosp.

El complejo está datado en el Berriasiense medio-superior (Martí-Closas *and* Alonso-Millán, 1998; Schundack *and* Schundack, 2009; Clemente, 2010) y se ha considerado como una “playa lake”, que se depositó en una llanura muy extensa y fangosa en la que se formaban pantanales y lagunas más o menos efímeras que alternaban con épocas de sequía. Según Quijada (2015) y Quijada *et al.* (2013, 2016), la cuenca oriental de Cameros fue durante el Berriasiense un área muy extensa de bajo gradiente topográfico y poca profundidad, que recibía descargas de agua dulce desde la zona occidental de la cuenca y tenía influencia mareal por su proximidad con las cuencas meridionales del Sistema de Rift Mesozoico Ibérico y desde estas con el mar de Tethys.

Los valles están fuertemente erosionados debido sobre todo al clima de extremos que impera en la zona y a la escorrentía de los numerosos torrentes que descienden hacia el fondo de los valles para unirse al arroyo Maiselvar, tributario del río Valdeprado perteneciente a la cuenca del río Alhama. En estos barrancos aparecen numerosos yacimientos inconexos con restos de ostrácodos, bivalvos, oogonios de algas carofitas e icnitas de dinosaurios terópodos y saurópodos (Pascual-Arribas *and* Sanz-Pérez, 2000a), de pterosaurios (Meijide-Calvo *and* Fuentes-Vidarte, 1999; Meijide-Fuentes, 2001; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004; Pascual-Arribas *and* Sanz-Pérez, 2000b; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2022), de cocodrilos (Pascual-Arribas *et al.*, 2005; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2022) y de tortugas (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2008; Pascual-Arribas *and* Hernández-Medrano, 2015; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2022).

El yacimiento de “Valdelalosa III”, coordenadas ETRS 1989 UTM zona 30N, Coord. X: 565064, Coord. Y: 4646836 (SIGNA: Sistema de Información Geográfica Nacional), está formado por una losa de limolita de color grisáceo de aproximadamente 15 m² de extensión con un buzamiento de 12°-14° sureste. Presenta grietas de retracción poco marcadas, lo que indica que el nivel del agua donde se formó este depósito era somero y podía quedar expuesto al aire. En las fracturas y en el interior de algunas de las icnitas que aparecen en la losa, se aprecia una fina laminación de origen sedimentario, típica de los ambientes semisalobres en los que existe cierta fluctuación en el contenido de sales debido al aporte de agua dulce (Quijada, 2013). Cada lámina está formada por un aporte oscuro y otro más claro ligados a los ciclos de marea.

La losa está dividida en siete fragmentos separados debido a un movimiento del terreno. Sin embargo, sus bordes son coincidentes de modo que virtualmente los fragmentos pueden acoplarse entre sí. Para su estudio se ha dividido en tres secciones. La sección I corresponde a los fragmentos 1 y 2 y en ellos se han contabilizado 23 icnitas de las cuales 5 son subhuellas; la sección II comprende las placas 3 y 4 y en ella se han contabilizado 24 icnitas, de las cuales 3 son sub-huellas y 11 icnitas forman un rastro; la sección III comprende el extremo norte de la placa 4 y las placas 5, 6 y 7 y en ella se han contabilizado 60 icnitas, de las cuales 11 son subhuellas. El extremo norte del yacimiento desaparece por debajo de un gran estrato de más de un metro de espesor (Fig. 1 D y Fig. 2 A-D).

3. Metodología

Debido al alto riesgo erosivo que soportan los yacimientos de icnitas expuestos a la intemperie, se ha procedido a realizar un molde en escayola de una parte del rastro de la sección II (icnitas 25-31) que se ha depositado en el Museo Numantino de Soria como testigo de su existencia física, acompañado con el vaciado en escayola de dos icnitas (mano, icnita 27 y pie, icnita 29) de dicho rastro que se han tomado como tipo de la icnoespecie propuesta en este trabajo: siglas MNS 2022/33a y MNS 2022/33b. (Fig. 3 A-B).

El registro fotográfico obtenido de los moldes de escayola y de las tres secciones del yacimiento se ha procesado fotogramétricamente (programa Agisoft Metashape 1.8.4.) para generar modelos virtuales tridimensionales de malla poligonal y texturizados.

El análisis de las icnitas se ha llevado a cabo utilizando los criterios morfométricos propuestos por Heyler y Lessertisseur (1963), Demathieu (1970), Leonardi (1974, 1984, 1997), Conti *et al.* (1977) y Romano *et al.* (2007) que aparecen recogidos en la Figura 4.

Las icnitas se han comparado con las huellas fosilizadas de diversas tortugas de vida dulceacuícola (Haubold, 1971; Moratalla *et al.*, 1990; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003, 2022; Avanzini *et al.*, 2005; Pascual-Arribas *and* Hernández-Medrano, 2015), con las huellas de tortugas actuales terrestres, *Chelonoidis carbonaria* y *Testudo marginata* y dulceacuícolas *Emys orbicularis*, *Trachemys scripta* y *Graptemys geographica* (datos propios), y de otras tortugas actuales (Liebenberg, 1990;



Figura 2. Yacimiento de “Valdelalosa III” (Soria, España). A) Vista cenital del yacimiento. B) Grupo de icnitas de la sección III. C) Grupo de icnitas y rastro de *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp., de la sección II. D) Grupo de icnitas de la sección I.

Figure 2. Site of “Valdelalosa III” (Soria, Spain). A) Top view of the site. B) Ichnite group from section III. C) Ichnite group and trace of *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp., from section II. D) Ichnite group from section I.

Avanzini et al., 2005; Evans, 2016; Cabrera, 2018; Hunter et al., 2021), con las huellas de tortugas gigantes de las Galápagos *Chelonoidis porteri* (Fiorillo, 2005) y con la mano y el pie de varios ejemplares de tortugas gigantes terrestres de las especies *Aldabrachelys gigantea* y *Centrochelys sulcata* (datos propios y Fundación Oceanográfica de la Comunitat Valenciana, 2021).

4. Icnotaxonomía

4.1. Icnogénero *Testudopodus icnogen. nov.*

Etimología: *Testudopodus* significa pie de tortuga en latín.

Icnotipo u holotipo: icnitas 27 (pie) y 29 (mano).

Diagnosis: *Testudopodus* se caracteriza porque la huella del pie es plantiportal, redondeada,

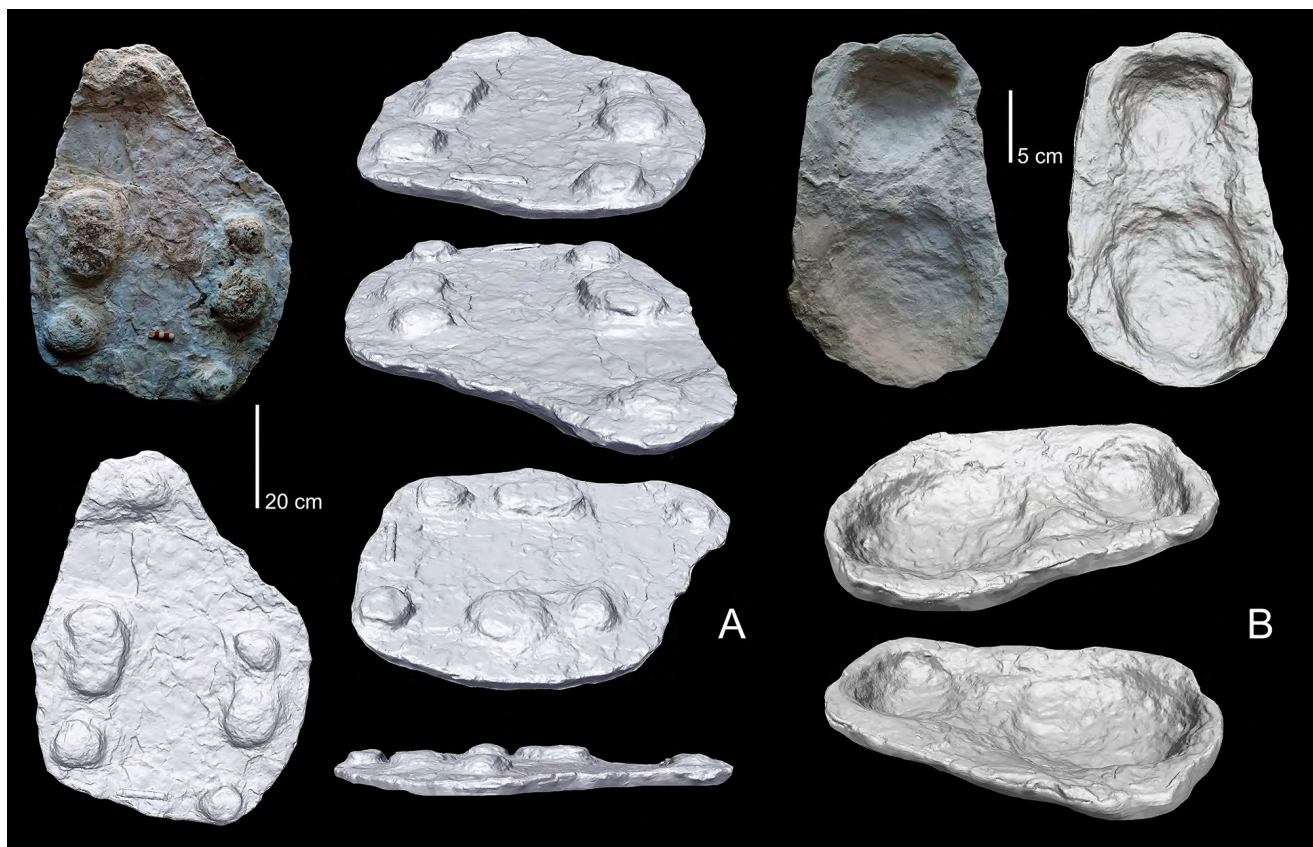


Figura 3. A) Fotografía del molde en escayola (contramolde) de una parte del rastro, (icnitas 25-31) de *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp. (MNS 2022/33 a) y modelos 3D en diversas posiciones. B) Fotografía del molde en escayola de las icnitas tipo de *Testudopodus iberiae* (MNS 2022/33 b) y modelos 3D en diversas posiciones.

Figure 3. A) Photograph of the plaster cast (counter mold) of a part (marks 25-31) of *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp. (MNS 2022/33 a) and 3D models in different positions. B) Photograph of the plaster cast of the type ichnites of *Testudopodus iberiae* (MNS 2022/33 b) and 3D models in different positions.

más larga que ancha, marca cuatro uñas cortas y redondeadas y en el lateral externo presenta una pequeña constricción. La huella de la mano es semiplantigrada, ovalada, más ancha que larga y marca cuatro uñas cortas y redondeadas. La huella del pie es mayor que la huella de la mano, índice de heteropodia 54,4 %. El rastro está formado por dos filas de huellas paralelas que mantienen una distancia constante entre sí y no se desvían ni hacia la línea media ni hacia el exterior del mismo.

Diagnosis: In *Testudopodus* the pes track is plantiportal, rounded, longer than wide. Four short and rounded claws are impressed and on the external lateral side it presents a small constriction. The manus track is semiplantigrade, oval, wider than long, and four short, rounded claws are impressed. The pes track is larger than the manus track, with and heteropody index of 54,4 %. The trackway is made up of two rows of parallel tracks that maintain a constant distance from each other

and do not deviate either towards the median line or towards the outside of it.

4.2. *Ichnoespecie Testudopodus iberiae* icnosp. nov.

Etimología: *iberiae* de Iberia en latín.

Diagnosis: la misma que el icnogénero por monotipia.

Diagnosis: the same as ichnogenus by monotype.

Serie holotípica: icnitas 21-26, 28 y 30-31 del rastro (in situ).

Paratipo: icnitas aisladas que no pertenecen ni al holotipo ni a la serie holotípica.

Horizonte estratigráfico: tramo inferior del Grupo Oncala (Tischer, 1966), Formación Huérteles (Gómez-Fernández, 1992).

Edad: Berriasiense inferior-medio (Martín-Closas and Alonso-Millán, 1998).

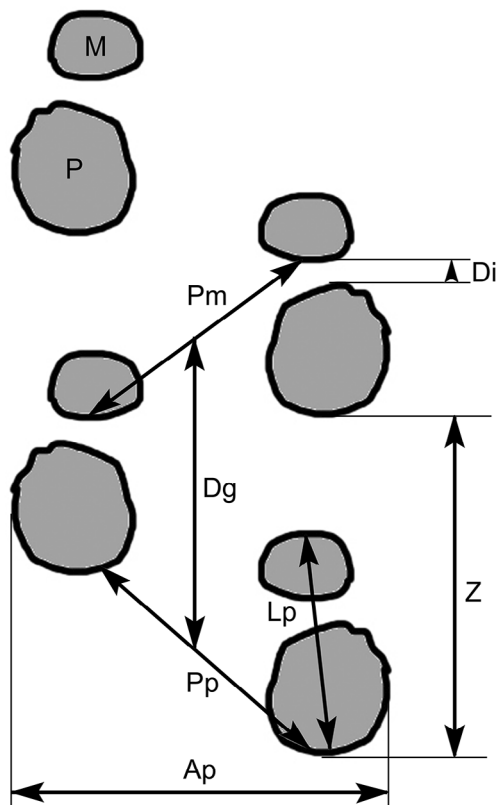


Figura 4. Esquema de las medidas utilizadas en un rastro cuadrúpedo. M= icnita de la mano, P = icnita del pie, Pm = paso manos, Pp = paso pies, Z = zancada, Lp = longitud del par pie-mano, Di = distancia interpar, Ap = Anchura pista, Dg = distancia glenoacetabular.

Figure 4. Diagram of the parameters of a quadrupedal trackway. M = manus print, P = pes print, Pm = manus pace, Pp = pes pace, Z = stride, Lp = pes-manus length, Di = distance between manus and pes, Ap = external trackway width, Dg = glenoacetabular distance.

Localidad tipo: Valles de Valdelalosa, Sierra de Oncala, subcuenca oriental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica), Soria, España.

Depósito: los moldes en escayola de la parte central del rastro (icnitas 25-31) y el molde (plastotipo) de las icnitas holotipo (icnitas 27 y 29) están depositados en el Museo Numantino de Soria, siglas MNS 2022/33a y MNS 2022/33b respectivamente.

5. Descripción icnológica

Se han contabilizado 106 icnitas de las que 87 han podido ser medidas, clasificadas y numeradas, 15 son subhuellas y 4 son huellas incompletas (Fig. 5).

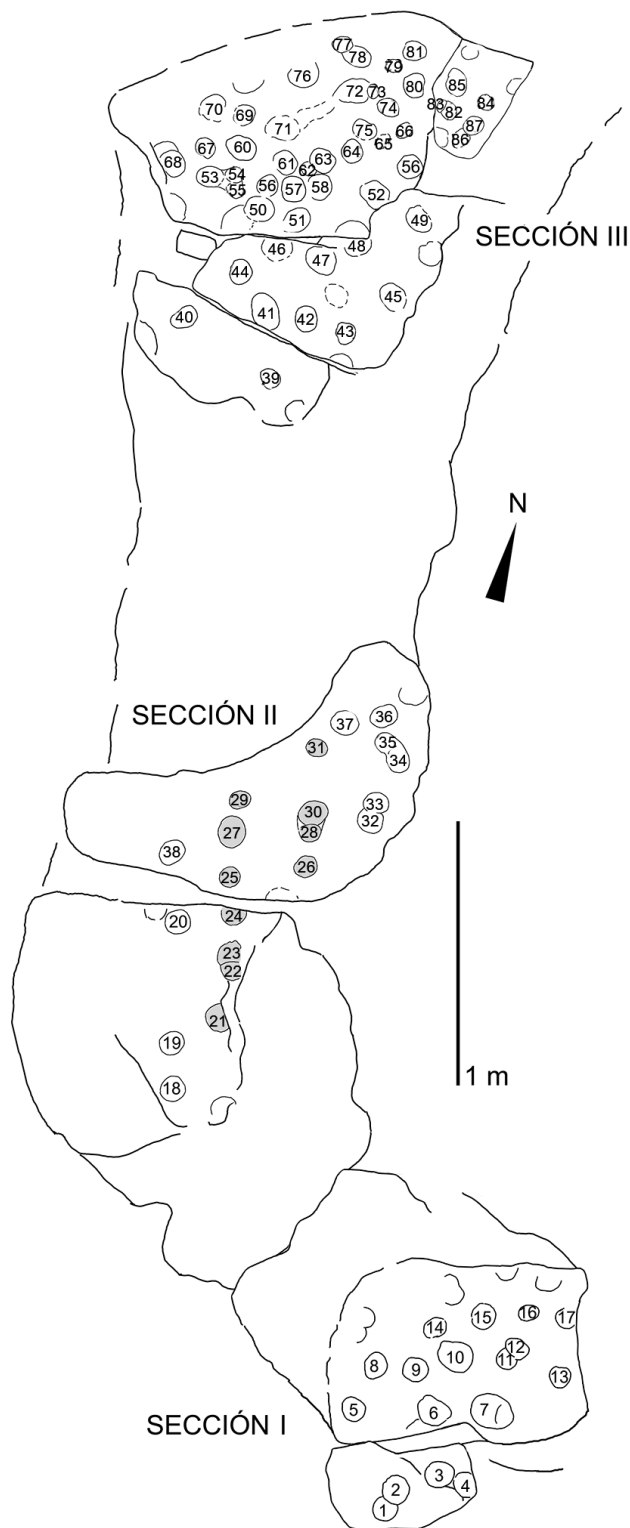


Figura 5. Plano del yacimiento de “Valdelalosa III” en el que se han conectado las diferentes placas y aparecen numeradas las icnitas.

Figure 5. Plan of the site of “Valdelalosa III” in which the different plates have been connected and the ichnites of the trace and the isolated ichnites are numbered.

5.1. Rastro icnitas 21-31

Se encuentra en la Sección II del yacimiento, mide 145,0 cm de longitud y se atribuye al paso de un animal cuadrúpedo. Está formado por 11 icnitas numeradas en el plano con la serie 21-31 (Fig. 5), de las cuales 7 corresponden a las extremidades del lado izquierdo del animal y 4 a las del lado derecho. El rastro se orienta hacia el norte con una mínima desviación hacia el noroeste en su tramo final. La icnita 21 del rastro está erosionada lateralmente, la icnita 22 sobrepisa a la icnita 23 y lo mismo sucede entre las icnitas 28 y 30; la icnita 24 ha perdido su extremo distal debido a una fractura que atraviesa el yacimiento sin que por ello se interrumpa la continuidad del rastro.

Las huellas aparecen como unas oquedades muy marcadas en el sustrato. Son ovaladas o redondeadas, tienen una profundidad media de 2,0 cm y sus medidas están recogidas en la Tabla 1.

Las icnitas 25, 27 y 29 del lado izquierdo del animal y las icnitas 26, 28 y 30 del lado derecho, están emparejadas formando un rastro de vía ancha (Romano *et al.*, 2007), dejan un espacio de 21,0 cm entre los bordes internos de las huellas del lado derecho y del izquierdo y de 40,5 cm entre los bordes externos de dichas huellas (anchura de pista) sin que en ningún momento pierdan su paralelismo. Características que según

Walker (1971), constituyen un carácter diagnóstico para los rastros de las tortugas, tanto terrestres como dulceacuícolas (Fig. 7), por lo que se considera que este rastro fue originado por una tortuga.

Según las características morfológicas y la posición de las icnitas en la serie 21-31, se ha podido diferenciar entre las huellas originadas por los autópodos anteriores y posteriores del animal.

Las icnitas de las manos (22, 25, 28, 29, 31) son semiplantígradas, ovaladas, más anchas que largas (longitud media 7,2 cm, anchura media 8,2 cm) y se orientan hacia el interior del rastro.

Las icnitas de los pies (21, 23, 24, 26, 27, 30) son plantiportales, redondeadas, más largas que anchas (longitud media 9,83 cm, anchura media 9,25 cm) y se orientan hacia el exterior del rastro.

El índice medio de heteropodia (Moratalla, 1993) es aproximadamente igual al 64,9 %. La distancia glenoacetabular (Heyler *and* Lessertisseur, 1963) calculada es de 34 cm. (Fig. 3 A y Fig. 6).

5.2. Icnitas icnotipo

En el rastro las icnitas mejor conservadas morfológicamente son las huellas 27 y 29, por lo que dichas huellas se presentan como icnotipo u holotipo de la icnoespecie *Testudopodus iberiae*

Icnitas	Longitud	Anchura	Ancho pista interna	Ancho pista externa	Zancada
21 pie	10,5	7+	25-26 = 21,0	25-26 = 39,0	21-23 = 23,5
22 mano	6,5	7,0	27-28 = 21,5	27-28 = 43,0	26-30 = 22,0
23 pie	9,0	9,0	29-30 = 21,0	29-30 = 40,0	25-29 = 24,0
24 pie	7+	9,5			28-31 = 24,0
25 mano	8,0	8,0	Paso manos	Paso pies	
26 pie	9,5	9,0	25-28 = 36,6	26-27 = 33,2	
27 pie	12,0	11,0	28-29 = 36,4	27-30 = 33,0	D. g.
28 mano	7,0	8,5			34,0
29 mano	7,5	9,0	Distancia interpar	Longitud del par	
30 pie	11,0	10,0	27-29 = 2,5	27-29 = 22,0	
31 mano	7,0	8,5	26-28 = 4,0	26-28 = 21,0	

Icnita pie = *pes print*, Icnita mano = *manus print*, Longitud = *length*, Anchura = *width*, Ancho pista interna = *internal trackway width*, Ancho pista externa = *external trackway width*, Zancada = *stride*, Paso manos = *manus pace*, Paso pies = *pes pace*, Distancia interpar = *distance between manus and pes*, Longitud del par = *pes-manus length*, D. g. = distancia glenoacetabular, D. g. = *glenoacetabular distance*.

Tabla 1. Rastro de *Testudopodus iberiae*, yacimiento de "Valdelalosa III", Soria (España), medidas en cm.

Table 1. Trackway of *Testudopodus iberiae*, site of "Valdelalosa III", Soria (Spain), measurements in cm.



Figura 6. Imagen virtual tridimensional texturizada y modelos virtuales de la sección II del yacimiento de “Valdelalosa III” en la que se ve el rastro.

Figure 6. Textured three-dimensional virtual image and virtual models of section II of the “Valdelalosa III” site showing the trace.

cuya creación se propone en este trabajo (Fig. 3 B y Fig. 8).

La icnita 27, dada su situación en el rastro, corresponde al pie izquierdo de la tortuga, es plantiportal (es decir, todo el esqueleto del pie y los tejidos blandos relacionados soportan peso) y más larga que ancha (longitud 12,0 cm, anchura 11,0 cm). Su apariencia es redondeada y tiene una profundidad de 1,5 cm. En el lateral externo de la huella hay una pequeña constricción. En el extremo anterior se aprecia la impresión de cuatro uñas muy cortas y redondeadas, cuyo diámetro transversal varía entre 1,7 cm y 2,0 cm.

La icnita 29, dada su situación en el rastro, corresponde a la mano izquierda de la tortuga, es semiplantigrada y más ancha que larga (longitud 7,5 cm, anchura 9,0 cm), su apariencia es ovalada y tiene una profundidad de 2,0 cm. En el extremo anterior se aprecia la impresión de tres uñas pequeñas y redondeadas (diámetro transversal 1,8 cm, diámetro vertical 1,2 cm) y en el borde externo se ve la posible marca de una cuarta uña.

La distancia interpar entre estas dos icnitas es de 2,5 cm. La icnita del pie se orienta hacia el exterior del rastro y la icnita de la mano se orienta hacia el interior del mismo de modo que, entre el eje longitudinal de la icnita del pie y el eje longitudinal de la icnita de la mano se forma un ángulo de 150° que podría demostrar el método de avance del animal en el que los autópodos posteriores empujan el cuerpo hacia delante, de ahí su divergencia hacia el exterior y los autópodos anteriores tiran del cuerpo y de ahí su convergencia. El índice de heteropodia entre estas dos huellas es del 51,1 %.

5.3. Icnitas aisladas (paratipo)

Aparecen dispersas por el yacimiento en las secciones I, II y III en forma de oquedades redondeadas u ovaladas que se hunden entre 1,5 cm y 2,0 cm en el sustrato (figs. 6, 9 y 10). Sus medidas están recogidas en la Tabla 2 en la que, tomando como base la morfología y el tamaño de las icnitas del rastro, se señala su posible pertenencia a la mano o al pie de sus autores. Se atribuyen al paso de varias tortugas de la misma especie que originó el rastro.

Se han clasificado y medido 76 huellas (Fig. 5). La longitud media de las icnitas de las manos es de 7,09 cm y su anchura media es de 8,26 cm; la longitud media de las icnitas de los pies es de



Figura 7. Fotografía del rastro de una tortuga terrestre gigante.

(<https://www.pinterest.es/pin/461900505517874758/>, fotografía de Debbie Dove tomada de Pinterest.es).

Figure 7. Photograph of a giant turtle track.

(<https://www.pinterest.es/pin/461900505517874758/>, photograph by Debbie Dove from Pinterest.es).



Figura 8. Fotografía y esquema de las icnitas tipo del pie y la mano (27 y 29) de *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp.

Figure 8. Photograph and sketch of the type ichnites of the pes and manus (27 y 29) of *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp.

Nº	L.m.	A.m.	L.p.	A.p.	Nº	L.m.	A.m.	L.p.	A.p.
1	7,0	9,0			45			12,0	9,5
2			10,5	9,5	46			13,5	11,0
3			10,5	9,5	47			12,0	8,5
4	7,0	9,0			48			12,0	10,0
5			10,0	9,0	49			12,0	9,5
6			12,0	10,0	50			12,0	9,5
7			16,0	14,0	51			12,0	9,5
8			10,5	9,5	52			12,0	9,5
9			10,5	9,5	53			12,0	8,0
10			13,5	12,0	54	7,0			
11	7,0	7,5			55	7,0			
12			10,0	7,0	56	8,0	9,0		
13	8,5	9,0			57			11,5	10,0
14	8,0	9,5			58			11,0	10,0
15			11,0	9,5	59	8,5	9,5		
16	6,5	8,5			60			13,5	10,0
17	7,5	8,5			61			10,5	10,5
18			9,5	9,0	62	4,5	6,5		
19			9,5	8,5	63			12,0	10,0
20			10,0	9,0	64			15,5	8,0
21			10,5	7+	65	6,0	7,0		
22	6,5	7,0			66	6,0	7,0		
23			9,0	9,0	67			12,0	9,5
24			7+	9,5	68			12,0	10,0
25	8,0	8,0			69			12,0	9,5
26			9,5	9,0	70			9,0	9,0
27			12,0	11,0	71			14,0	10,5
28	7,0	8,5			72			13,0	10,0
29	7,5	9,0			73	5,0	7,0		
30			11,0	10,0	74	7,5	9,0		
31	7,0	8,5			75			10,5	8,0
32			9,5	9,5	76			14,0	10,5
33	9,0	10,0			77	8,0	8,0		
34	7,5	8,0			78			11,0	9,0
35			10,0	9,5	79	6,5	7,5		
36			12,0	8,5	80			10,0	8,0
37			11,0	10,0	81			9,5	8,0
38			10,5	9,0	82			10,0	7,5
39	7,0	8,5			83	6,5	7,5		
40			12,0	9,0	84			13,5	10,0
41			16,0	10,0	85			13,0	8,0
42			9,0	9,0	86			13,0	10,5
43			10,5	9,0	87			13,5	10,0
44			13,0	10,0					

Tabla 2. Icnitas de *Testudopodus iberiae*, "Valdelalosa III", Soria (España), medidas en cm. N°= número, L. m.= longitud mano, A. m. = anchura mano, L. p.= longitud pie, A. p.= anchura pie.

Table 2. Tracks of *Testudopodus iberiae*, "Valdelalosa III", Soria (Spain), measurements in cm. N= number, L. m.= manus length, A. m.= manus width, L. p.= pes length, Ap.=pes width.

11,4 cm y su anchura media es de 9,44 cm. El índice medio de heteropodia es igual al 54,4 %. No se distinguen ni rastros ni pasos, pero si cortas alineaciones de 2-3 icnitas.

Las icnitas 1 y 2, 11 y 12, 32 y 33, 34 y 35, 53, 54 y 55, 62 y 63, 77 y 78, 80 y 81, 82 y 83 y 86 y 87, se sobrepisan. Entre las icnitas 71 y 72 hay un surco de arrastre (Fig. 11). En las icnitas 18, 19 y 49 se marcan levemente las uñas.

6. Comparaciones icnológicas

Debido al escaso e incompleto registro de fósiles de tortugas del Cretácico Inferior, es difícil recurrir a sus autópodos para reconstruir las huellas que dejarían impresas, por esta razón, actualmente, la única manera de averiguar si las icnitas de *Testudopodus* pertenecen a tortugas terrestres o dulceacuícolas, es compararlas con las huellas que producen los autópodos de las tortugas actuales.

Las tortugas actuales, tanto las incluidas en el suborden Pleurodira como las incluidas en el suborden Cryptodira, cuentan con especies adaptadas a vivir en medios dulceacuícolas y debido a esta adaptación presentan características anatómicas comunes, aunque pertenezcan a diferentes familias como las Podocnemidae y Cheilidae (Pleurodira) o las Platysternidae, Emydidae, Chelydridae, Kinosterniidae y Tryonichidae (Cryptodira). Todas ellas poseen extremidades aplanadas longitudinalmente, diseñadas para la natación, con manos palmeadas, delgadas y dedos provistos de uñas más o menos largas y finas. Los pies también son palmeados, delgados y con dedos provistos de uñas más o menos largas.

Cuando estas tortugas se desplazan caminando sobre un suelo fangoso el apoyo de la mano es digitígrado de modo que, su huella se reduce normalmente a un zarpazo o uñada, mientras que en el pie el apoyo es casi plantígrado y su huella puede marcar solo las uñas, los dedos o parte de la planta del pie según la consistencia del sustrato, tal como sucede en: *Emys orbicularis*, *Trachemys scripta*, *Graptemys geographica* (observaciones propias), (Fig. 12 A), *Cuora amboinensis*, *Rhinoclemys pulcherrima* (Avanzini *et al.*, 2005) y en otras especies acuáticas o semiacuáticas (Evans, 2016; Cabrera, 2018) y en el rastro de la icnoespecie *Emydhypus cameroi* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003, 2005, 2022), en el que la icnita de la mano sólo está representada por cuatro uñas largas y afiladas y la icnita del

pie por cuatro uñas más cortas y por una parte de su planta (Fig. 12 B).

Las tortugas del suborden Cryptodira cuentan en la actualidad con dos familias, Testudinidae y Geomydidae con especies adaptadas a vivir exclusivamente en el medio terrestre. Todas ellas poseen extremidades adaptadas para caminar, con miembros fuertes, robustos y cornificados, en los que tanto en la planta del pie como en la palma de la mano se desarrolla una almohadilla de tejidos grasos y cartilagosos, que se extiende por detrás de los dedos y que origina el típico “pie de elefante” en las tortugas terrestres de gran tamaño. Las uñas de los dedos de la mano son robustas, fuertes y anchas. Las uñas de los dedos del pie son algo más cortas y romas (Fig. 13 A-B). Cuando las tortugas terrestres caminan sobre un suelo húmedo o fangoso originan unas huellas en forma de oquedades redondeadas, más largas que anchas, que corresponden a los pies y otras ovaladas, más anchas que largas, que corresponden a las manos (Fig. 13 C). Ocasionalmente en el extremo anterior de las huellas se pueden ver las marcas de tres o cuatro uñas cortas y redondeadas o la impresión de un arañazo grueso, como ocurre en: *Chelonoidis carbonaria*, *Testudo marginata*, *Aldabrachelys gigantea*, *Centrochelys sulcata* (datos propios), *Testudo hermanni* (Avanzini *et al.*, 2005), *Homopus femoralis* y *Homopus terrestris* (Lieberberg, 1990).

La forma de caminar de las tortugas terrestres es relativamente irregular. Cada pie se levanta y se apoya en el suelo en un momento diferente y no es raro que las huellas se sobrepisen, debido a que el pie puede apoyarse en el lugar donde se colocó la mano correspondiente en el paso anterior, es decir, se necesitan dos pasos para que el pie alcance el lugar donde estaba la mano cuando la tortuga empezó a caminar (Lieberberg, 1990). Cuando su caminar se vuelve más rápido levantan el cuerpo y sus extremidades se verticalizan, de modo que no suelen sobrepasar el borde del caparazón con lo que el rastro de huellas que se forma a su paso puede ser relativamente estrecho en comparación con la anchura del caparazón y afín a la anchura del plastrón. Además, sus movimientos laterales o de cambio de dirección hacen que una misma mano o un mismo pie dejen huellas alrededor del rastro inicial como ocurre en: *Chelonoidis carbonaria*, *Testudo marginata*, *Aldabrachelys gigantea*, *Centrochelys sulcata* (observaciones propias) y en *Chelonoidis* sp. (Pérez de Ana, 2019).

Según todo lo expuesto con anterioridad y dado que la morfología de las icnitas del yacimiento de “Valdelalosa III” es coincidente con la morfología de las huellas de las tortugas adaptadas a la vida terrestre, se llega a la conclusión de que dichas icnitas pertenecen al paso de tortugas adaptadas a esta forma de vida.

El considerable tamaño de las icnitas del yacimiento y la distancia glenoacetabular calculada a partir del rastro 21-31 (34,0 cm) que se corresponde con una longitud del plastrón de al menos 50,0 cm, hizo factible la hipótesis de que sus autores fueran unas tortugas de gran tamaño, próximo al de las tortugas terrestres gigantes actuales.

Para comprobar esta hipótesis, en el año 2021 se solicitaron a la Fundación Oceanográfica de la Comunidad de Valencia (ex. OCE-22-21) las medidas de los pies y las manos, del caparazón y el plastrón, la distancia acetabular y el peso de varios de los ejemplares de tortugas de Aldabra *Aldabrachelys gigantea*, que habíamos visto y fotografiado en el año 2020 (Fig. 13 D). Dichas medidas que se resumen en la Tabla 3 corresponden a siete hembras de diverso tamaño y a dos grandes machos.

Utilizando los datos de las Tablas 1, 2 y 3 se ha establecido que la longitud media del pie de las tortugas de Aldabra es de 12,0 cm y su anchura media de 9,33 cm y que la longitud media de la mano es de 7,67 cm y su anchura media es de 12,0 cm. La longitud media de las icnitas del pie de las tortugas de “Valdelalosa III” es de 11,4 cm y su anchura media de 9,44 cm y la longitud me-

dia de las icnitas de la mano es de 7,09 cm y su anchura media de 8,26 cm.

Con las medidas recogidas en las Tablas 1, 2 y 3 se ha realizado un diagrama de dispersión, longitud/anchura, de las icnitas de la mano y del pie de las tortugas del yacimiento de “Valdelalosa III” en relación con las mismas medidas de los ejemplares estudiados de *Aldabrachelys gigantea* (Fig. 14 A). En él puede verse que las medidas de las icnitas de los pies quedan incluidas en el área de dispersión de las medidas de los pies de las tortugas terrestres de Aldabra, mientras que las medidas de las icnitas de las manos son de menor tamaño, aunque se aproximan a las medidas de las manos de las hembras más pequeñas (40-57 kg) de dicha especie.

Se ha establecido también un diagrama de correlación entre el diámetro mayor y el diámetro menor de las icnitas y entre el diámetro mayor y el diámetro menor de los pies y manos de los ejemplares de *Aldabrachelys gigantea* (Fig. 14 B). En este caso las áreas de dispersión son coincidentes. Es decir, las icnitas de tortuga del yacimiento de “Valdelalosa III” pertenecen a unos ejemplares muy próximos en tamaño a los ejemplares de *Aldabrachelys gigantea* con los que se han comparado.

7. Discusión y conclusiones

Las huellas fosilizadas de las tortugas adaptadas a vivir en medios dulceacuícolas son relativamente abundantes en los yacimientos del Meso-

Tortugas	L. m.	A. m.	L. p.	A. p.	L. pl.	A. pl.	D. g.	P.
Ada	7,0	9,0	12,0	9,0	-	-	-	90,0
Marie	5,0	11,0	12,0	7,0	50,0	58,0	34,0	57,0
Morla	7,0	12,0	13,0	8,0	41,0	62,0	31,0	74,0
Pompa	6,0	9,0	9,0	8,0	37,0	51,0	32,0	40,0
Sara	9,0	12,0	-	-	-	-	-	64,0
Señora	6,0	13,0	11,0	-	-	-	-	77,0
Antonia	8,0	9,0	-	-	-	-	-	45,0
Darwin	11,0	15,0	14,0	12,0	54,0	74,0	48,0	140,0
George	10,0	18,0	13,0	12,0	53,0	65,0	42,0	112,0

Tabla 3. Manos y pies de *Aldabrachelys gigantea*, medidas en cm. L. m.= longitud mano, A. m. = anchura mano, L. p.= longitud pie, A. p.= anchura pie, L. pl.= longitud plastrón, A. pl.= anchura plastrón, D. g. = distancia glenoacetabular, P.= peso en kg.

Table 3. Manus and pes of *Aldabrachelys gigantea*, measured in cm. L. m.= manus length, A. m.= manus width, L. p.= pes length, A. p.= pes width, L. pl.= plastron length, A. pl.= plastron width, D. g. = glenoacetabular distance P.= weight in kg.

zoico. Han aparecido, entre otros, en yacimientos del Triásico Superior de Europa, de Estados Unidos y de España (Haubold, 1971; Lovelace and Lovelace, 2012; Thomson and Lovelace, 2014; Lichtig *et al.*, 2017; Reolid *et al.*, 2018), en el Jurásico Superior de Europa, de Estados Unidos y de España (Bernier *et al.*, 1982; Mazin *et al.*, 1997; Foster *et al.*, 1999; Romano and White, 2003; Avanzini *et al.*, 2005; Lockley and Foster, 2006; Karl *et al.*, 2012; Horning and Reich, 2013), en el Cretácico Inferior de Europa y de Asia (Mezga and Bajraktarevi, 2004; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003, 2022; Pascual-Arribas and Hernández-Medrano, 2015) y en el Cretácico Superior de Estados Unidos (Wright and Lockley, 2001) y de China (Lockley *et al.*, 2012; Xing *et al.*, 2014, 2019, 2023), y en el Eoceno tardío de Estados Unidos (Sarjeant and Langston, 1994).

Las icnitas aparecen generalmente aisladas, en forma de uñadas, arañazos e impresiones in-

completas de difícil atribución, aunque gracias al descubrimiento de dos rastros bien definidos se ha podido establecer la existencia de dos icnogéneros diferentes, *Chelonipus* (Rühle v. Liliens-tern, 1939; Haubold, 1971) perteneciente al Triásico alemán y *Emydhypus* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003, 2022; Avanzini *et al.*, 2005; Moratalla and Hernán, 2009) perteneciente al Cretácico Inferior (Berriasiense) de España, que también ha aparecido en yacimientos de la misma edad en Alemania (Karl *et al.*, 2012), China (Xing *et al.*, 2014, 2023), Estados Unidos (Weems and Bachman, 2015) y Marruecos (Klein *et al.*, 2018).

Sin embargo, aunque se conoce la existencia de tortugas primitivas (Proganochelyidae) adaptadas a vivir en el medio terrestre desde el Triásico medio como *Proganochelys questedti* o *Proterochersis talampayensis* (Anquetin, 2011, 2012; Joyce and Gautier, 2004; Scheyer and Sauder, 2007; Lichtig and Lucas, 2017) y se han encon-



Figura 9. Imagen virtual tridimensional texturizada y modelos virtuales de la sección I del yacimiento de “Valdelalosa III”.
Figure 9. Textured three-dimensional virtual image and virtual models of section I of the “Valdelalosa III” site.

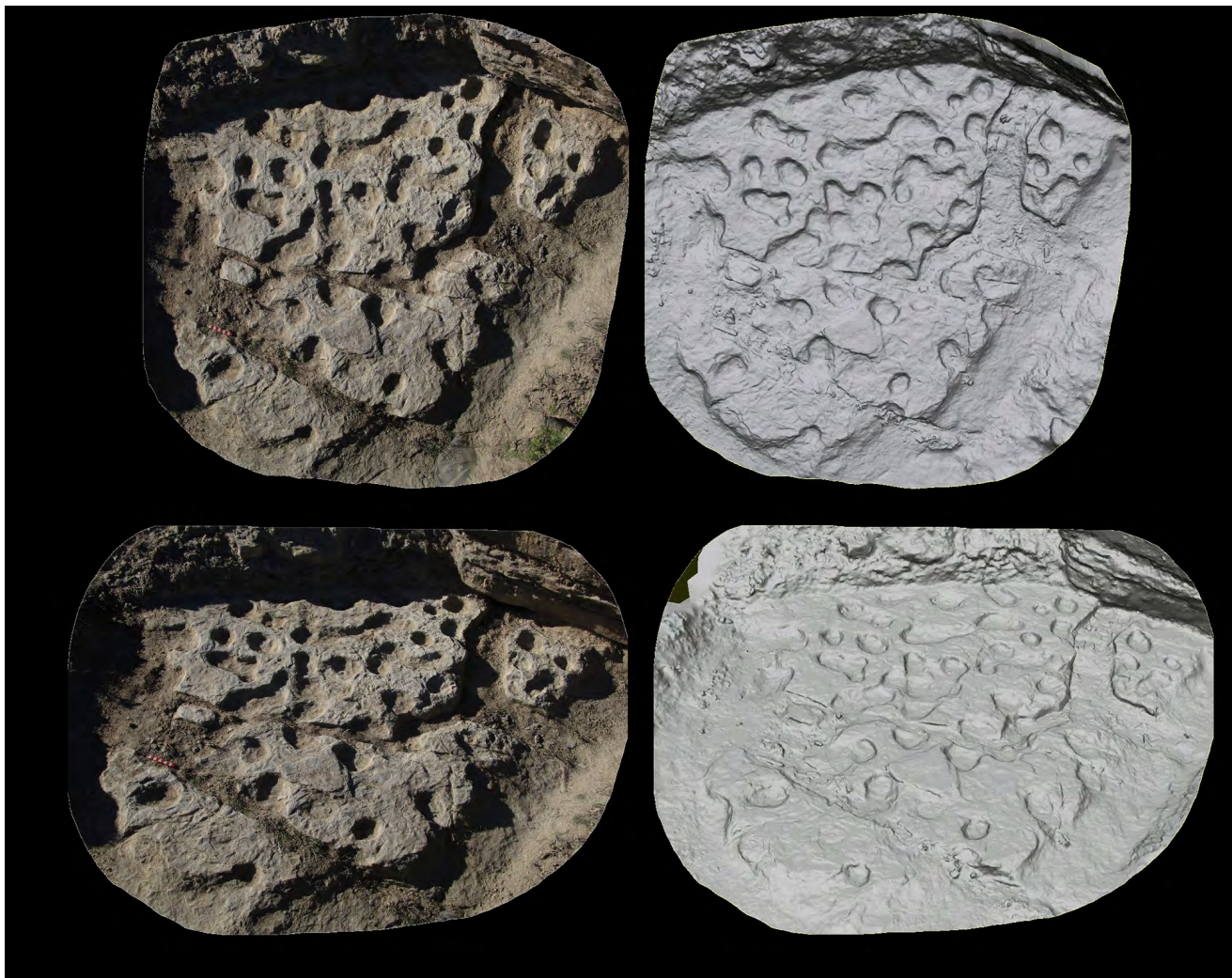


Figura 10. Imagen virtual tridimensional texturizada y modelos virtuales de la sección III del yacimiento de “Valdelalosa III”.
Figure 10. Textured three-dimensional virtual image and virtual models of section III of the “Valdelalosa III” site.

trado restos directos de tortugas terrestres en diversos yacimientos del Mesozoico de Laurasia y Argentina, pertenecientes sobre todo al Cretácico Superior como por ejemplo *Niolamia argentina* (Sterli and de la Fuente, 2011), nunca se habían encontrado icnitas atribuibles a este tipo de tortugas, si se exceptúa la existencia de unas huellas aparecidas en el yacimiento de Hidden Valley (Formación Judith River, Montana, USA) de edad Cretácico Superior, que Fiorillo (2005) comparó con las huellas del paso de unas tortugas gigantes de las islas Galápagos *Chelonidis porteri*, concluyendo que dichas icnitas debieron producirse al paso de unas tortugas terrestres de gran tamaño, de las que solo da una breve descripción: depresiones elípticas o circulares cuyo diámetro mayor mide entre 8,0 y 10,0 cm, en las que no se aprecia la existencia de dedos, uñas o arañazos.

En el yacimiento de “Valdelalosa III” las icnitas aparecen también en forma de oquedades redondeadas (longitud media 11,4 cm; anchura media 9,44 cm) u ovaladas (longitud media 7,09 cm; anchura media 8,26 cm). Gracias a la existencia de un rastro formado por 11 icnitas se ha podido determinar que las huellas ovaladas corresponden a las manos y las redondeadas a los pies de sus autores, además en algunas de las icnitas de las manos como en las de los pies pertenecientes a dicho rastro y en varias de las icnitas aisladas, se aprecia la impronta de cuatro uñas cortas y redondeadas.

El tamaño y la morfología de estas icnitas se ha comparado con la morfología y el tamaño de los pies y las manos de varios ejemplares de tortugas terrestres gigantes de Aldabra *Aldabrachelys gigantea*, pertenecientes a la Fundación Oceanográfica de la Comunidad de Valencia.



Figura 11. Detalle de la sección III del yacimiento de “Valdelalosa III” en el que se aprecian un surco de arrastre entre las icnitas 71 y 72.

Figure 11. Detail of section III of the “Valdelalosa III” site, in which a drag furrow can be seen between footprints 71 and 72.

Para la comparación morfométrica se ha recurrido a la creación de un diagrama que correlaciona la longitud y la anchura de las icnitas del pie y de la mano de las tortugas de “Valdelalosa III” con la longitud y la anchura de los pies y las manos de las tortugas de Aldabra, con el resultado de que las medidas de las icnitas de los pies quedan incluidas en el área de dispersión de las medidas de los pies de las tortugas actuales, mientras que las medidas de las icnitas de las manos solo se acercan a las medidas de las manos de las tortugas más pequeñas (hembras) de la especie *Aldabrachelys gigantea*.

Hay que tener en cuenta que el tamaño de las icnitas puede variar con respecto al tamaño real del pie o de la mano dependiendo del estado del sustrato, del modo de caminar y de la erosión, pero la coincidencia entre el tamaño de las icnitas del pie y el tamaño del pie de la tortuga de Aldabra, lleva a suponer que los autópodos anteriores de las tortugas de “Valdelalosa” pudieran ser más pequeños que los de aquellas.

Por otro lado, el análisis del rastro permite establecer que la distancia glenoacetabular es de 34,0 cm. En las tortugas de Aldabra esa distancia corresponde a un plastrón de 50,0 cm de longitud y 58,0 cm de anchura y por homología ese debió de ser el tamaño del plastrón de la tortuga que originó el rastro de “Valdelalosa III”.

En resumen, todos los datos demuestran que las icnitas del yacimiento de “Valdelalosa III” fueron originadas por el paso de unas tortugas te-



Figura 12. A) Fotografía del rastro de tortuga dulceacuícola, *Graptemys geographica*. B) Fotografía del rastro de la icnoespecie *Emydhipus cameroi* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003).

Figure 12. A) Photograph of the track of the freshwater turtle, *Graptemys geographica*. B) Photograph of the track of the ichnospecies *Emydhipus cameroi* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2003).

restres de gran tamaño y de ahí la importancia del hallazgo, ya que son las primeras icnitas de tortugas terrestres aparecidas en el Cretácico inicial (Berriasiense) de España y por ende de Europa, para las que se propone la creación del icnotaxon *Testudopodus iberiae* nov. icnogen. nov. icnosp.

Atribuir estas huellas fósiles a una especie, a un género o a un suborden determinado de tortugas es imposible, para ello tendrían que haber aparecido junto a esas huellas los restos directos de sus autoras y, aún así, siempre existiría una duda razonable.

Por el momento, las únicas tortugas de hábitos terrestres y de gran tamaño reconocidas en el Cretácico Inferior de Iberia pertenecen a la familia ya extinta Helochelidridae (Pérez-García, 2012; Pérez-García and Murelaga, 2012; Pérez-García *et al.*, 2012, 2013, 2020; Scheyer and Saunder, 2007), por lo que pudiera ser que las icnitas de *Testudopodus iberiae*, correspondan al paso de unas tortugas pertenecientes a esta familia.

El número elevado de icnitas que aparecen en el yacimiento (106), podría indicar un caso de gregarismo ya que se cumplen dos de las reglas propuestas por Leonardi (1997): a) misma situación de profundidad, rebordes y aspecto general de las huellas, b) análoga velocidad calculada a partir de los parámetros del rastro, pero dada la propia naturaleza de las tortugas terrestres, que se comportan como individuos solitarios e independientes, salvo en época de reproducción o

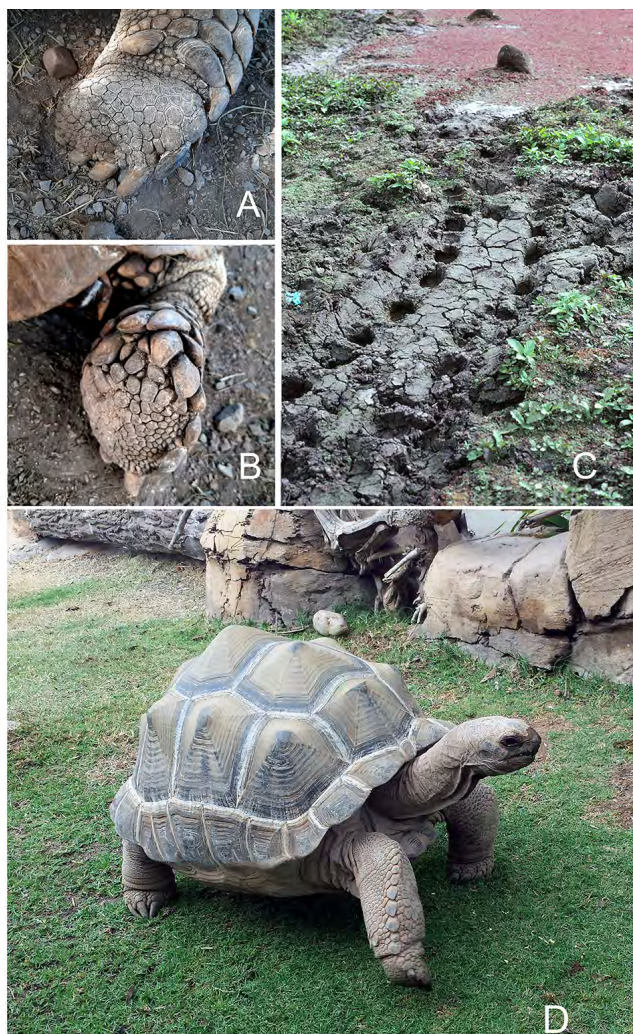


Figura 13. A) Fotografía de la mano y B) Fotografía del pie de tortuga terrestre gigante, *Centrochelys sulcata*. Parque de la Naturaleza de Cabárceno (Cantabria). C) Rastro de tortuga terrestre gigante de las islas Galápagos *Chelonidis* sp., (fotografía de Lynda Cayot, 1981, cedida por E. A. Hunter). D) Tortuga terrestre *Aldabrachelys gigantea*. Oceanográfico de Valencia.

Figure 13. A) Photograph of the manus and B) Photograph of the pes of the giant turtle, *Centrochelys sulcata*. Parque de la Naturaleza de Cabárceno (Cantabria). C) Trace of the Galapagos giant turtle *Chelonidis* sp., (photograph by Lynda Cayot, 1981, on loan from E. A. Hunter). D) Giant turtle *Aldabrachelys gigantea*. Oceanographic of Valencia.

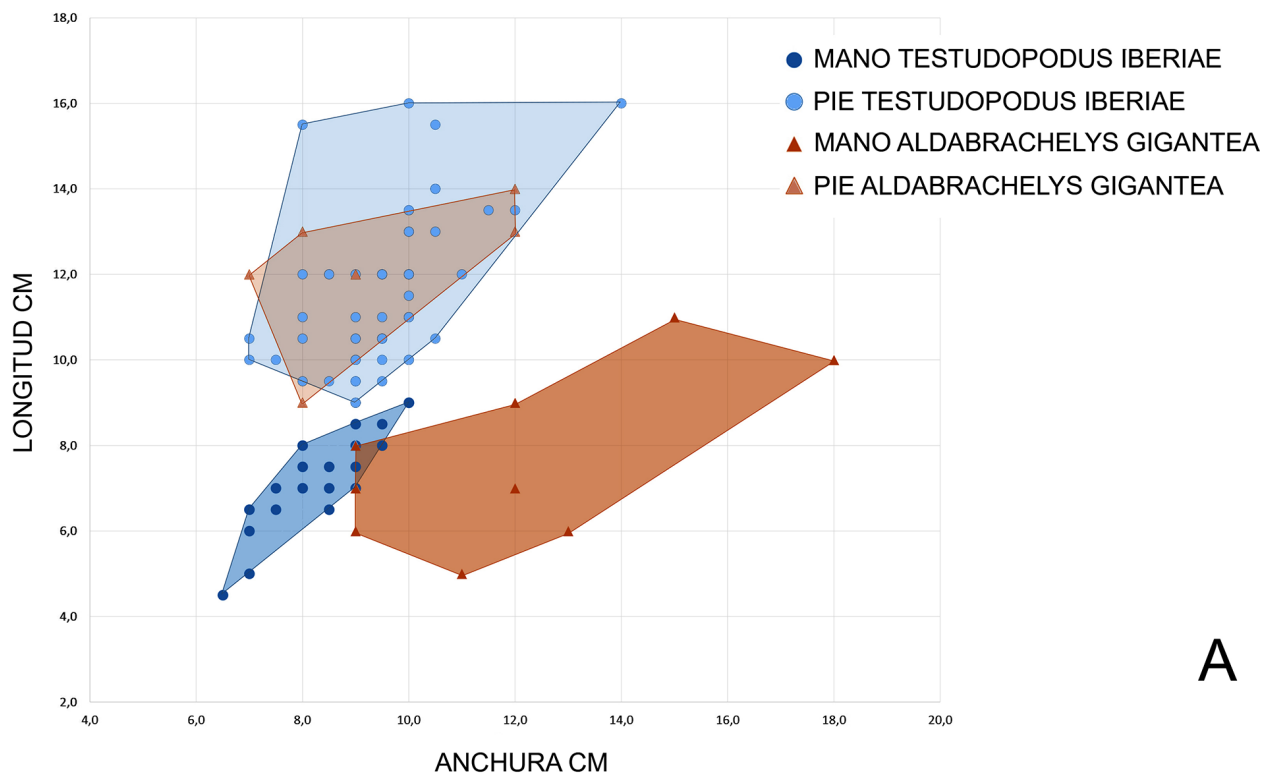
cuando se congregan alrededor de un espacio donde comer o beber, puede que este número de icnitas se deba a una agrupación de varios animales en torno a una zona húmeda para hidratarse o descansar, en un caso parecido al que anota Pritchard (1979) para diversas especies de tortugas terrestres o Hunter *et al.* (2021) con respecto a las agrupaciones de tortugas terrestres gigantes de las islas Galápagos.

Agradecimientos

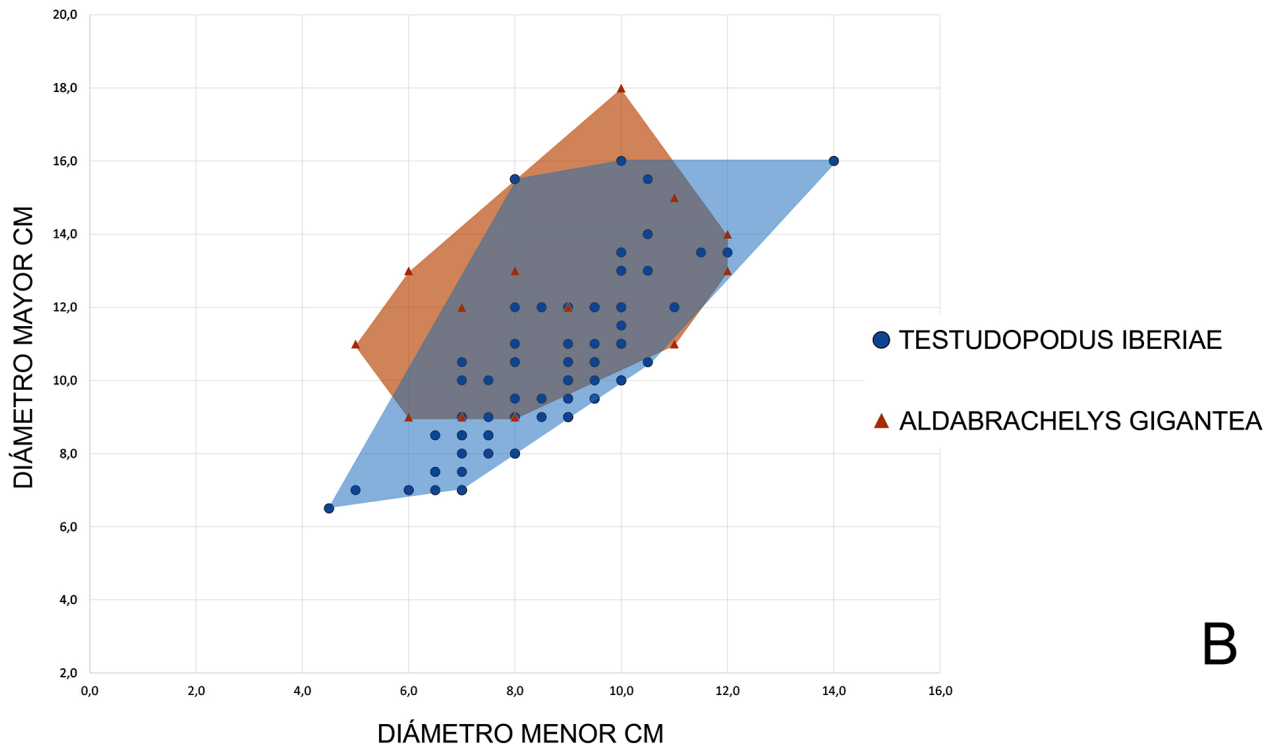
A la Comisión Territorial de Patrimonio Cultural de Soria, Junta de Castilla y León, a la Dirección del Museo Numantino de Soria, a la Fundación Oceanográfica de la Comunidad de Valencia, a los revisores del manuscrito original, a Santiago y Laura García Garcés por sus aportaciones, a Nuane y Eiden Meijide y a Mercedes Negrodo y Javier García Tarazona por su compañía.

Referencias

- Aguirrezabala, L. M., and Viera, L. I. (1980). Icnitas de Dinosaurios en Bretún (Soria). *Munibe*, 32, 256-279.
- Aguirrezabala, L. M., and Viera, L. I. (1981). Icnitas de Dinosaurios en Santa Cruz de Yanguas (Soria). *Munibe*, 35, 1-13.
- Anquetin, J. (2011). Evolution and palaeoecology of early turtles: a review based on recent discoveries in the Middle Jurassic. *Bulletin Société Géologique de France*, 182, 231-240.
- Anquetin, J. (2012). Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 3-45. doi: 10.1080/14772019.2011.558928.
- Avanzini, M., García-Ramos, J. C., Lires, J., Menegon, M., Piñuela, L., and Fernández, L. A. (2005). Turtle tracks from the Late Jurassic of Asturias, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (4), 743-755.
- Bernier, P., Barale, G., Bourseau, J. P., Buffetaut, E., Demathieu, G., Gaillard, G., and Gall, J. C. (1982). Trace nouvelle de locomotion de Chelonien et figures d'immersion asocies dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimmeridgien superieur, Ain, France). *Geobios*, 15, 447-467.
- Beuther, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillas-Schichten im Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten), Spanien. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, 44, 103-121.
- Cabrera, K. A. (2018). Turtle Tracks and Signs. <https://www.bear-tracker.com/turtle.html>.
- Castanera, D., Pascual, C., Razzolini, N. L., Vila, B., Barco, J. L., and Canudo, J. I. (2013). Discriminating between Medium-Sized Tridactyl Trackmakers: Tracking ornithopod tracks in the Base of the Cretaceous (Berriasian, Spain). *PLoS One*, 8(11). doi.org/10.1371/Journal.pone.0081830.
- Clemente, P. (2010). Review on the Upper Jurassic-Lower Cretaceous stratigraphy in Western Cameros Basin, Northern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 23(3-4), 101-143.
- Conti, M. A., Leonardi, G., Mariotti, N., and Nicosia, U. (1977). Tetrapod footprints of the Val Gardena Sandstone (north Italy); their paleontological,



A



B

Figura 14. A) Diagrama de correlación diámetro mayor/diámetro menor de las icnitas de *Testudopodus iberiae* nov. icnog. nov. icnosp., y de los pies y manos de *Aldabrachelys gigantea*. B) Diagrama de correlación longitud/anchura de las icnitas de las manos y los pies de *Testudopodus iberiae* nov. icnog. nov. icnosp., y de *Aldabrachelys gigantea*.

Figure 14. A) Correlation diagram of major diameter/minor diameter of ichnites of *Testudopodus iberiae* nov. icnog. nov. icnosp., and of the pes and manus of *Aldabrachelys gigantea*. B) Length/width correlation diagram of ichnites from the manus and pes of *Testudopodus iberiae* nov. icnog. nov. icnosp., and *Aldabrachelys gigantea*.

- stratigraphic and palaeoenvironmental meaning. *Palaeontographia Italica*, 70, 1-91.
- Demathieu, G. R. (1970). Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Cahiers de Paleontologie*, C.N.R.S, 211pp.
- Evans, J. (2016). Reptile & Amphibian (Herp) Tracks and Sign. <https://naturetracking.com/herp-tracks/>.
- Fiorillo, A. R. (2005). Turtle tracks in the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of South-Central Montana. *Palaeontologia Electronica*, 8(1), 1-11.
- Foster, J. R., Lockley, M. G., and Brockett, J. (1999). Possible turtle tracks from the Morrison Formation of southern Utah. In: Gillette D. D. eds. *Vertebrate Paleontology in Utah*. Geological Survey, Miscellaneous Publication, 99(1), 185-191.
- Fuentes-Vidarte, C. (1996). Primeras huellas de aves en el Weald de Soria (España). Nuevo icnogénero *Archaeornithipus* y nueva icnoespecie *A. meijidei*. *Estudios Geológicos*, 52, 63-73.
- Fuentes-Vidarte, C. (2001). A new species of *Pteraichnus* from the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. *Strata "Two hundred years of pterosaur" série I (communications)*, 11, 44-46.
- Fuentes-Vidarte, C., and Meijide-Calvo, M. (1998). Icnitas de dinosaurios terópodos en el Weald de Soria (España). Nuevo icnogénero *Kalohipus*. *Estudios Geológicos*, 54, 147-152.
- Fuentes-Vidarte, C., and Meijide-Calvo, M. (1999). Primeras huellas de cocodrilo en el Weald de Cameros (Soria, España). Nueva familia *Crocodylopodidae*, nuevo icnogénero: *Crocodylopodus*, nueva icnoespecie *C. meijidei*. I Jornadas Internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno. *Salas de los Infantes*, 329-338.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (1996-2004). Inventario de los afloramientos de impresiones fósiles (icnitas) de dinosaurios y otros vertebrados de las Tierras Altas de Soria. (inédito) Dirección General de Patrimonio de la Junta de Castilla y León, 250 pp.
- Fuentes-Vidarte, C. Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (2003). Rastro de un tetrápodo de pequeño tamaño en el Weald de Cameros (Sierra de Oncala, Soria, España): nov. icnogen. nov. icnosp. *Emydhipus cameroi*. In Pérez-Lorente (coord.) *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios riojanos, Logroño, 119-128.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (2004). Huellas de pterosaurios en la sierra de Oncala (Soria, España). Nuevas icnoespecies: *Pteraichnus vetustior*, *Pteraichnus parvus*, *Pteraichnus manueli*. *Celtiberia*, 98, 471-490.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and 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., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (2006a). Vertebrados de la base del Cretácico Inferior de Soria (España): análisis icnológico. *Resúmenes 9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Córdoba, p. 282.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (2006b). Análisis del comportamiento de dinosaurios y otros vertebrados del cretácico Inferior de Soria (España) a través del estudio icnológico. *Resúmenes 9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Córdoba, p. 283.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Fuentes, M. (2008). Huellas de una gran tortuga terrestre en el Cretácico Inferior (Berriasiense) de la Sierra de Oncala (Soria, España). Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias, p. 30.
- Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Fuentes, M., Meijide-Fuentes, F., and Meijide-Calvo, M. (2022). Los Dinosaurios de Soria y otra fauna prehistórica. Un viaje a través del tiempo. Excelentísima Diputación de Soria. 536 pp.
- Gómez-Fernández, J. C. (1992). Análisis de la cuenca sedimentaria de Los Cameros durante sus etapas iniciales de relleno en relación con su evolución paleogeográfica. Tesis universidad Complutense de Madrid, 343 pp.
- Haubold, H. (1971). *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum*. In Kuhn (ed). *Encyclopedia of Palaeoherpetology*. Part. 18, Jena. 128 pp.
- Hernández-Medrano, N., Pascual-Arribas, C., Latorre-Macarrón, P., and Sáenz-Pérez, E. (2008). Contribución de los yacimientos de icnitas sorianos al registro general de Cameros. *Zubía*, 23-24, 79-120.
- Heyler, D., and Lessertisseur, J. (1963). Piste de tétrapodes permians dans la région de Lodève (Hérault). *Memoires Museum National Histoire Naturelle*, 11, 122-220.
- Horning, J. J., and Reich, M. (2013). Derived apendicular morphology in Early Cretaceous aquatic turtle evidenced by the track record. *Lethaia*, 46, 470-479. doi.org/10.1111/let.12024.
- Hunter, E. A., Blake, S., Cayot, L. J., and Gibbs, P. J. (2021). Role in ecosystems. In: Gibbs, P. J., Cayot, L. J., and Tapia-Aguilera, W. (eds). *Biodiversity of World: Conservation from Genes to Landscapes, Galapagos Giant Tortoises*. Academic Press, 299-315. ISBN 9780128175545. doi.org/10.1016/B978-0-12-817554-5.00006-X.
- Joyce, W. C., and Gauthier, J. A. (2004). Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle

- origins. *Pro. Royal Society of London*, ser. B 271, 1-5.
- Karl, H. V., Valdiserri, D., and Tichy, G. (2012). New material of the chelonian ichnotaxon *Emydhipus cameroi* Fuentes Vidarte et al., 2003 from the Berriasian (Lower most Cretaceous) of Northern Germany. *Studia Palaeocheloniologica*, 4, 61-72.
- Klein, H., Lagnaoni, A., Gierlinski, G. D., Saber, H., Lallenseck, J. N., Oukassou, M., and Chérière, A. (2018). Cocodylomorph, turtle and mammal tracks in dinosaur-dominated Middle-Upper Jurassic end mid-cretaceous ichnoassemblages of Morocco. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 498, 39-52.
- Leonardi, G. (1974). Sobre uma série de rastros de Tetrápodes do Permiano das Dolomitas (Italia). *Anais XXVIII Congresso Geológico de Brasil*, 205-220.
- Leonardi, G. (1984). Dimensions and weight of some modern Brazilian reptiles for the use of paleoichnology. *Dusenja*, 14(2), 45-49.
- Leonardi, G. (1997). Problemática actual de las icnitas de dinosaurios. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 10(3-4), 341-353.
- Lichtig, A. J., and Lucas, S. G. (2017). A simple method for inferring habitats of extinct turtles. *Palaeoworld*, 26, 581-588.
- Lichtig, A. J., Lucas, S. G., Klein, H., and Lovelace, D. M. (2017). Triassic turtle tracks and the origin of turtles. *Historical Biology*. doi.org/10.1080/08912963.2017.1339037.
- Lieberberg, L. (1990). A field guide to the Animal Tracks of Southern Africa. David Philip Publisher, Cape town and Johannesburg, 300 pp.
- Lockley, M. G., and Foster, J. (2006). Dinosaur and turtle tracks from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado National Monument, with observations on the taxonomy of vertebrate swim tracks. In: Foster, J. R., and Lucas, S. G. (eds.) *Geology and Paleontology of the Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History, 36, 193-198.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A., and Moratalla, J. J. (1998). *Therangospodus*: trackway evidence for widespread distribution of a Late Jurassic Theropod with well-padded feet. *Gaia*, 15, 135-145.
- Lockley, M. G., Xing, L. D., Li, J. J., Li, R. H., and Matsukawa, M. (2012). First records of turtle tracks from the Cretaceous of China. 11th Mesozoic Terrestrial Ecosystems Meeting, Kwangju, Korea, p. 311.
- Lovelace, D. M., and Lovelace, S. D. (2012). Paleoenvironments and Paleogeology of a Lower Triassic invertebrate and vertebrate ichnoassemblage from the Red Peak formation (Chugwater group), central Wyoming. *Palaios*, 27, 636-658.
- Martí-Closas, C., and Alonso-Millán, A. (1998). Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11 (3-4), 253-269.
- Mazin, J. M., Hantzpergue, P., Bassoullet, J. P., Lafaurie, G., and Vigneaud, P. (1997). Le gisement de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot, France) découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique. *Comptes Rendus Academie Sciences Paris*, 325, 733-739.
- Meijide-Calvo, M. (2001). Pterosaur trace in Oncala Berriasian (Soria, Spain). New ichnospecies: *Pteraichnus manueli*. *Strata* "Two hundred years of pterosaur, ser I (communications)", 11, 72-74.
- Meijide-Calvo, M., and Fuentes-Vidarte, C. (1999). Huellas de pterosaurios en el Weald de Soria (España). *Actas I Jornadas Internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 397-406.
- Meijide-Fuentes, F. (2001). Pterosaur tracks in Oncala Mountain range (Soria, Spain). A new ichnospecies *Pteraichnus vetustior*. *Strata* "Two hundred years of pterosaur", ser I (communications), 11, 70-71.
- Meijide-Fuentes, F., Fuentes-Vidarte, C., and Meijide-Calvo, M. (1999). Primeras huellas de saurópodo en el Weald de Soria, (España). *Parabrontopodus distercii*, nov. icnosp. *Actas I Jornadas Internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 407-415.
- Meijide-Fuentes, F., Fuentes-Vidarte, C., Meijide-Calvo, M., and Meijide-Fuentes, M. (2004). Rastro de un dinosaurio saurópodo en el Weald de Soria (España). *Brontopodus oncalensis*, nov. icnosp. *Celtiberia*, 98, 491-515.
- Mezga, A., and Bajraktarevic, Z. (2004). Cretaceous dinosaur and turtle tracks on the island of Veli Brijun (Istria, Croatia). *Geológica Carphatica*, 55, 355-370.
- Moratalla, J. J. (1993). Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleontología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico Inferior) y paleogeología del Cretácico Superior. Tesis Universidad Autónoma de Madrid, 729 pp.
- Moratalla, J. J., and Hernán, J. (2009). Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos dinosaur tracksite, Cameros Basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous bio-diversity. *Revista Española de Paleontología*, 24(1), 59-77.
- Moratalla, J. J., Sanz, J. L., and Jiménez, S. (1990). Una icnita de quelonio en el Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Actas de las IV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 68, 255-261.
- Pascual-Arribas, C., and Hernández-Medrano, N. (2015). Las huellas de tortuga del Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España). *Estudios Geológicos*, 71(1), 1-24. doi.org/10.3989/egol.41821.341.
- Pascual-Arribas, C., and Sanz-Pérez, E. (2000a). Icnitas de dinosaurios en Valdelavilla (Soria, España). *Estudios Geológicos*, 56, 41-61.

- Pascual-Arribas, C., and Sanz-Pérez, E. (2000b). Huellas de pterosaurios en el Grupo Oncala (Soria, España). *Pteraichnus palaciei-saenzi*, nov. icnosp. *Estudios Geológicos*, 56, 73-100.
- Pascual-Arribas, C., Hernández, N., Latorres, P., and Sanz, E. (2005). Nuevo rastro de icnitas de cocodrilo en la Aloformación Huérteles de la cuenca de Cameros. Yacimiento del barranco de Valdelavilla (Valdelavilla, Soria, España). *Studia Geologica Salmanticensia*, 41, 77-91.
- Pascual-Arribas, C., Canudo, J. I., Hernández, N., Barco, J. L., and Castanera, D. (2012). First record of Stegosaur dinosaur tracks in the Lower Cretaceous (Berriasian) of Europa (Oncala Group, Soria, Spain). *Geodiversitas*, 34(2), 297-312.
- Pérez de Ana, J. M. (2019). Tortuga gigante de Galápagos (*Chelonoidis* sp.) caminando en el Centro de Crianza Arnaldo Tupiza Chamaidan, Puerto Villamil, isla Isabela, Galápagos (Ecuador). <https://www.youtube.com/watch?v=4oPU-ZRgwjA>.
- Pérez-García, A. (2012). Las tortugas mesozoicas de la península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 415 pp.
- Pérez-García, A., and Murelaga, X. (2012). *Galvechelone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new crytodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology*, 55, 937-944. <http://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01154.x>.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M. S., and Ortega, F. (2012). A new freshwater basal eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(2), 285-298. doi.org/10.4202/app.2011.0031.
- Pérez-García, A., Scheyer, T. M., and Murelaga, X. (2013). The turtles from the uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain: anatomical, systematis, biostratigraphic and palaeobiological implications. *Cretaceous Research*, 44, 64-82. doi.org/10.1016/j.cretres.2013.03.011.
- Pérez-García, A., Epilez, E., Mampel, L., and Alcalá, L. (2020). A new basal turtle represented by the two most complete skeletons of Helochelydridae in Europe. *Cretaceous Research*, 107, 1-21. doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104291.
- Pérez-Lorente, F. (2002). La distribución de yacimientos y de tipos de huellas de dinosaurios en la cuenca de Cameros (La Rioja, Burgos, Soria, España). *Zubía (monográfico)*, 14, 191-210.
- Pritchard, P. C. H. (1979). *Encyclopedia of Turtles*. Neptune, NJ: TFH Publications, 895 pp.
- Quijada, I. E. (2015). Evolución sedimentaria y paleogeografía de los sistemas costeros siliciclástico y carbonático-evaporíticos del Grupo Oncala (Berriasense, Cuenca de Cameros Oriental). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 54 pp.
- Quijada, I. E., Suarez-González, P., Benito, M. I., and Mas, 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*, 32(2), 313-334. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2013.v39.n2.42503.
- Quijada, I. E., Suarez-González, P., Benito, M. I., and Mas, R. (2016). Tidal versus continental Sandy-muddy flat deposits: Evidence from the Oncala Group (Early Cretaceous, N. Spain). *Contribution to Modern and Ancient Tidal sedimentology*, Proceedings of the Tidalites 2012 Conference, 133-159.
- Reolid, M., Márquez-Aliaga, A., Belinchón, M., García-Fornier, A., Villena, J., and Martínez-Pérez, C. (2018). Ichnological evidence of semi-aquatic locomotion in early turtles from eastern Iberia during the Carnian Humid Episode (Late Triassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 490, 450-461. doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.025.
- Romano, M., and White, M. A. (2003). Jurassic dinosaur tracks and trackways of the Cleveland Basin Yorkshire: preservation, diversity and distribution. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 54, 185-215. doi.org/10.1144/pygs.54.3.185.
- Romano, M., White, M., and Jackson, S. J. (2007). Trackway Ratio: A New Look at Trackway gauge in the Analysis of Quadrupedal Dinosaur Trackways and its Implications from ichnotaxonomy. *Ichnos*, 14(3-4), 257-270. doi.org/10.1080/10420940601050014.
- Rühle von Lilienstern, H. (1939). Fährten und Spuren im Chirotherium-Sandstein von Südthüringen. *Fortschritte der Geologie und Paläontologie*, 12, 293-387.
- Sanz, J. L., Moratalla, J. J., Rubio, J. L., Fuentes, C., Meijide, M., and Jimenez, S. (1997a). Informe sobre los yacimientos de icnitas de dinosaurios de Castilla y León. (Provincias de Soria y Burgos). (inédito) Junta de Castilla y León, 100 pp.
- Sanz, J. L., Moratalla, J. J., Rubio, J. L., Fuentes, C., and Meijide, M. (1997b). Huellas de dinosaurios de Castilla y León: Burgos y Soria. *Guía Paleontológica*. Junta de Castilla y León, Diputación Provincial de Burgos, Diputación Provincial de Soria, 88 pp.
- Sarjeant, W. A. S., and Langston, W. (1994). Vertebrate footprints and invertebrate traces from the Chadronian (Late Eocene) of Trans-Pecos Texas. *Texas Memorial Museum Bulletin* 36, 1-86.
- Schundack, U., and Schundack, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian Chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35, 141-168.
- Scheyer, T. M., and Sauder, P. M. (2007). Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1885-1893.

- Sterli, J., and de la Fuente, M. (2011). Re-Description and Evolutionary Remarks on the Patagonian Horned Turtle *Niolamia argentina* Ameghino, 1899 (Testudinata, Meiolaniidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(6), 1210-1229. doi.org/10.1080/02724634.2011.615685.
- Tischer, G. (1966). Über die Wealden-Ablagerung und die tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Geologischen Jahrbuch. Beihefte*, 44, 123-164.
- Thomson, T. J., and Lovelace, D. M. (2014). Swim track morphotypes and new track localities from the Moenkopi and red Peak formations (Lower-Middle Triassic) with preliminary interpretations of aquatic behaviors. *New Mexico Museum Natural History Science Bulletin*, 62, 103-128.
- Walker, W. F. (1971). A structural and functional analysis of walking in the turtle *Chrysemys picta marginata*. *Journal of Morphology*, 134, 195-213.
- Weems, R. E., and Bachman, J. M. (2015). The Lower Cretaceous Patuxent Formation Ichnofauna of Virginia, 22, 208-219. doi.org/10.1080/10420940.2015.1063493.
- Wright, J. L., and Lockley, M. G. (2001). Dinosaur and turtle tracks from the Laramie/Arapahoe formations (Upper Cretaceous), near Denver, Colorado, U.S.A. *Cretaceous Research*, 22, 365-376.
- Xing, L. D., Avanzini, M., Lockley, M. G., Miyashita, T., Klein, H., Zhang, J. P., He, Q., Qi, L. Q., Divay, J. D., and Jia, C. K. (2014). Early Cretaceous turtle tracks and skeletons from the Junggar Basin, Xinjiang, China. *Palaios*, 29, 137-144. doi.org/10.2110/palo.2014.012.
- Xing, L., Li, D., Klein, H., Lockley, M. G., Liang, Q., Yang, J., and You, W. (2019). Lower Cretaceous turtle tracks from Hekou Group of northwest China. *Cretaceous Research*, 99, 269-274.
- Xing, L., Lockley, M. G., Klein, H., Romilio, A., and Persons, W. S. (2023). A possible turtle swim track from the Late Triassic of the Sichuan Basin, China. *Historical Biology*, 1-5.

