Estudios Geológicos enero-junio 2015, 71(1), e030 ISSN-L: 0367-0449

doi: http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41821.341

Erratum

C. Pascual-Arribas & N. Hernández-Medrano (2015). Las huellas de tortuga del Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España). Estudios Geológicos 71(1): e030. http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41821.341.

La publicación original contenía el siguiente error: The original publication included the following error:

Página 4 / Page 4

El pie de la figura 1 no citaba la fuente (Quijada et al., 2013) The caption to Figure 1 did not cited the source (Quijada et al., 2013)

El HTML y el XML correspondientes a este artículo han sido corregidos con fecha 25/05/2016.

The HTML and XML files of this article were corrected on 25/05/2016.



Estudios Geológicos enero-junio 2015, 71(1), e030 ISSN-L: 0367-0449 doi: http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41821.341

Las huellas de tortuga del Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España)

The turtle tracks from the Oncala Group (Berriasian, Cameros Basin, Spain)

C. Pascual-Arribas¹, N. Hernández-Medrano²

¹Real, 65. E-42002. Soria (Soria, España). Email: capascual-1@telefonica.net
²Jorge Vigón, 37. E-26003. Logroño (La Rioja, España). Email: mnhernandez@terra.com

RESUMEN

Aunque las huellas de dinosaurios son muy frecuentes en el Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España), no sucede lo mismo con las de otros reptiles, sobre todo en el caso de cocodrilos y tortugas. Hasta ahora, en este Grupo, solo se conoce un icnogénero de tortuga de medios dulceacuícolas (*Emydhipus*) y se ha planteado la posibilidad de la existencia de otro ocasionado por tortugas terrestres. El hallazgo de nuevas huellas y la revisión general de las ya conocidas ha permitido saber que la variedad de este tipo de icnitas es mucho más amplia de lo que se creía, lo cual concuerda con la existencia de una extensa representación de géneros de tortugas, reconocidos últimamente en el Cretácico inferior de la Cuenca de Cameros y en el resto de la Península la bárica.

Palabras clave: Huellas de tortugas; Cuenca de Cameros; Grupo Oncala; Berriasiense; Emydhipus; España.

ABSTRACT

Although the dinosaur footprints are very frequent in the Oncala Group (Cameros Basin), it does not happen with the tracks of other reptiles, especially in the case of crocodiles and turtles. Up to now, only one ichnogenus freshwater turtle track morphotype (*Emydhipus*) is known in this group, and it is possible the existence of other terrestrial tortoises tracks. The finding of new tracks and the general review of the known material, suggest that the turtle tracks are more variable and widespread than we previously thought, which corresponds with the existence of a large representation of a recently recognized turtle genus from the Lower Cretaceous of Cameros Basin and also from the whole the Iberian Peninsula.

Keywords: Turtle tracks; Cameros Basin; Oncala Group; Berriasian; Emydhipus; Spain.

Recibido el 1 de julio de 2014 / Aceptado el 9 de septiembre de 2014 / Publicado online el 19 de mayo de 2015

Citation / Cómo citar este artículo: C. Pascual-Arribas & N. Hernández-Medrano (2015). Las huellas de tortuga del Grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España). Estudios Geológicos 71(1): e030. http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41821.341.

Copyright: © 2015 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

Introducción

La Cuenca de Cameros es una de las cuencas sedimentarias del mundo con mayor cantidad y variedad de huellas de reptiles mesozoicos (Pérez-Lorente, 2002; Hernández-Medrano *et al.*, 2008). Las más numerosas y variadas corresponden a dinosaurios y a pterosaurios. Sin embargo, no menos interés tienen las de otros tipos de reptiles, como tortugas o cocodrilos que, aunque aparecen de manera testimonial, nos ayudan a conocer cuál era la composición de la comunidad faunística de la zona.

Las icnitas de tortugas se encuentran en pocos yacimientos en todo el mundo, habiéndose citado en: Alemania (Triásico; Haubold, 1971; Berriasiense; Karl et al., 2012; Hornung & Reich, 2013); Francia (Jurásico Superior de Cerín; Bernier et al., 1982, 1984; Gaillard et al., 2003; Jurásico Superior de Crayssac; Mazín et al., 2001); Inglaterra (Jurásico Medio de Cleveland Basin; Romano & Whyte, 2003); Croacia (Albiense superior de la isla de Veli Brijun; Mezga & Bajraktarevic, 2004); Marruecos (Cenomaniense de Kem Kem; Belvedere et al., 2013); EEUU (Formación Morrison en el Jurásico Superior de Utah, Foster et al., 1999, Lockley & Foster, 2006; Cretácico Superior de Colorado, Wright & Lockley, 2001) y China (Lockley et al., 2012; Xing et al., 2014). Lo mismo sucede en la Península Ibérica, aquí se han encontrado: en Asturias (Fm. Lastres, Jurásico Superior; Avanzini et al., 2005, Lockley et al., 2008) y en Cameros.

Los primeros datos sobre yacimientos con icnitas de tortugas en la Cuenca de Cameros se deben a Moratalla et al. (1990) quienes encuentran en Los Cayos (Grupo Enciso; Cretácico Inferior; La Rioja, España) pequeñas marcas originadas por las uñas de estos animales que, aunque no forman rastros estrictos, sí muestran sucesiones de huellas con una disposición que los recuerdan. Estas huellas se vuelven a citar en la tesis doctoral de Moratalla (1993) y en un trabajo posterior (Moratalla & Hernán, 2009) sobre el mismo yacimiento. Un segundo descubrimiento se da a conocer por Fuentes Vidarte et al. (2003), quienes encuentran y describen el rastro de tortuga mejor conservado de Europa, procedente del yacimiento del Barranco de Valduérteles IV (Grupo Oncala, Berriasiense, Soria, España). Estos autores definen para estas huellas el icnogénero y la icnoespecie *Emydhipus cameroi*.

Esta escasez de hallazgos, tanto en la Cuenca de Cameros como en el resto del mundo, vuelve a ser recordada por Fuentes Vidarte *et al.* (2005), en una síntesis de la icnología en el Grupo Oncala, quienes solo mencionan los dos yacimientos anteriores. Hernández-Medrano *et al.* (2008), en una recopilación de los tipos de huellas descubiertas en la provincia de Soria, añaden un nuevo hallazgo (Valles de Valdelalosa, grupo Oncala), aunque no lo describen. Por último, Fuentes Vidarte *et al.* (2008) refieren otras posibles pisadas que atribuyen a grandes tortugas terrestres en el mismo yacimiento. Desde entonces, no se conocen nuevos datos sobre huellas de este tipo en el Grupo Oncala.

El objetivo de este escrito es mostrar la riqueza y variedad de huellas tortuga existentes en el Grupo Oncala, dar a conocer nuevos hallazgos y realizar una síntesis de todas las huellas conocidas. Para ello, se describirán sus principales características y se relacionarán con las de otros yacimientos, a fin de encontrar semejanzas y diferencias entre ellas. Se analizarán los datos obtenidos comparándolos con la diversidad de restos óseos encontrados de estos reptiles en el Cretácico inferior de la Cuenca de Cameros (Pérez-García, 2012; Pérez-García y Murelaga, 2013) y en el del resto de la Península Ibérica (Pérez-García, 2012; Pérez-García *et al.*, 2013, 2014a, b, 2015).

Material

Las huellas de tortuga localizadas en el Grupo Oncala se hallan, generalmente, en pequeños yacimientos sobre superficies muy poco expuestas, lo que, en general, proporciona un número de huellas muy reducido. La erosión, acrecentada por el ambiente climatológico hostil al que se ven sometidas (lluvia, hielo, nieve, frío y calor extremos ...), causa la desaparición de parte de esa escasa muestra icnológica que contienen. Estas circunstancias hacen que aunque parte del material descrito se conserva "in situ" en los yacimientos, otra parte importante, contenido en lajas sueltas, se encuentre depositado en el Museo Numantino de Soria (MNS), para su conservación, custodia y registro.

Los yacimientos del Grupo Oncala en los que se han encontrado huellas de tortuga se indican en la Tabla 1.

Las huellas de tortuga depositadas en el Museo Numantino de Soria (MNS) en lajas han sido registradas con los siguientes números de inventario: MNS-2014/7/1 a 3, 5 a 12, 14 a 16 (Valles de Valdelalosa); MNS-2014/8/1, 2, 3 (Camino de los Arrieros); MNS-2014/9/1, 2, 3 (La Vejera); MNS-2014/10/1 (Revilla I); MNS/2014/11/1, 2 (Serrantes I). Además, desde 2002, se encuentra guardado en dicho museo el holotipo de *Emydhipus cameroi* (MNS-2002/96/38).

De todos estos yacimientos, solo se habían descrito, hasta ahora, las icnitas correspondientes al yacimiento del Barranco de Valhuérteles IV, con las cuales Fuentes Vidarte *et al.* (2003) establecieron el icnogénero y la icnoespecie *Emydhipus cameroi;* y unas supuestas huellas de tortuga terrestre, del yacimiento de Valles de Valdelalosa, dadas a conocer en las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Fuentes Vidarte *et al.*, 2008).

El resto del material es nuevo, conociéndose solo la cita de la existencia de huellas de quelonio, en el yacimiento de Valles de Valdelalosa (Hernández Medrano *et al.*, 2008).

Localización geográfica y geológica

Entre las cuencas sedimentarias mesozoicas de la Península Ibérica, una de las más importantes por su extensión, espesor de sus capas y contenido icnológico, es la cuenca de Cameros (Mas *et al.*, 2005; Pérez-Lorente, 2002; Hernández-Medrano *et al.*, 2008). Se sitúa en el extremo noroccidental de la cordillera Ibérica, extendiéndose por el sureste de la provincia de Burgos, el sur de La Rioja y el norte de Soria.

Estratigráficamente, el relleno de la Cuenca de Cameros se corresponde con los 5 grandes grupos sedimentarios establecidos por Tischer (1966) y Beuther (1966): Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Oliván (Tischer, 1966; Beuther, 1966), aunque actualmente su depósito se considera algo más complejo

Tabla 1.—Yacimientos con huellas de tortuga en el grupo Oncala (Berriasiense, Cuenca de Cameros, España)

Yacimiento	Coordenadas N° de registro de huellas en el MNS 578.557 4.643.339 In situ Ilduérteles IV 554.387 4.654.169 2002/96/38			Localidad	Formación	Grupo	
Cigudosa Este			In situ	Cigudosa	Aguilar R.A.	Oncala	
Barranco de Valduérteles IV			Villaseca Somera	Huérteles	,,		
Camino de los Arrieros	562.785	4.651.401	2014/8/1, 2, 3	San Pedro Manrique	Huérteles	,,	
El Frontal	550.381	4.653.530	In situ	Bretún	Huérteles	,,	
Ermita de la Virgen de Ayuso	549.529	4.652.209	In situ	Vizmanos	Huérteles	,,	
La Golondrina	553.701	4.653.530	In situ	Huérteles	Huérteles	,,	
La Rocelada	554.293	4.649.488	In situ	Los Campos	Huérteles	,,	
La Seruca	562.843	4.649.192	In situ	Matasejún	Huérteles	,,	
Los Tormos	545.137	4.656.806	In situ	Santa Cruz de Yanguas	Huérteles	,,	
Miraflores I	568.050	4.642.217	In situ	Fuentes de Magaña Huérte		,,	
Oncala I	555.462	4.647.125	In situ	Oncala	Huérteles	,,	
Prado II	564.914	4.647.625	In situ	Matasejún	Huérteles	,,	
Revilla I	552.580	4.657.668	2014/10/1	Villar del Río	Huérteles	,,	
Serrantes I	552.265	4.657.454	2014/11/1, 2	Villar del Río	Huérteles	,,	
Serrantes III	552.418	4.657.388	In situ	Villar del Río	Huérteles	,,	
Serrantes V	552.284	4.657.200	In situ	Villar del Río	Huérteles	,,	
Tralenguas	544.279	4.465.387	In situ	Santa Cruz de Yanguas	Huérteles	,,	
Valles de Valdelalosa	565.315	4.646.782	2014/7/1–3, 5–12, 14–16	6 Valdelalvilla Huértele		,,	
La Cuesta	557.026	4.656.309	In situ La Cuesta		Valdeprado	,,	
La Vejera *	570.762	4.643.703	2014/9/1, 2, 3	Valdeprado	Valdeprado	,,	

^{*} Yacimiento con huellas dudosas de tortuga.

(Clemente, 2010). Su expresión completa solo se da en la parte oriental. Dentro de dichos grupos se han definido varias formaciones y/o aloformaciones, así como varias secuencias de depósito (Mas *et al.*, 2011; Clemente, 2010).

Las huellas de tortuga objeto de estudio se ubican en sedimentos del segundo de estos grupos: Oncala, concretamente en la parte oriental (Fig. 1). En esta zona, se depositaron hasta 2.500 m de sedimentos de las formaciones: Huérteles, Aguilar del Río Alhama y Valdeprado (Gómez Fernández & Melendez, 1994; Quijada *et al.*, 2013), en el transcurso de las etapas de relleno de la III secuencia de depósito (Mas *et al.*, 2011; Clemente, 2010).

La mayor parte de las icnitas de quelonios están sobre limolitas arenosas y areniscas limosas grises de la formación Huérteles. El ambiente en el que se depositaron estos sedimentos es propio de llanuras fluvio deltaicas, frecuentemente inundadas con influencias de mareas, atravesadas por canales distribuidores meandriformes y en las que esporádicamente se localizaban charcas carbonatadas (Gómez Fernández & Meléndez, 1994; Quijada et al., 2012, 2013). Esta formación, en la parte más oriental, es sustituida por la Fm. Aguilar del Río Alhama, constituida esencialmente por sedimentos carbonático-evaporíticos, propios de una ensenada costera, protegida y poco profunda (Quijada et al., 2013). En la base de la formación Aguilar del Río Alhama solo hemos encontrado un par de huellas de tortuga. Algo parecido ocurre con las calizas lagunares de la formación Valdeprado que únicamente han aportado, hasta el momento, un yacimiento (hay otro dudoso: La Vejera) con huellas de tortuga. Éstos se localizan en zonas de borde lagunar/costero con escasa profundidad. En calizas propias de ambientes algo más

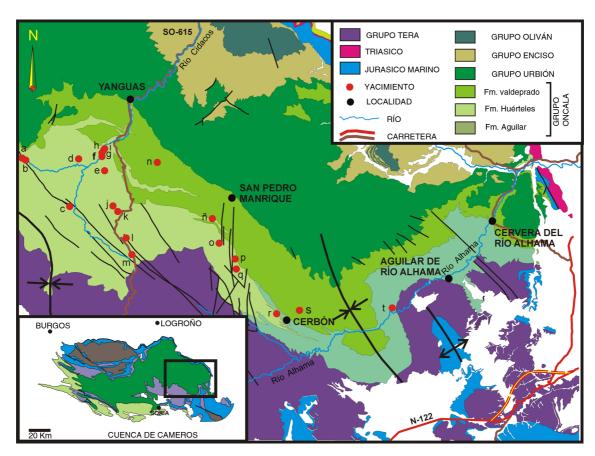


Fig. 1.—Localización de los yacimientos de huellas de tortuga en el Grupo Oncala (Cuenca de Cameros, España). (a) Tralenguas; (b) Los Tormos; (c) Ermita de la Virgen de Ayuso; (d) El Frontal; (e) Barranco de Valduérteles IV; (f) Serrantes V; (g) Serrantes III; (h) Serrantes I; (i) Revilla I; (j) La Golondrina; (k) Arroyo de Sancho Blasco II; (l) La Rocelada; (m) Oncala I; (n) La Cuesta; (ñ) Camino de los Arrieros; (o) La Seruca; (p) Prado II; (q) Valles de Valdelalosa; (r) Miraflores I; (s) La Vejera; (t) Cigudosa Este. Mapa modificado de Quijada et al. (2013).

profundos, se han hallado restos de peces (*Lepidotes sp.* de apreciable tamaño; Pascual *et al.*, 2007).

Los datos disponibles procedentes del análisis de ostrácodos y charofitas, así como de secuenciado estratigráfico, apuntan a que las capas del grupo Oncala pudieron depositarse en el Berriasiense medio-superior (Martín-Closas & Alonso, 1998; Schudack & Schudack, 2009; Mas *et al.*, 2005; Clemente, 2010).

Descripción

Las icnitas de tortuga halladas en las capas del Grupo Oncala se muestran de diversas formas y su tamaño varía desde menos de 1 cm de longitud hasta casi 11 cm. Se presentan como: marcas de arañazos (estrías paralelas); señales de las uñas (uñadas); y como impresiones más o menos completas de las bases de los autópodos, tanto en huellas aisladas como formando rastros.

Rastro del yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso

Este nuevo yacimiento de la Fm. Huérteles (Guiraud & Seguret, 1985; Quijada *et al.*, 2013), situado en la localidad de Vizmanos (Soria), ha proporcionado el segundo rastro de tortuga del Grupo Oncala. Está compuesto por 12 pares de icnitas pie-mano y otras dos no emparejadas a causa de la erosión (Fig. 2A, D; Tabla 2).

Las huellas de los pies tienen forma oval (valores medios: longitud=6,9 cm; anchura=5,4 cm), y no muestran marcas de las uñas. Las de las manos, están situadas delante y a muy poca distancia de las de los pies (separación entre ellas de 2 a 6 cm), y también son ovales (valores medios: L=6,5 cm; A=5,2 cm). Poseen en la parte distal una prolongación en forma de surco que se dirige hacia delante y ligeramente hacia el eje del rastro, estrechándose en la parte anterior. Este surco se origina al rozar los autópodos con el suelo en el momento de avanzar sobre sedimento blando (protracción), como consecuencia de las limitadas posibilidades que tienen estos reptiles de elevarlos del suelo (Zug, 1971). A veces, se observa también un ligero surco hacia atrás en las huellas de los pies, ocasionado durante la retracción de los mismos. Las longitudes de las huellas de las manos junto con la del surco de desplazamiento (L_{ext}) son bastante uniformes (valor medio: 16,5 cm). En este caso, se ha podido constatar, en al menos una huella (posiblemente en tres), las señales dejadas por uñas cortas y relativamente anchas.

Las icnitas se disponen en un rastro de vía ancha en el que los pasos y zancadas son casi del mismo valor, tanto en los de pies como en los de manos (Tabla 2: Valores medios Pp=34.3 cm; Pm=32,2 cm; zp=34,4 cm; zm=32 cm). Sus valores varían poco (salvo al cambiar ligeramente la dirección). El ángulo de paso es siempre mucho menor de 90° (valores medios: APp=58,8°; APm=62,5°) y la anchura máxima del rastro se estima en unos 36 cm, es decir, ligeramente mayor que el paso o la zancada de los pies (Pp=34,3; zp=34,4 cm, respectivamente).

Tanto en un nivel ligeramente superior (unos 6 cm más arriba de la superficie de estudio, Requeta *et al.*, 2007), como en otro inferior (unos 7 cm más abajo) se ha constatado la existencia de dos posibles huellas de pie de tortuga, similares a las anteriores; observándose además, que, a pocos cm por encima y por debajo del nivel del rastro, aparecen marcas de rizaduras de oleaje ("ripple-marks").

Huellas con esta morfología y disposición, solo se han visto en el yacimiento de Cigudosa Este, de la Fm. Aguilar del Río Alhama, consistentes en un par pie-mano muy mal preservado (Fig. 2B) de tamaño ligeramente menor (5,5×5 cm; ¿?×4,8 cm). También, con duda, se puede citar la presencia de huellas de este tipo en el yacimiento de La Vejera, de la Fm. Valdeprado (Fig. 2C). En este caso, se encuentran, en lajas sueltas (MNS-2014/9/1,2,3), señales de 5 huellas de forma oval/circular, sin aparentes marcas de uñas (solo en una de ellas parece apreciarse 3 señales de uñas cortas y relativamente anchas); dos de ellas podrían formar un par pie-mano.

Huellas de tortuga de forma oval en los yacimientos de Serrantes I, Los Tormos, Valles de Valdelalosa, Tralenguas, Miraflores I, El Frontal y La Cuesta

Estas huellas aparecen tanto en yacimientos de la Fm. Huérteles, como en la Fm. Valdeprado, no habiéndose encontrado todavía en la Fm. Aguilar del Río Alhama. Las icnitas de manos (Lm=5-6 cm; Am=5-5,5 cm), tienen marcas paralelas de arañazos

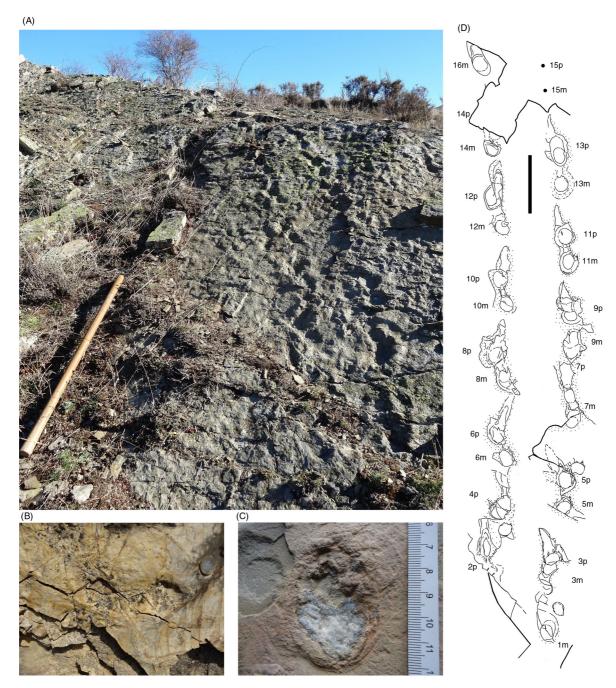


Fig. 2.—(A) Rastro de tortuga del yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso (Vizmanos, Soria); (B) Par de huellas pie-mano de tortuga del yacimiento de Cigudosa (Cigudosa, Soria); (C) Posible huella de tortuga del yacimiento de La Vejera (Valdeprado, Soria). Se aprecian dos posibles marcas de uñas; (D) Esquema del rastro de tortuga del yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso (Vizmanos, Soria). Escalas: barra gráfica=20 cm; monedas=2,57 cm; mango de madera=90 cm.

y uñadas de cuatro dedos (Fig 3B, C, D, E, F), ligeramente curvadas, sobresaliendo ampliamente de la zona plantar. Ésta es de forma oval, más ancha que larga (unos 2,5-3 cm de largo y 5-5,5 cm de ancho). Las uñas se marcan profundamente. Cuando existen

rebabas rodeando la parte anterior de la huella, las uñas las atraviesan totalmente (Fig. 3D). Detrás y quizás ligeramente exteriores a las impresiones de las manos (la falta de rastros estrictos no permite confirmar este hecho) aparecen las de los pies (Fig. 3A).

Tabla 2.—Medidas de las huellas del rastro de tortuga del yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso (Vizmanos, Soria, España)

Huellas	L (cm)	A(cm)	L _{ext} (cm)	A _{ext} (cm)	P (cm)	z (cm)	AP (°)
1p	_	_			_	_	_
1m	7	5	15	6	29?	30	_
2p	11?	3,5?	-	_	30?	_	_
2m	_	-	-	-		-	_
3p	7	4,5	17	7,5	_	_	62
3m	7	6?	_	_	29	28?	65?
4p	6	5,3	16	7?	35	34	53
4m	5,5	5,5	_	_	30	30	58
5p	7	5,5	16	5,5	35	36	63
5m	6,5	6,5	_	_	33	36	74
6р	6,5	5,3	16	7	34	33	62
6m	7	5	_	_	32	32	61
7p	6	5,5	17	6	34	34	63
7m	6,5	5	_	_	32	31	51
8p	7,5	5,5	15?	6	35	33	54
8m	7	5,2	_	_	32	32	58
9p	8	5,5	17	7	35	36	54
9m	7	5,5	-	_	35	34	70
10p	7,5	5,5	16	7	35	34,5	59
10m	6,5	5	_	_	32	31	62
11p	7	5,5	18	7	35,5	35	58
11m	6,5	5	-	_	33	34	63
12p	7	5,5	16,5	7	34	-	60
12m	6	5	_	_	33	34	63
13p	6,5	5,5	17,5	7	_	_	_
13m	6	4,5	_	-	33	-	-
14p	_	_	_	_	_	_	_
14m	6	5,5	_	_	35	_	_
15p	-	_	_	_	_	-	_
15m	_	-	_	-	_	-	_
16p	6?	5	_	-	_	-	_
16m	_	-	_	-	_	-	_
Madias pies	6,91	5,37	16.54	6,73	34,25	34,43	58,8
Medias manos	6,5	5,23	-	-	32,15	32,0	62,5

La longitud del rastro es de 255 cm.

Abreviaturas: L-longitud; A-anchura; Lext-longitud incluido el arrastre del autópodo por el suelo; Aext-anchura incluida la correspondiente al arrastre del autópodo; P-paso; z-zancada; AP-Ángulo de paso.

Tienen forma subtriangular, más largas que anchas (unos 6,5-7 cm de longitud y 5,5-6 cm de anchura), con la parte anterior más ancha, en la que se aprecian las señales de 4 uñas desplegadas en abanico de muy baja abertura y ligeramente curvadas. En otras ocasiones, las impresiones de las uñas son similares a las de las manos. La región plantar es alargada y

muestra un talón redondeado. El ángulo de abertura de los pies varía entre 37°–50°. Su profundidad es semejante a la de las manos.

Estas icnitas se diferencian de las descritas en La Virgen de Ayuso por la forma del pie (triangular) y por la impresión bien definida de las uñas alargadas y no muy anchas.

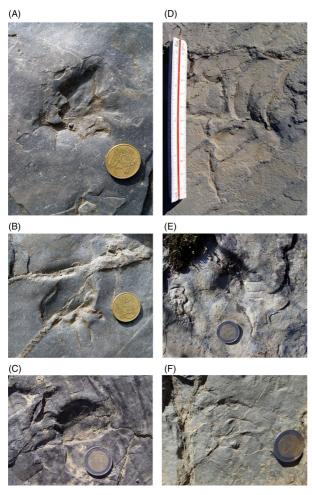


Fig. 3.—Huellas de tortuga con marca plantar oval, en el Grupo Oncala (Cuenca de Cameros, España). (A) Huella de pie del yacimiento de Los Tormos (Santa Cruz de Yanguas, Soria); (B) Huella de mano (yacimiento de Los Tormos); (C) Huella de mano del yacimiento de Tralenguas (Santa Cruz de Yanguas, Soria); (D) Huella de mano del yacimiento de La Cuesta (La Cuesta, Soria); (E) Huella de mano del yacimiento de Serrantes I (Villar del Río, Soria); (F) Huella de mano del yacimiento de El Frontal (Bretún, Soria). Escalas: moneda de 2 €=25,75 mm; moneda de 50 céntimos de euro=24,25 mm.

Huellas grandes de tortuga del yacimiento de Valles de Valdelalosa

En el nivel VIII de este yacimiento, muy rico en huellas de pterosaurios (Pascual & Sanz, 2000), se han hallado las impresiones de un pie y una mano de características diferentes a las hasta ahora señaladas (MNS-2014/7/14). Aparecen como contramoldes y se distinguen de las anteriores, tanto por su morfología, como por su mayor tamaño. La impresión

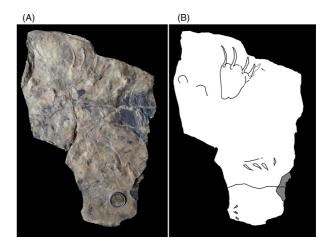


Fig. 4.—Huellas de tortuga en el nivel VIII del yacimiento de Valles de Valdelalosa (Valdelavilla, San Pedro Manrique, Soria; MNS-2014/7/14). Escala: moneda=25,75 mm.

alargada del pie (Fig. 4A, B) es de forma subtriangular, de 8,54 cm de longitud, y tiene un zona digital en la que se aprecian 4 marcas largas y curvadas (3,84 cm) ocasionadas por las uñas. Algo separada de la huella aparece la señal de un dedo que puede corresponder al dedo V, o bien a una doble impresión del dedo IV. La anchura máxima de la pisada es de 5,82 cm. La separación de los dedos se realiza mediante arcos cuya amplitud es mayor entre los dedos centrales que entre los de los extremos. Las marcas de las uñas tienen longitudes similares: 3,5 cm, 3,5 cm, 3,0 cm (algo rota), 3,2 cm; con separaciones entre ellas desiguales: 1,34 cm, 2,02 cm, 1,27 cm. El ángulo de abertura del pie alcanza los 45°.

En sentido opuesto, hay una supuesta huella de mano (Fig. 4A, B). Su anchura es de 3,73 cm y su posible longitud, teniendo en cuenta lo debilmente que está marcada la planta, es de 4,84 cm. La zona de las uñas mide 1,98 cm. El tamaño de las uñas se estima en 1,35 cm, 1,35 cm, 1,52 cm y 1,41 cm, respectivamente; y la separación entre ellas es de 1,78 cm, 1,33 cm, 1,33 cm. Las diferencias existentes pueden deberse a la posición de la mano al tocar el sedimento.

En la misma laja, pero en un nivel situado 0,5 cm por encima del de las huellas descritas, se ven las marcas de 3 uñas similares a las de la posible mano (Fig. 4A, B), aunque en este caso son de menor tamaño. También en esta ocasión las huellas son contramoldes.

Huellas del yacimiento de Revilla I

Entre las huellas constituidas por uñadas (marcas de uñas) destacan por su tamaño y morfología las halladas en el yacimiento de Revilla I (Fig. 5A, B). Sobre una placa aislada (MNS-2014/10/1) pueden verse los contramoldes de 3 grandes uñas de una posible mano (L=10,8 cm; A=13,5 cm). Éstas son alargadas, de forma triangular, curvadas y de terminación aguda. Se disponen inclinadas respecto a la superficie en la que se apoyan. Las longitudes de las uñas se estiman en 10,1 cm, 9,4 cm, 8,6 cm, mientras la anchura máxima de cada una de ellas es de 2,7 cm, 2,6 cm, 2,5 cm, respectivamente. En la parte posterior de estas marcas, y sobrepisando las mismas, aparecen otras 4 señales con forma de punta de flecha, correspondientes a las uñas de un posible pie de tortuga. Su longitud es de 5,3 cm y su anchura de unos 13,5 cm. Las marcas de las uñas tienen forma triangular de base algo menor que su longitud, que es de 4,0 cm; 4,1 cm, 3,9 cm y 2,9 cm, respectivamente. La rotura del contramolde no permite saber si la marca del pie era o no más grande que la de la mano.

En otro yacimiento (Los Tormos) hay una huella aislada de posible pie de tortuga, cuya forma recuerda a la de Revilla I, tanto por el tamaño (L=3,8 cm; A=8,2 cm) como por la situación de sus uñas (Fig. 5C, D), pero no muestra marca de la zona plantar.

Huellas de arañazos y uñadas de tortugas

La mayoría de icnitas de este tipo en el Grupo Oncala son de tamaño muy pequeño, similar al de las descritas en los icnogéneros Emydhipus y Chenolipus. Las más simples corresponden a arañazos (scracht marks) producidos en el sedimento, probablemente en medios acuáticos mientras las tortugas nadaban cerca del fondo. Se han hallado este tipo de huellas en los yacimientos de Camino de los Arrieros, Prado II, Serrantes I, III y V, y, especialmente, en el de Valles de Valdelalosa. Su tamaño oscila entre 0,25 cm y 6,3 cm de longitud y de 1,1 a 5,5 cm de anchura. Se componen de 3-4 líneas paralelas (Fig. 6A, 6B) de longitud, generalmente, mayor que la anchura del arañazo. El tamaño de esas líneas es bastante homogéneo en cada huella, aunque, en ocasiones, el correspondiente a la cuarta uña es más corto, posiblemente a causa del modo de contactar el autópodo con el sedimento. Las separaciones entre ellas también suelen ser homogéneas, aunque, en algunos casos, la distancia entre la originada por el dedo III y el IV es menor. Es frecuente observar pequeños orificios al final de cada arañazo, lugar por donde salieron las uñas del fango. Junto a ellos, aparecen minúsculos montículos de barro desplazado por las uñas (Fig. 6B).

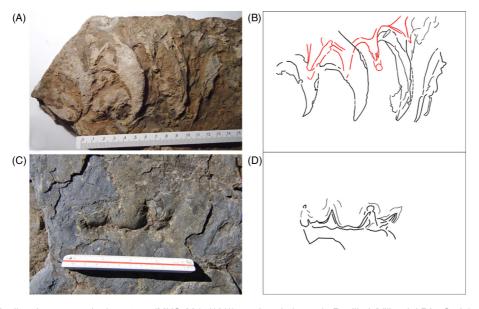


Fig. 5.—(A, B) Huellas de mano y pie de tortuga (MNS-2014/10/1) en el yacimiento de Revilla I (Villar del Río, Soria); (C, D) Huella de pie de tortuga del yacimiento de Los Tormos. Los esquemas se encuentran a la misma escala que las fotos.

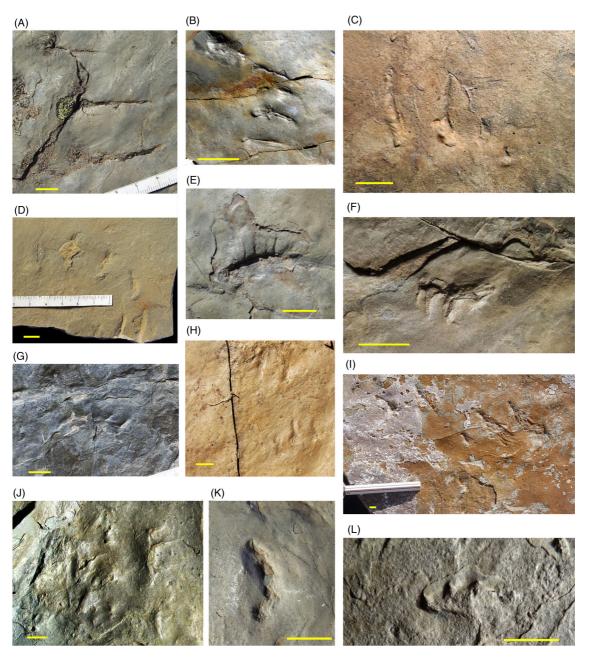


Fig. 6.—Huellas del arañazos y uñadas de tortugas en el Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica, España). Yacimientos: (A, B, F, K) Valles de Valdelalosa (Valdelavilla, Soria); (C, L) Serrantes I (Villar del Río, Soria); (D) Camino de los Arrieros (San Pedro Manrique, Soria); (E) El Frontal (Bretún, Soria); (G) La Golondrina (Huérteles, Soria); (H) La Seruca (Matasejún, Soria); (I) Oncala I (Oncala, Soria); (J) Miraflores I (Fuentes de Magaña, Soria). Escala: barra gráfica=2 cm.

Con cierta frecuencia, los arañazos van asociados con uñadas (huellas con solo señales de las uñas). Un claro ejemplo procede del yacimiento de Serrantes I. En una pequeña placa (MNS-2014/11/2) se pueden observar (Fig. 6C) las líneas de arrastre de las uñas de los dedos I y II junto a la impresión de 4 uñas. En la parte

posterior de cada arañazo se deposita una porción del sedimento arrastrado por las uñas, lo que entorpece la visualización completa de la uñada afectada.

El modo más frecuente en el que se presentan las huellas de tortuga del Grupo Oncala es en forma de uñadas. Se conocen en los yacimientos de La Rocelada, La Seruca, Los Tormos, Miraflores I, Oncala I, Prado II, Revilla I, Serrantes I, Golondrina, El Frontal y Valles de Valdelalosa. Su tamaño es muy variado, predominando las de pequeñas dimensiones. Ordinariamente, muestran las marcas de 3-4 uñas, dirigidas hacia delante, rectas o con ligera curvatura (Fig. 6D). La forma de éstas es triangular, de base algo redondeada y de terminación muy aguda. También son frecuentes las huellas con impresión de 3-4 uñas muy pequeñas, triangulares, de base ancha y terminación acuminada (Fig. 6F) o de base estrecha y muy estilizadas (Fig. 6E). Normalmente, aparecen aisladas, por lo que no se puede diferenciar si pertenecen a pies o a manos, aunque, en algunos casos, puede deducirse el tipo de autópodo que las originaron por comparación con huellas similares de otros yacimientos. En raras ocasiones se pueden ver pares de huellas pie-mano (Fig. 6D, H).

Huellas de Emydhipus cameroi

Las primeras huellas de tortuga de esta icnoespecie proceden del yacimiento del Barranco de Valduérteles IV, y están ahora depositadas en el Museo Numantino de Soria (MNS-2002/96/38). Fueron descritas por Fuentes Vidarte *et al.* (2003), quienes dan el siguiente diagnóstico de la icnoespecie (Fig. 7A).

"Icnitas de un tetrápodo cuadrúpedo de autópodos diferentes. El autópodo anterior marca 4 uñas largas, rectas y paralelas dirigidas en el sentido de la marcha. El autópodo posterior es plantígrado, tetradáctilo, con dos dedos centrales de igual tamaño y dos laterales, más pequeños y ligeramente divergentes, con uñas; la zona plantar es corta y redondeada; la longitud media de la huella es de 18 mm; los dedos se dirigen en el sentido de la marcha".

Huellas semejantes en forma y tamaño a las del holotipo de *Emydhipus cameroi* se han encontrado en los yacimientos de Serrantes I y La Rocelada. En el primero, sobre una minúscula placa (MNS-2014/11/1), se puede contemplar la huella de un pie con marca de 4 finas y alargadas uñas y una zona plantar ancha y con talón redondeado (Fig. 7C). En el segundo, solo se ven 7 uñadas y arañazos (Fig. 7E), sin distinguirse si corresponden a pies, a manos o a ambos. Las uñadas aparecen como 3-4 marcas alargadas (L=1,1-1,7 cm), estrechas y paralelas,

cuya morfología es similar a las uñadas de manos de la icnoespecie tipo. En alguna de estas huellas, la impresión es anómala, obervándose las marcas circulares de 3 uñas como consecuencia de su apoyo perpendicular al suelo (Fig. 7E).

Huellas de tortuga terrestre en Valles de Valdelalosa

Fuentes Vidarte *et al.* (2008) dieron a conocer la existencia de posibles huellas de tortuga gigante en el yacimiento de Valles de Valdelalosa (Soria). Estas marcas habían sido ya señaladas en la columna estratigráfica de este yacimiento entre los niveles VII y VIII por Pascual & Sanz (2000), como posibles huecos en los que se alojasen huevos (Fig. 8). Sin embargo, la falta de restos de cáscaras no les permitió confirmar esta suposición.

Estas posibles huellas son descritas como huecos circulares o elípticos de 8-13 cm de diámetro mayor y 1-2 cm de profundidad, que en ocasiones poseen marcas de 3 dedos redondeados y muestran un fino reborde posterior donde se localiza el talón. Nuestros análisis no han permitido observar las marcas de los dedos y, además, parece claro que el fino reborde posterior no se diferencia claramente del margen anterior, a lo que hay que añadir que, en algunos casos, las oquedades pueden corresponder a la unión de dos menores (Fig. 9A). Las improntas se disponen de forma bastante ordenada, pero sin constituir rastros.

Estas marcas aparecen sobre varias placas separadas a causa de la erosión. Se encuentran rellenas de sedimento limoso mucho más blando, por lo que desaparece rápidamente cuando se expone a la acción de la intemperie. Los huecos se disponen en series bastante regulares no mostrando apariencia en ningún caso de tradicionales rastros, o de huellas desordenadas o sobrepisadas, aunque sí alineamientos. En sección, se aprecian varias capas de sedimento cortadas por estas oquedades (Fig. 9B) y no una superficie única deformada por los autópodos. Al contrario de lo que suele suceder entre las huellas de tortuga caminando sobre sedimento no encharcado, la profundidad es muy uniforme en cada una de ellas.

En el mismo lugar y en un nivel unos pocos cm por encima, vuelven a observarse este tipo de oquedades, circunstancia que vuelve a repetirse en una capa situada ligeramente por encima del nivel VIII

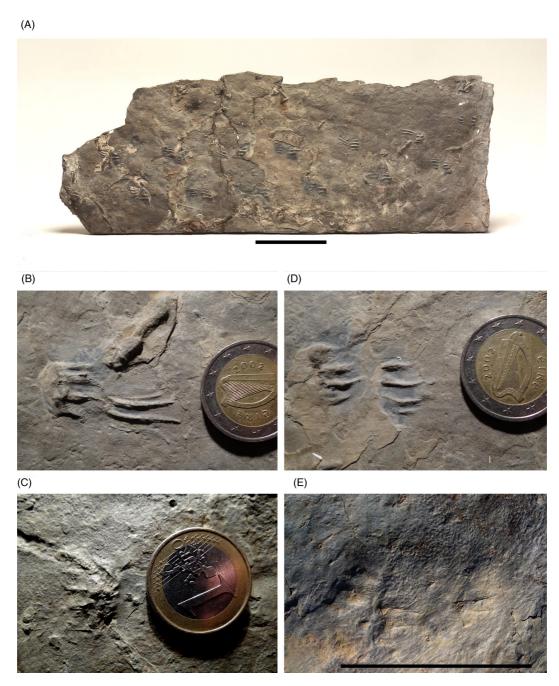


Fig. 7.—(A) Rastro de *Emydhipus cameroi* (yacimiento del Barranco de Valduérterles IV; MNS/2002/96/38); (B) y (D) Huellas del rastro de *Emydhipus cameroi*; (C) Huella de pie del yacimiento de Serrantes I (Villar del Río, Soria); (E) Huellas de tortuga en el yacimiento de La Rocelada (Los Campos, Las Aldehuelas, Soria). Escala: moneda de 2 €=25,75 mm; moneda de 1 €=23,25 mm; barra gráfica=100 mm.

del mismo yacimiento, aunque, en este caso, la profundidad de las mismas es muy pequeña. En cualquier caso el aspecto y tamaño son semejantes. Por ahora, no se han observado otras huellas u otro tipo de restos junto a estas oquedades.

Análisis/Discusión

En los primeros momentos, como suele suceder cuando se empiezan a describir huellas de un nuevo tipo, la identificación e icnotaxonomía de icnitas



Fig. 8.—Posibles huellas de tortuga (Fuentes Vidarte, 2008). Yacimiento de Valles de Valdelalosa (Valdelavilla, Soria). Escala: martillo de geólogo=30 cm.

de tortuga fue confusa (Moratalla *et al.*, 1995). Sin embargo, tras años de estudio y de su comparación con las ocasionadas por especies actuales, sus características se afianzan. No así su agrupación en

icnogéneros, cuestión que todavía está por resolver (Avanzini *et al.*, 2005; Lockley *et al.*, 2008).

Las huellas encontradas en los yacimientos del Grupo Oncala, descritas anteriormente, constituyen





Fig. 9.—Oquedades consideradas como posibles huellas de tortugas (Fuentes Vidarte *et al.*, 2008) en el yacimiento de Valles de Valdelalosa (Soria; España). (A) Composición de dos oquedades juntas. Se aprecia una marca en el lado izquierdo que quizás sea una de las marcas de dedos indicada por Fuentes Vidarte *et al.* (2008). (B) Oquedad en la que se pueden ver capitas interestratificadas cortadas por una supuesta huella de tortuga.

impresiones, en la mayoria de los casos, de 3-4 uñas, tanto en las de pies como en las de manos, formando rastros anchos (gran separación entre las huellas de las extremidades de un lado y del otro) que se ajustan a las identificadas con tortugas por Foster *et al.* (1999). La zancada es corta, inferior a la anchura del rastro y con ángulos de paso pequeños, siempre menores que 90° (Bernier *et al.*, 1982), como los hallados en los rastros del Barranco de Valduérteles IV y de la Ermita de la Virgen de Ayuso. Por consiguiente, son icnitas muy diferentes de los relacionadas con otros reptiles como lagartos, pterosaurios o cocodrilos. Se diferencian por la forma, el número y disposición de los dedos, proporción mano-pie (rango de heteropodia)

o en los ángulos de paso en sus rastros (generalmente, iguales o superiores a 90°).

La inmensa mayoría de las icnitas de tortugas se encuentran en capas de la Fm. Huérteles, mientras que en las formaciones Aguilar del Río Alhama y Valdeprado son mucho más escasas. Tampoco se han hallado en el Grupo Oncala de la Subcuenca Occidental de Cameros, ni en la parte N-NE de La Rioja.

A la hora de clasificar las huellas, nos encontramos solo con 2 icnogéneros reconocidos ampliamente por los investigadores: *Chenolipus* y *Emydhipus* (un tercero, *Chelonichnium* produce muchas más dudas, siendo considerado, en ocasiones, como semejante a *Emydhipus* - Avanzini *et al.*, 2005), ambos de características muy parecidas (Lockley *et al.*, 2008). Sus rasgos más notables se resumen en la tabla 3.

El primer icnogénero, *Chenolipus* (Fig. 10 A, C y D), se definió con huellas del Triásico inferior de Europa (Rühle von Liliestern, 1939). Haubold (1971) considera como diagnosis del mismo el que forma rastros anchos (hasta 25 cm), ángulo de paso bajo (50°-70°), pies digitígrados o plantígrados (L=2 cm; A=5,5 cm) con 3 o 4 marcas de dedos terminados en uñas afiladas, manos más anchas que largas (L=2 cm y A=4 cm), con 4 dedos bien diferenciados, más cortos que los de los pies y unidos por estructuras arqueadas. Dentro de este icnogénero se han definido varias icnoespecies, aunque actualmente solo se consideran válidas *Chenolipus torquatus* (Fig. 10A, D) del Triásico inferior y *Chenolipus plieningeri* (Fig. 10C) del Triásico medio (ver Avanzini *et al.*, 2005).

El segundo icnogénero, *Emydhipus* (Fuentes Vidarte *et al.*, 2003; Fig. 10E), se diferencia del precedente especialmente por la posición relativa de sus manos y pies (Avanzini *et al.*, 2005). En este caso, las huellas de las manos están delante y enfrente de las de los pies, mientras que en *Chenolipus* las marcas de las manos están detrás y son más laterales que las de los pies. Solo se conoce la icnoespecie *Emydhipus cameroi* del Berriasiense de la Cuenca de Cameros, aunque Avanzini *et al.* (2005) señala la posibilidad de una segunda al convertir la icnoespecie *Chelonichnium cerinense* (Fig. 10B) en *Emydhipus cerinense*.

El icnogénero *Chelonichnium* fue descrito por Demathieu & Gaillard (en Bernier *et al.*, 1982; Fig. 10B) con huellas del Kimmeridgiense superior

Tabla 3.—Características de los icnogéneros e icnoespecies de tortuga conocidos

			,		
Caracteres	Chelonipus (Rühle von Lilienstern, 1939; Haubold, 1971)	Chenolipus isp. (Lockley & Foster, 2006)	Emydhipus (Fuentes Vidarte et al., 2003)	Chelonichnium (Bernier et al., 1982)	
Tipo de rastro	Ancho	Ancho	Ancho	Ancho	
Posición relativa de manos y pies	Pies delante de las manos	Manos delante de pies	Manos delante de pies	Manos delante de pies	
Tamaño huellas	Pequeñas L <a ap="5,5</td" lp="2"><td>Pequeñas L=2–3; A=3–5</td><td>Pequeñas Lp=1,15 Ap=1,55</td><td>Grandes Decimétricas</td>	Pequeñas L=2–3; A=3–5	Pequeñas Lp=1,15 Ap=1,55	Grandes Decimétricas	
Tipo de pies	Digitigrados o plantígrados		Plantígrados		
Dedos pie s	3(4)	5 =V< < > V	4 = V< =	5(4, 3) Muy grandes	
Planta de pie	Grande	Pequeña	Tipo medio	Pequeña	
Tamaño de las manos	Lm <am (2<4)<="" td=""><td>Lm<am< td=""><td>Lm<am< td=""><td></td></am<></td></am<></td></am>	Lm <am< td=""><td>Lm<am< td=""><td></td></am<></td></am<>	Lm <am< td=""><td></td></am<>		
Dedos de manos	4	5	4	3 largas	
Distancia de autópodos al eje de marcha	Pies más alejados que manos		Pies y manos a igual distancia	Pies más alejados que las manos	
Ángulo de paso de los pies	50°-70°		76°		
Zancada de pies		Pequeña	z=7,3 Lp=0,25 Ar	z=4 Lp=0,6 Ar	

Abreviaturas: Lp-longitud pie; Ap-anchura pie; Lm-longitud mano; Am-anchura mano; L-longitud, sin especificar autópodo; z-zancada; Ar-anchura de rastro; medidas de longitud en cm y de ángulos en grados.

de Cerin (Francia). Se caracteriza por tener huellas de pies pentadáctilas (a veces, tri- o tetradáctilas) de talla decimétrica, ligeramente más largas que anchas, con el hallux dirigido hacia el interior en relación con los otros dedos. La almohadilla plantar es corta, mientras las uñas son bastante grandes. Las manos están representadas solo por 3 uñas paralelas curvadas hacia el interior, siendo la central ligeramente más larga. Las impresiones de los pies están más separadas del eje del rastro que las de las manos. La longitud de la zancada es del orden de 4 longitudes del pie y unas 0,6 veces la anchura del rastro.

De todas las huellas descubiertas en el Grupo Oncala, solo las bien conservadas del yacimiento del Barranco de Valduérteles IV, han sido asignadas, como se ha dicho, a un icnogénero e icnoespecie (*Emydhipus cameroi*, Fuentes Vidarte *et al.*, 2003). En el resto de los casos, no existe material suficiente o bien conservado que permita atribuirlas a un icnogénero e icnoespecie determinado, o incluso para proponer un nuevo icnogénero. Sin embargo, parece evidente que la morfología no se corresponde con la de los icnogéneros aceptados hasta ahora.

El yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso ha proporcionado un rastro cuyas huellas presentan una morfología muy similar a las ocasionadas por

tortugas actuales terrestres sobre sedimento muy blando (Fiorillo, 2005) y acuáticas o semiacúaticas sobre sedimento muy húmedo (Páez et al., 2012). Como en el caso de Fiorillo (2005), entre huella y huella se ve el efecto del arrastre de los autópodos por encima del substrato húmedo (producción de surcos que se estrechan distalmente, Fig. 11A y B). En la experiencia de Fiorillo, las marcas de las uñas se sitúan en el fondo de las huellas, apareciendo delante y detrás marcas del arrastre; rebabas solo se aprecian en los lados, pues las delanteras y traseras quedan destruidas por el arrastre de los autópodos (Fig. 11B). En el rastro de la Ermita de la Virgen de Ayuso (Fig. 11C y Fig. 12A), las pocas marcas de uñas se sitúan también en el fondo de las huellas y los surcos de arrastre solo eliminan las rebabas de la parte anterior, pues las señales de las manos no llegan a alcanzar a las de los pies del siguiente par. En ocasiones, los surcos posteriores en las huellas de los pies también destruyen parte de las rebabas. Como en el ejemplo de Fiorillo (2005), el sedimento pisado por la tortuga es arenoso/limoso y a pocos cms por encima del mismo existen marcas de rizaduras (ripples) que indican que la zona estuvo frecuentemente inundada. Todos estos datos posibilitan que el reptil se hubiera desplazado por sedimento muy blando y

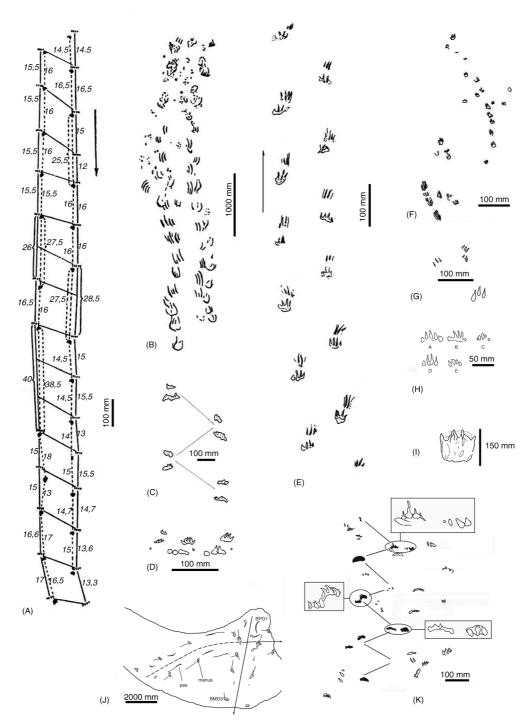


Fig. 10.—Principales tipos de huellas de tortuga a nivel mundial. (A) *Chelonipus torquatus* Rühle von Liliestern, 1939, Triásico inferior, Alemania; (B) *Chelonichnium cerinense* Demathieu and Gaillard, 1982 (in Bernier *et al.*, 1982), Jurásico superior, Francia; (C) *Chelonipus plieningeri* Haubold, 1971, Triásico superior, Alemania; (D) *Chelonipus torquatus* Rühle von Liliestern, 1939 (según Haubold 1971), Triásico inferior, Alemania; (E) *Emydhipus cameroi* Fuentes Vidarte *et al.*, 2003, Berriasiense, España; (F) Huellas de tortuga en la Fm. Morrison, Jurásico superior de EUA (según Foster *et al.*, 1999); (G) Huellas tortuga en el Grupo Enciso (Barremiense-Aptiense), Cuenca de Cameros, España (según Moratalla & Hernán, 2009); (H) Huellas de tortuga en el Jurásico superior de Colorado, EUA (según Lockley & Foster, 2006); (I) Huella de tortuga en el Albiense de Istria, Croacia (según Megza & Bajraktarević, 2004); (J) Huellas de tortuga marina en Cerín, Francia (según Gaillard *et al.*, 2003); (K) Huellas de tortuga en el Jurásico superior de Asturias, España (según Avanzini *et al.*, 2005).



Fig. 11.—Marcas de arrastre en huellas de tortugas actuales: (A) Playa de Isla Palma, río Putumayo (Colombia, Paez *et al.*, 2012); (B) Huellas de tortugas terrestres en suelo muy húmedo (de Fiorillo, 2005). (C) Yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso (Vizmanos, Soria).

que en consecuencia las huellas ocasionadas mostraran muy pocos datos morfológicos de los autópodos, se formaran rebabas y marcas de arrastre de los mismos. Esto último, es muy habitual observarlo en la actualidad cuando las tortugas se desplazan por medios muy húmedos, a veces, casi encharcados (Fig. 11A; rastro de tortuga sobre sustrato blando; Páez *et al.*, 2012), siendo más frecuente en determinados géneros (Zug, 1971) que elevan muy poco los autópodos y el caparazón se encuentra a muy poca distancia del suelo (por ejemplo, géneros como *Chrysemys, Clemmys, Malaclemmys o Trionyx*).

El análisis morfométrico de las huellas de la Virgen de Ayuso con *Emydhipus* y géneros actuales llevado a cabo por Avanzini *et al.* (2005) muestra que sus características no concuerdan con las del icnogénero *Emydhipus* y sí, en cierto grado, con las de la especie actual *Emys orbicularis* (tortuga de

medios acuáticos) cuando camina sobre el fondo de una zona encharcada o que lo ha estado hace poco tiempo (Tabla 4).

La morfología de las huellas y los resultados proporcionados por estos datos indican que no pueden relacionarse con el icnogénero *Emydhipus*. Tampoco se asemejan a los icnogéneros *Chenolipus* y *Chelonichnium*. En el primer caso, a causa de su tamaño, morfología de las huellas de las manos y por el tipo de uñas, más robustas. En el segundo caso, las huellas son de mayor tamaño, muestran una morfología diferente, con uñadas muy grandes, posiblemente resultado del desplazamiento no rectilíneo por el fango, como lo hacen muchas tortugas actuales. Por todo ello, las englobamos en el Morfotipo I, por ahora, solo conocido en la Cuenca de Cameros.

En el caso de las huellas con planta oval y grandes uñas, existentes en numerosos yacimientos del Grupo

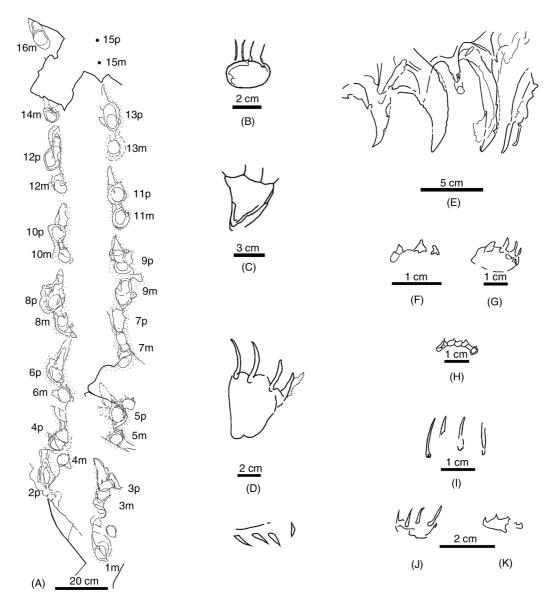


Fig. 12.—Principales tipos de huellas de tortuga (excepto *Emydipus cameroi*) en el Grupo Oncala (Berriasiense) de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica, España). (A) Rastro de tortuga (Ermita de la Virgen de Ayuso, Vizmanos, Soria), morfotipo I; (B, C) Huellas de mano y pie de tortuga (Los Tormos, Santa Cruz de Yanguas, Soria), morfotipo II; (D) Huellas de mano y pie de tortuga (Valles de Valdelavilla, Soria), morfotipo III; (E) Huellas de mano y pie (Revilla I, Valloria, Soria), morfotipo IV; (F, G, H, I) Huellas de tortuga (Valles de Valdelavilla, Soria); (J, K) Huellas de mano y pie de tortuga (Serrantes I, Villar del Río, Soria).

Oncala tampoco encontramos en el registro fósil, huellas similares (Fig. 10). Así, la forma, tamaño y uñadas son diferentes de las que encontramos en los icnogéneros *Emydhipus* y *Chenolipus*. Las marcas de *Chelonichnium* son muy superiores en tamaño y sugieren la presencia de uñas muy desarrolladas o bien marcas resultado del roce con el sedimento. Ante la falta de icnogénero con el que relacionarlas adecuadamente las incluimos en el Morfotipo II.

Habitualmente estas icnitas aparecen en capas de la Fm. Huérteles, que constituyen zonas de transición con la Fm. Valdeprado y en capas de ésta última formación en ambientes muy someros.

Las huellas de tortugas muy grandes del nivel VIII del yacimiento de Valles de Valdelalosa (Fig. 12D), poseen una morfología, que no se corresponde con ninguno de los icnogéneros conocidos. Se diferencian de *Emydhipus* y *Chenolipus* por su tamaño general,

Huellas (tomadas de Avanzini et al., 2005)		Lp/Lm	Pp/Ap	Pp/Lp	Zp/Ap	Zp/Lp	Zp/Pp	Ar/Ap	APp	APm
Rhinoclemmys	1,28	2,13	5,0	3,90	5,2	4,06	1,04	5,6	62	65
Rhinoclemmys bottom walking	2?	2?	5,5	2,75?	5	2,5?	0,91	8,25	55	55?
Cuora	1,59	1,40	6,13	3,86	6,18	4,66	1,21	7,5	74	69
Emys orbicularis	1,67	3,75	6,33	3,8	6,67	4	1,05	6,39	62	68
Emys orbicularis bottom walking	1,1	3,67	5,5	5	5,6	5,09	1.02	6,75	56	60
Emydhipus cameroi	1*	ن	4,45	4,39	5,37	6,76	1,22	4*	76,4	74,1
Ermita de la Virgen de Ayuso	1,29	1,06	6,38	4,96	6,41	4,98	1.01	6,70	58,8	62,5

Tabla 4.—Comparación de diversas relaciones morfométricas entre tortugas actuales (Avanzini et al., 2005) y las de los yacimientos de la Ermita de la Virgen de Ayuso y Valduérteles IV (Soria, Cuenca de Cameros, España)

Abreviaturas: Lp-longitud de huella de pie; Ap-anchura de huella de pie; Lm-longitud de huella de mano; Pp-longitud de paso de pie; Zp-zancada de huella de pie; Ar-Anchura de rastro; APp-ángulo de paso de las huellas de pies; APm-ángulo de paso de huellas de manos. * valor aproximado. Color gris claro-valores semejantes a los existentes en las huellas del rastro del yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso.

por la forma y tamaño de las uñas -unidas mediante arcos de longitud no constante- y por la presencia de un talón alargado y redondeado que les dan un aspecto relativamente más rectangular. Con respecto a *Chelonichnium*, la forma general de las huellas, tanto de pies como de manos, es muy diferente. La falta de rastros y de certidumbre de que las dos huellas encontradas en la placa MNS-2014/7/14 correspondan a los autópodos del mismo tipo de tortuga, hacen que no se piense en una nueva icnoespecie y sean asignadas al Morfotipo III.

Las huellas de la placa del yacimiento de Revilla I (Fig. 12E) poseen una morfología que recuerda al icnogénero Chelonichnium, (Fig. 10B) por su tamaño y, en parte, por la forma de las uñadas de las manos (grandes y robustas). Sin embargo, en la morfología de las marcas de los pies se asemejan mucho a la encontrada (Fig. 13) en el Berriasiense superior Bückeburg, Alemania (Karl et al., 2012; Hornung & Reich, 2013). Esta huella muestra 4 marcas de dedos muy similares en morfología y longitud a los del yacimiento de Revilla I (en este caso solo se pueden observar las marcas de 3 dedos), y su edad es similar. Su longitud las diferencia de las huellas de manos de cocodrilos, que son más cortas. Mientras Karl et al. (2012) la consideran como perteneciente a la icnoespecie Emydhipus cameroi, Hornung & Reich (2013) piensan que tal atribución se basa más bien en motivos estratigráficos y geográficos. Hornung & Reich (2013) creen que la huella pudo producirse mientras su autor nadaba muy cerca del fondo, apovando la mano mientras se desplazaba hacia delante. Como en los casos anteriores, el tamaño y forma de las huellas de Revilla I son diferentes al resto de las

del Grupo Oncala y de los icnogéneros conocidos, por lo que las consideramos de un morfotipo diferente (Morfotipo IV), que sería similar a la huella alemana.

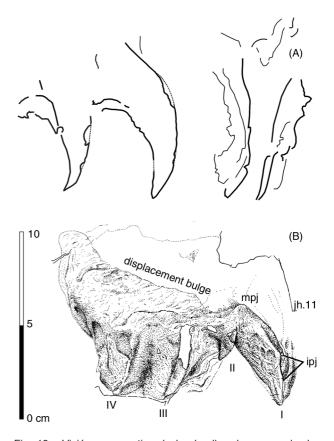


Fig. 13.—Visión comparativa de las huellas de manos de dos yacimientos del Berriasiense europeo: (A) Revilla I (Grupo Oncala, Cuenca de Cameros, España); (B) Bückeburg (Alemania). Las dos figuras están a la misma escala. (B) Redibujada de Hornumg & Reich (2013).

Buena parte de las huellas de uñadas (generalmente pequeñas), especialmente algunas de las encontradas en el vacimiento de Valles de Valdelalosa, recuerdan a las clasificadas por Avanzini et al. (2005) y Lockley et al. (2008) en Asturias (Fig. 10K) como pertenecientes a los icnogéneros Emydhipus y Chelonipus (tamaño, forma de las uñas, disposición de los pocos pares pie-mano ... (ver Tabla 2); así como a las estudiadas en la Fm. Morrison (EEUU) por Lockley & Foster (2006) (Fig. 10F) que incluyen en el icnogénero Chenolipus. Dentro de la propia Cuenca de Cameros encontramos huellas parecidas en el yacimiento de Los Cayos (Grupo Enciso) (Fig. 10G), que Moratalla & Hernán (2009) consideran también pertenecientes al icnogénero Emydhipus. La falta de rastros no permite relacionarlas todavía con ninguno de estos dos icnogéneros, en concreto. Sin embargo, la morfología de algunas de ellas (La Rocelada, Serrantes I, por ejemplo, Fig. 12J y K) tan semejantes en tamaño, forma del pie y uñadas de las manos con las del icnogénero e icnoespecie Emydhipus cameroi, hace que las clasifiquemos dentro de esta icnoespecie, como también se ha hecho con algunas (Fig. 10K) del yacimiento asturiano de Tazones, de aspecto y tamaño similares (Avanzini et al., 2005).

Es posible que alguno de los morfotipos señalados sean la expresión de las condiciones especiales en que se originaron las huellas, especialmente en el caso de los morfotipos cuyas huellas corresponden a manos y pies de tamaños bastante parecidos. Por ahora, la falta de rastros y huellas bien preservadas no permite saber si son morfologías diferentes de un mismo icnogénero originadas en condiciones ambientales distintas.

Las oquedades correspondientes a las posibles huellas de tortugas gigantes del yacimiento de Valles de Valdelalosa (Fuentes Vidarte *et al.*, 2008) plantean un gran problema. Si el origen de las mismas fuera similar al que señala Fiorillo (2005) para las improntas de la Fm. Judit River, las oquedades deberían tener una superficie bastante lisa de acuerdo con la plasticidad del sedimento pisado (tal como se ven en algunas de la fotos que acompañan al trabajo de este autor) y por lo tanto no deberían mostrar secciones en las que se observan claramente finas capas estratificadas y cortadas perpendicularmente por los autópodos (Fig. 9B).

Autores de las huellas

La mayor parte de los restos óseos de quelonios corresponden a caparazones, siendo más bien escasos los restos apendiculares. Ello no permite comparar estas pisadas con los géneros mesozoicos conocidos sino más bien con datos de tortugas actuales que eventualmente puedan producir huellas semejantes.

Así, las huellas de uñadas, sobre todo las pequeñas y las de *Emydhipus cameroi*, son semejantes a las ocasionadas por especies actuales acuáticas o semiacuáticas. Lo mismo puede hacerse extensivo a las huellas de Asturias (Avanzini *et al.*, 2005), Fm. Morrison (EEUU; Lockley & Foster, 2006) y a la propia Cuenca de Cameros (Moratalla & Hernán, 2009).

Las condiciones en que se depositaron las capas del Grupo Oncala y el análisis de los rastros disponibles (yacimiento de la Ermita de la Virgen de Ayuso, por ejemplo) abogan por extender esas características a prácticamente a todas las tortugas autoras de las huellas en este Grupo la Cuenca de Cameros. La posible existencia de tortugas terrestres (Fuentes Vidarte *et al.*, 2008) es más difícil de sostener por la duda de que sus huellas lo sean realmente.

La diversidad de formas y tamaños en las huellas ha permitido diferenciar varios morfotipos, lo que supone la posible existencia de una amplia variedad de tortugas en la Cuenca de Cameros durante el depósito del Grupo Oncala.

Hasta ahora, no se han encontrado restos óseos de tortuga en este Grupo que puedan darnos pistas sobre los posibles autores de las huellas; pero sí se conoce una amplia representación de estos reptiles a lo largo del período Jurásico superior-Cretácico inferior en la Península Ibérica.

Del Jurásico superior hay representantes de Pleurosternidae, un miembro indeterminado de Platychelyidae y varios miembros de Plesiochelyidae (al menos cuatro taxones). Destaca el género y especie *Selenemys lusitánica*, del Jurásico superior de Portugal, un Pleurosternidae más relacionado con los pleurostérnidos del Cretácico inferior de Europa que con los pleurostérnidos del Jurásico superior de América (Pérez-García, 2012) y el nuevo género y especie *Riodevemys inumbragigas* (Pérez-García *et al.*, 2015). De ellos, ninguno ha aparecido en la Cuenca de Cameros, pero en la Fm. Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense), de edad, en parte,

semejante a la del Grupo Oncala, se han hallado representantes de Plesiochelyidae (*Tropidemys* sp.; *Plesiochelys*, sp.; Plesiocheluidae indeter. así como aff. Plesiochelyidae) (Pérez-García *et al.*, 2013).

Las tortugas encontradas en el Cretácico inferior de la península Ibérica son bastante diferentes de las procedentes de capas del Jurásico superior. La fauna recogida está compuesta por un miembro de Dortokidae (Eodortoka morellana, una Pan-Pleurodira del Aptiense de Morella, Castellón; Pérez-García et al., 2014a), dos solemydidos (uno relacionado con el género Helochelydra y otro con *Plastremys*) y varios taxones de Pan-cryptodira: entre ellos, Larachelus morla (Pérez-García & Murelaga, 2012a) y Chitracephalus dumonii (antigua Salasemys pulcherrima; Fuentes Vidarte et al., 2003) (Pérez-García et al., 2012a), dos Cryptodira de la Fm. Pinilla de los Moros (Grupo Urbión, Cuenca de Cameros, La Rioja, España); Galvechelone lopezmartinezae (Pérez-García & Murelaga, 2012b), una Cryptodira de la Fm. Camarillas en Galve (Teruel, España); Hoyasemys jimenezi (Pérez-García et al., 2012b), una Eucryptodira basal, del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca, España); Camerochelys vilanovai (Pérez-García & Murelaga, 2013), del Grupo Enciso de la Cuenca de Cameros; y Brodiechelys royoi, del Aptiense de Morella (Pérez-García et al., 2014b).

Todo este registro fósil de tortugas, algunos de cuyos representantes han aparecido en la Fm. Villar del Arzobispo, de edad (Titónico-Berriasiense) bastante parecida a la del Grupo Oncala, y en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros, permiten explicar la diversidad de huellas de estos reptiles encontradas en el Grupo Oncala, aunque no se puede relacionar cada morfotipo de huellas con géneros o familias de tortugas determinados.

Conclusiones

Los yacimientos de huellas del Grupo Oncala de la Cuenca de Cameros poseen una icnofauna de tortugas bastante amplia, que suele estar relacionada con niveles de limolitas gris oscuro, depositados en medios de llanura fangosa encharcada, en la que se originaban charcas efímeras o bien en las orillas de zonas lagunares y costeras (Quijada *et al.*, 2013). Estas llanuras pantanosas actuaban como verdaderos humedales temporales que con frecuencia llegaban a

secarse completamente (presencia de muds cracks). En muchos momentos eran frecuentadas por dinosaurios, pterosaurios, cocodrilos, tortugas y otros reptiles, cuyas huellas podemos encontrar hoy día en más de un centenar de yacimientos.

Entre las huellas de tortuga se ha podido constatar la existencia del icnogénero *Emydhipus*, que había sido ya descrito en este Grupo (Serrantes I y La Rocelada, por ejemplo); no se descarta la presencia de formas semejantes a *Chenolipus* y *Chelonichnium*, aunque la falta de rastros no permite resolver esta cuestión. Las diferencias encontradas entre algunas de las huellas y las de los icnogéneros conocidos sugiere la presencia de 4 morfotipos. Así mismo, se ha encontrado una forma similar a la descrita en el Berriasiense de Alemania (Karl *et al.*, 2012; Hornung & Reich, 2013), todavía no incluida en ningún icnogénero.

En cuanto a la posible presencia de huellas de tortugas gigantes terrestres, no existen, por ahora, datos suficientes para poder afirmar que lo sean.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los revisores del artículo (Adán Pérez-García, Joaquín Moratalla y un revisor anónimo) sus comentarios y sugerencias, los cuales han ayudado a mejorar el mismo. Así mismo, agradecemos al Museo Numantino de Soria el habernos permitido ver el holotipo de *Emydhipus cameroi*, que se guarda en esta institución, así como el acoger en sus fondos el material aislado recogido de alguno de los yacimientos estudiados.

Referencias

Avanzini, M.; García-Ramos, J.C.; Lires, J.; Menegon, M.; Piñuela, L. & Fernández, L.A. (2005). Turtle tracks from the Late Jurassic of Asturias, Spain. Acta Palaeontologica Polonica, 50: 743–755.

Belvedere, M.; Jalil, N-E.; Breda, A.; Gattolin, G.; Bourget, H.; Khaldoune, F. and Dyke, G.J. (2013). Vertebrate footprints from the Kem Kem beds (Morocco): A novel ichnological approach to faunal reconstruction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 383–384: 52–58. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.026.

Bernier, P.; Barale, G.; Bourseau, J.P.; Buffetaut, E.; Demathieu, G.; Gaillard, C. & Gall, J.C. (1982). Trace nouvelle de locomotion de chélonien et figures d'émersion associées dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). Geobios, 15: 447–467. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(82)80068-5.

- Bernier, P.; Barale, G.; Bourseau, J.P.; Buffetaut, E.; Demathieu, G.; Gaillard, C.; Gall, J.C. & Wenz, S. (1984). Decuvérte de pistes de dinosaures sauteurs dan les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France): implications paléoécologiques. Geobios, 8: 177–185. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(84)80171-0.
- Beuther, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillas-Schichten in Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten). Beihefte zum Geologischen Jahrburch, 44: 103–121.
- 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.
- Fiorillo, A.R. (2005). Turtle tracks in the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of South-Central Montana. Palaeontologia Electronica, 8(1): 9A, 11 pp.
- Foster, J.R.; Lockley, M.G. & Brockett, J. (1999). Possible turtle tracks from the Morrison Formation of southern Utah. In: Vertebrate Paleontology In Utah (Gillette, D. D., Ed.). Utah Geological Survey, 185–191.
- Fuentes Vidarte, C.; Meijide Calvo, M.; Meijide Fuentes, F. & 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: Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España (Coord. F. Pérez-Lorente). Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 119–128.
- 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.; Meijide Fuentes, F. & 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 (MUJA), Colunga, 15–18 de octubre de 2008 (Ruiz-Omeñaca, J.I.; Piñuela, L. & García-Ramos, J.C., Eds.), 30.
- Gaillard, C.; Bernier, P.; Barale. G.; Bourseau, J.-P.; Buffetaut, E.; Ezquerra, R.; Gall, I.-C.; de Lapparent de Broin, F.; Renous, S. & Went, S. (2003). A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. Lethaia, 36: 315–322. http://dx.doi.org/10.1080/00241160310004611.
- Gómez Fernández, J.C. & Meléndez, N. (1994). Estratigrafía de "La Cuenca de los Cameros" (Cordillera Ibérica Noroccidental, N de España) durante el tránsito Jurásico-Cretácico. Revista de la Sociedad Geológica de España, 7(1–2): 121–139.
- Guiraud, M. & Seguret, M. (1985). A releasing solitary overstep model for the Late Jurassic-Early Cretaceous

- (Wealdian) Soria strike-slip basin (Northern Spain). In: Strike-Slip Deformation, Basin Formation, and Sedimentation (Christie-Blick, N. & Biddle, K.T., Eds.). Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, 37: 159–175.
- Haubold, H. (1971). Ichnia Amphiborum et Reptiliorum Fossilum: Handbuch der Palaeoherpetologie, Teil 18: Gustav Fischer, Verlag, 124 pp.
- Hernández-Medrano, N.; Pascual-Arribas, C.; Latorre-Macarrón, P. & Sanz-Pérez, E. (2008). Contribución de los yacimientos de icnitas sorianos al registro general de Cameros. Zubía, 23–24: 79–120.
- Hornung, J.J. & Reich, M. (2013). Derived appendicular morphology in Early Cretaceous aquatic turtles evidenced by the track record. Lethaia, 46: 470–479. http://dx.doi.org/10.1111/let.12024.
- Karl, H.V.; Valdiserri, D.; 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.
- Lockley, M.G. & 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: Geology and Paleontology of the Morrison Formation (Foster, J.R. & Lucas, S.G., Eds). New Mexico Museum of Natural History, 193–198.
- Lockley, M.G.; García-Ramos, J.C.; Piñuela, L. & Avanzini, M. (2008). A review of vertebrate track assemblages from the Late Jurassic of Asturias, Spain with comparative notes on coeval ichnofaunas from the western USA: implications for faunal diversity in siliciclastic facies assemblages. Oryctos, 8: 53–70.
- Martín-Closas, C. & 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: 253–269.
- Mas, R.; Benito, I.; Arribas, J.; Serrano, A.; Guimerá, J.; Alonso, A. & Alonso-Azcárate, J. (2002). La Cuenca de Cameros: Desde la extensión Finijurásica-Eocretácica a la inversión terciaria. Implicaciones en la exploración de hidrocarburos. Zubía, 14: 9–64.
- Mas, R.; Benito, M.I.; Arribas, J.; Alonso, A.; 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). Geo-Guías, 8: 119–154.
- Mezga, A. & Bajraktarevic, Z. (2004). Cretaceous dinosaur and turtle tracks on the island of Veli Brijun (Istria, Croatia). Geologica Carphatica, 55: 355–370.
- Moratalla, J.J. (1990). Un 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.

- Moratalla, J.J. (1993). Restos indirectos de dinosaurios del registro español: Paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y Paleoecología del Cretacio superior. Tesis doctoral, Universidad Autonoma de Madrid. España, 729 pp.
- Moratalla, J.J.; Lockley, M.G.; Buscalioni, A.D.; Fregenal-Martínez, M.; Meléndez, N.; Ortega, F.; Pérez-Moreno, B.P.; Pérez-Asensio, E.; Sanz, J.L. & Schultz, R. (1995). A preliminary note on the first tetrapod trackways from the lithographic limestones of Las Hoyas (Lower Cretaceous, Cuenca, Spain). Geobios, 28: 777–782. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80074-3.
- 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 bio-diversity. Revista Española de Paleontología, 24 (1): 59–77.
- Páez, V.P.; Morales-Betancourt, M.A.; Lasso, C.A.; Castaño-Mora, O.V. & Bock, B.C. (2012). V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia, 528 pp.
- Pascual-Arribas, C. & Sanz Pérez, E. (2000). Icnitas de dinosaurios en Valdelavilla (Soria, España). Estudios Geológicos, 56: 41–61. http://dx.doi.org/10.3989/egeol.00561-2155.
- Pascual-Arribas, C.; Sanz-Pérez, E.; Hernández-Medrano, N. & Latorre-Macarrón, P. (2007). *Lepidotes* sp. en la Aloformación Valdeprado del Cretácico Inferior (Berriasiense) de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica, Soria, España). Studia Geologica Salmanticensia, 43 (2): 193–206.
- Pérez-García, A. (2012). Las tortugas mesozoicas de la península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 415 pp.
- Pérez-García, A. & Murelaga, X. (2012a). *Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. Journal of Vertebrate Paleontology, 32: 1293–1302. http://dx.doi.org/10.1080/0272 4634.2012.694592.
- Pérez-García, A. & Murelaga, X. (2012b). *Galvechelone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. Palaeontology, 55: 937–944. http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01154.x.
- Pérez-García, A.; Murelaga, X.; Huerta, P. & Torcida Fernández-Baldor, F. (2012a). Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). Cretaceous Research, 33: 146–158. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2011.09.011.
- Pérez-García, A.; de la Fuente, M.S. & Ortega, F. (2012b). A new freshwater basal eucryptodiran turtle from the

- Early Cretaceous of Spain. Acta Palaeontologica Polonica, 57 (2): 285–298. http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0031.
- Pérez-García, A. & Murelaga, X. (2013). *Camerochelys vilanovai* gen. et sp. nov., a new pan-cryptodiran turtle in the Early Cretaceous of the Iberian Range (Spain). Cretaceous Research, 41: 143–149. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2012.12.002.
- Pérez-García, A.; Scheyer, T.M. & Murelaga, X. (2013). The turtles from the uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain): anatomical, systematic, biostratigraphic and palaeobiogeographical implications. Cretaceous Research, 44: 64–82. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013.03.011.
- Pérez-García, A.; Gasulla, J.M. & Ortega, F. (2014a). *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first panpleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Early Cretaceous of Europe. Cretaceous Research, 48: 130–138. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013. 12.004.
- Pérez-García, A.; Gasulla, J.M. & Ortega, F. (2014b). A new species of *Brodiechelys* (Testudines, Pan-Cryptodira) from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. Acta Palaeontologica Polonica; 59 (2): 333–342.
- Pérez-García, A.; Royo-Torres, R. & Cobos, A. (2015). A new European Late Jurassic pleurosternid (Testudines, Paracryptodira) and a new hypothesis of paracryptodiran phylogeny. Journal of Systematic Palaeontology, 13: 351-369. http://dx.doi.org/10. 1080/14772019.2014.911212.
- Pérez-Lorente, F. (2002). La distribución de yacimientos y de tipos de huellas de dinosaurio en la cuenca de Cameros (La Rioja, Burgos, Soria. España). Zubía (Monográfico), 14: 191–210.
- Quijada, I.E.; Suarez-González, P.; Benito. M.I. & Mas, R. (2012). Tide-influenced fluvial-deltaic sediments versus continental sandy-muddy flat deposits: evidence from the Huerteles Fm (Early Cretaceous, N Spain). Tidalites 2012. 8th International Conference on todal environments, Caen, France. Abstracts Book, 103–104.
- Quijada, I.E.; Suarez-Gonzalez, P.; Benito, M.I. & 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, 39 (2): 313–334. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2013.v39.n2.42503.
- Requeta, R.E.; Hernández Medrano, N. & Pérez-Lorente, F. (2007): La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). Zubía monográfico, 18–19: 21–114.
- Romano, M. & Whyte, 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. http://dx.doi.org/10.1144/pygs.54.3.185.
- Rühle, V. & Lilienstern, H. (1939). Fährten und Spüren im Chirotheriem-Sandstein von Südthüringen. Fortschritte der Geologie und Paläontologie, 12: 293–387.
- Schudack, U. & Schudack, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian Chain (eastern Spain). Journal of Iberian Geology, 35: 141–168.
- Tischer, G. (1966). Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). Geologisches Jahrbuch, Beihefte, 44: 123–164.
- Wright, J.L. & 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. http://dx.doi.org/10.1006/cres.2001.0262.
- Xing, L.D.; Avanzini, M.; Lockley, M.G.; Miyashita, T.; Klein, H.; Zhang, J.P.; He, Q.; Qi, L.Q.; Divay, J.D. & Jia, C.K. (2014). Early Cretaceous turtle tracks and skeletons from the Junggar Basin, Xinjiang, China. Palaios, 29: 137–144. http://dx.doi.org/10.2110/palo. 2014.012.
- Zug, G.R. (1971). Buoyancy, Locomotion, Morphology of the Pelvic Girdle and Hindlimb, and Systematics of Cryptodiran Turtles. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 142: 98 pp.