

B. MELENDEZ

PALEONTOLOGIA

Tomo 2. VERTEBRADOS

Capítulo IX

QUELONIOS

por

E. RODRIGUEZ FUENTES

2ª EDICION

PARANINFO S.A.

MADRID 1985

No se conoce la bóveda craneal, lo cual impide saber si tenía o no aberturas temporales; el paladar muestra dientes marginales y palatinos. Las cinturas escapular y pelviana son de tipo primitivo, y las extremidades sólo se han conservado en parte.

Este fósil presenta algunos caracteres, especialmente el número de vértebras con costillas especializadas, que coinciden con los Quelonios, pero la forma ensanchada de las costillas, muy distinta de la que presentan los auténticos Quelonios del Triásico, hace sospechar que se trata más bien de un caso de paralelismo en la evolución, por lo que no siempre se considera incluido entre los Quelonios (8).

QUELONIOS (*)

Los Quelonios son Reptiles “anápsidos” con peculiaridades singulares que independizan netamente al orden, sin que, por otra parte —con la posible excepción de *Eunotosaurus*—, se conozcan por ahora formas de transición con otros grupos de Reptiles.

La gran especialización de los Quelonios se manifiesta espectacularmente en la adquisición de un caparazón, constituido por una parte ventral, aplanada, el *peto* o *plastron*, y otra dorsal, convexa, llamada *espalda*. Ambas se unen lateralmente mediante la expansión de algunos elementos del peto, que forman los *puentes esternales* óseos o cartilagineos, según los casos; dos lóbulos, anterior y posterior, contornean el peto, dando salida a la cabeza, a las extremidades y a la cola.

En la mayoría de los casos, el caparazón está formado por dos cubiertas superpuestas: la interna formada por huesos dérmicos que forman placas separadas por suturas, y la externa, de escudos epidérmicos similares a las escamas normales de otros Reptiles, separados por pequeños surcos (fig. 172).

La cubierta epidérmica puede faltar en algunos casos, por ejemplo, en los *Trioniceidos*, o estar reducida a simples esbozos. En la llamada “tortuga laud” (*Dermochelys coriacea*), el caparazón es de naturaleza correosa. En otros casos, la osificación afecta sólo a parte de la cubierta dérmica, cuyos límites, entonces, son difíciles de precisar.

(*) Esta parte ha sido elaborada por el Dr. Emiliano Jiménez Fuentes, especialista en Quelonios, de la Universidad de Salamanca; varias de las figuras incluidas, son también aportación personal suya.

(8) Romer (1971) considera los *Eunotosaurios*, con reservas, como un suborden de los Quelonios; C. B. Cox (1969) los incluye entre los Cotilosaurios *Captorhinomorfos*, como familia independiente. Otros autores, los consideran como orden aparte de Reptiles anápsidos.

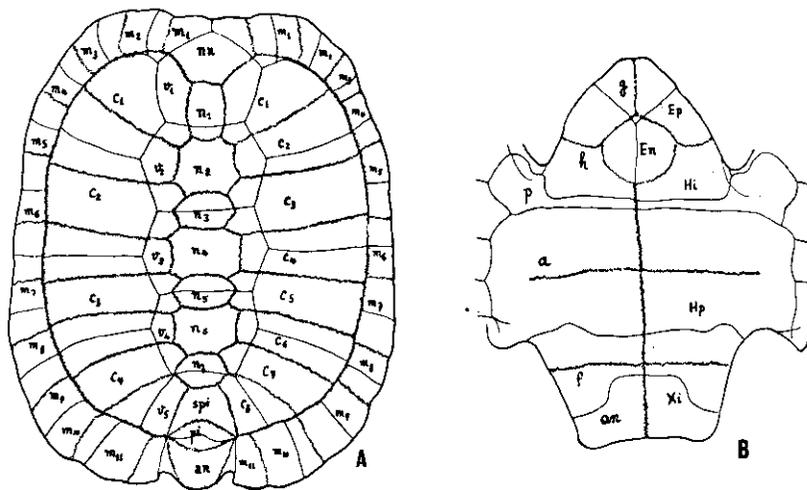


Fig. 172. Espaldar (A) y peto (B) de un Quelonio de tipo moderno. Placas óseas (limitadas por líneas sinuosas): n_1-n_7 , neurales; *nu*, nucal; *an*, anal; *pi*, pigal; *spi*, suprapigal; c_1-c_8 , costales; m_1-m_{11} , marginales; *Ep*, epiplastrales; *En*, entoplastral; *Hi*, hioplastrales; *Hp*, hipoplastrales; *Xi*, xifiplastrales. Escudetes córneos (limitados por líneas finas): v_1-v_5 , vertebrales; c_1-c_4 , costales; m_1-m_{11} , marginales; *an*, anal; *g*, gular; *h*, humeral; *p*, pectorales; *a*, abdominales; *f*, femorales. Corresponden a la especie *Geochelone bolivari*, del Mioceno (x 1/20). (Según Royo)

En el *espaldar* (fig. 172, A y 173), se distinguen tres tipos de placas óseas y otros tantos de escudos epidérmicos. Existe una fila dorsal de placas, que comprende una *placa nucal*, seguida de una serie de *placas neurales*, generalmente 8, íntimamente relacionadas con las vértebras dorsales, y finalmente de 1 a 3 *placas pigales* (la última es denominada *anal* y la primera *suprapigal* por algunos autores). A ambos lados de la serie central existen dos filas simétricas de *placas costales*, por lo general 8 pares, recubriendo a las costillas. El contorno del caparazón se cierra por un reborde formado por *placas marginales*, usualmente 11 pares.

En este esquema general pueden presentarse múltiples modificaciones, tanto de número como de forma, en cualquier nivel taxonómico incluyendo el específico. Así, pueden faltar las placas pigales, algunas de las últimas neurales o la primera, e incluso todas, como ocurre en los *Pelomedusidae*.

La cubierta epidérmica del espaldar responde a la misma estructura: una serie central de *escudos vertebrales*, precedidos por un *escudo nucal* (a veces llamado *precentral* o *cervical*); dos filas simétricas de *escudos costales* o *pleurales* y un reborde de *escudos marginales* o *periferales*.

También en este caso pueden presentarse muchas modificaciones: la cubierta puede faltar por completo en los *Trionichidae*, o estar reducida a esbozos en algunos

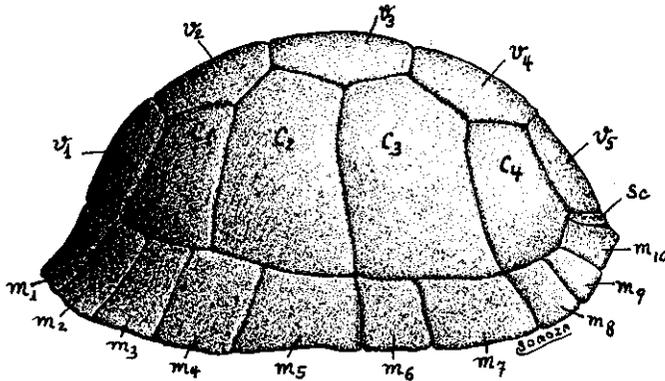


Fig. 173. *Geochelone bolivari* H. Pach. (E.), del Vindoboniense de Alcalá de Henares (según Royo). El ejemplar mide 1,40 m de largo. v, escudos vertebrales; c, costales; m, marginales.

Carettochelyidae; en algunas familias, un cuarto rango de escudos *supramarginales*, se sitúa entre los marginales y los costales, en los *Pleurosternidae*, *Baenidae*, etc.; también pueden darse variaciones en el número de escudos vertebrales o marginales: 13 pares en los modernos *Cheloniidae*, 11 pares en los *Kinosternidae*. En algún caso, puede ser importante la variabilidad individual.

El *peto* consta de 9 elementos óseos: un *entoplastron* o *endoplastron* generalmente romboide, situado en el centro del lóbulo anterior (fig. 172, B), y pares de *epiplastrones*, *hioplastrones*, *hipoplastrones* y *xifiplastrones*.

En varios grupos fósiles existe otro par de placas, los *mesoplastrones*, situados entre los hio- y los hipoplastrones, que en la actualidad sólo se encuentran en los *Pelomedusidae*.

La cubierta epidérmica del *peto* está formada por 6 pares de escudos: *gulares*, *humerales*, *pectorales*, *abdominales*, *femorales* y *anales*, a los que puede añadirse un *intergular* en el lóbulo anterior.

En la mayoría de las tortugas suelen presentarse, además, escudos accesorios *axilares* e *inguinales*, y en algunas familias pueden existir una serie de escudos *inframarginales* entre los marginales y los propiamente *plastrales*.

En las formas marinas, suelen existir *fontanelas* o aberturas en el *plastron*, lo cual facilita una cierta movilidad entre los lóbulos, que el animal aprovecha con fines hidrodinámicos o defensivos.

El *caparazón*, en norma dorsal, es ovalado o cordiforme; transversalmente el *espaldar* es abombado, de aspecto generalmente macizo en las formas terrestres o aplastado en las formas acuáticas; las que viven en los pantanos tienen una forma intermedia, por ejemplo el "galápagos común", *Emys orbicularis*.

El tamaño de las tortugas es muy variado, desde escasos centímetros a formas gigantescas, como *Geochelone bolivari* (9) del Mioceno castellano (fig. 173), que llegó a alcanzar 1,50 metros de longitud; *Archelon ischyros* (fig. 183), del Cretácico norteamericano, que hasta hace poco ostentaba el "record", con 1,93 metros, lo tiene hoy sobrepasado por *Stupendemys geographicus*, un Pelomedúsico del Plioceno de Venezuela, con 2,18 m.

Estudio del esqueleto.

El cráneo de los Quelonios presenta características muy singulares (fig. 175). La región temporal está completa o marginada hacia atrás, hacia abajo o hacia ambos lados, pero sin verdadera fosa temporal; las órbitas se expanden hacia atrás, limitando una corta región facial; los elementos de la bóveda craneal están reducidos: faltan los postparietales y tabulares y, con algunas excepciones, también los supratemporales, prefrontales y lacrimales. El resultado de algunas de estas reducciones óseas, es la formación, en algunos casos, de una pseudoventana temporal que no está limitada por detrás por ningún puente óseo. Otra característica muy singular y llamativa, es la ausencia de dientes, que

están sustituidos por un pico córneo, generalmente de borde cortante, aunque en las tortugas más antiguas hay pequeños esbozos dentarios.

Los Quelonios tienen 8 vértebras cervicales reducidas (fig. 174), cuya estructura separa dos grandes grupos:

— en los *Pleurodiros* la retracción del cuello dentro del caparazón, se efectúa por torsión lateral oblicua;

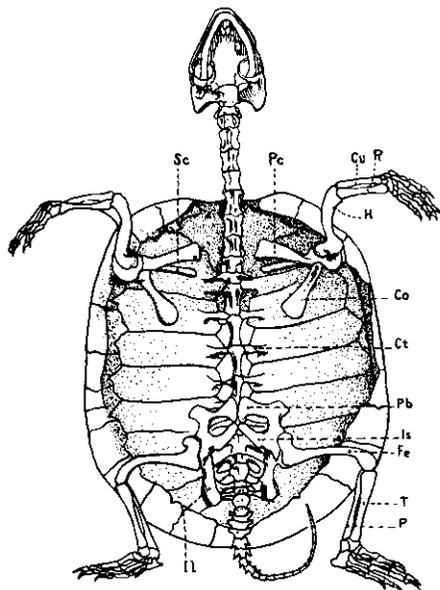


Fig. 174. Esqueleto de una tortuga (*Emys orbicularis*), visto por la cara ventral: Sc, escápula; Pc, precoracoides; Co, coracoides; H, húmero; Cu, cúbito; R, radio; Ct, costillas; Pb, púbis; Is, ísquion; Fe, fémur; T, tibia; P, peroné. (Según Claus).

(9) La clasificación de las tortugas terrestres gigantes europeas está actualmente en vías de revisión. Descartada su atribución a "Testudo", se las suele englobar dentro del género actual *Geochelone*. Pero también es posible que correspondan a ramas tardías de *Cheirogaster* o de *Ergilemys*, más primitivos, o a otro género aún no nominado.

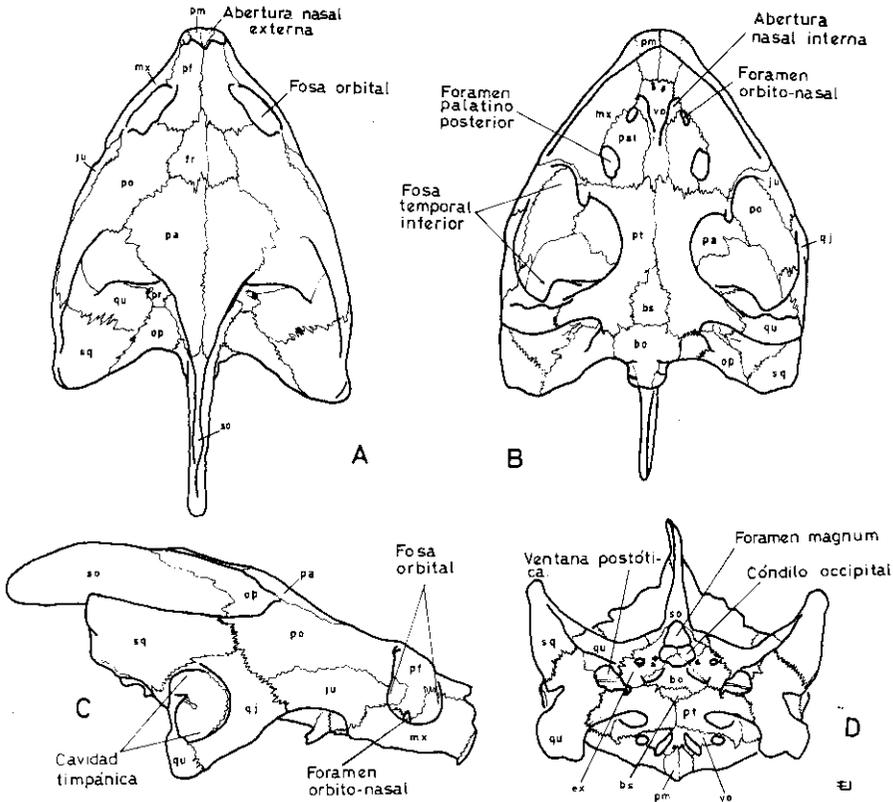


Fig. 175. *Chelydra serpentina*. Cráneo en normas dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y posterior (D). (Según E. S. Gaffney). *bo*, basioccipital; *bs*, basisfenoide; *ex*, exoccipital; *fr*, frontal; *ju*, yugal; *mx*, maxilar; *op*, opistótico; *pa*, parietal; *pal*, palatino; *pf*, prefrontal; *pm*, premaxilar; *po*, postorbital; *pr*, proótico; *pt*, pterigoideo; *aj*, cuadratoyugal; *qu*, cuadrado; *so*, supraoccipital; *sq*, escamoso; *vo*, vómer.

— en los *Criptodiros* las apófisis vertebrales permiten un movimiento en el plano vertical, por lo que la retracción de la cabeza es recta, hacia atrás, por flexión del cuello.

Es importante resaltar que, dada la forzosa inmovilidad de la caja torácica en los Quelonios, por la presencia del caparazón, la respiración se realiza por los movimientos del cuello.

Los Quelonios poseen 10 vértebras dorsales, de las que, de la segunda a la décima se pueden unir por las neurapófisis a las placas neurales del caparazón, y están provistas de costillas íntimamente unidas a las placas costales (fig. 174). La cola de las tortugas es corta.

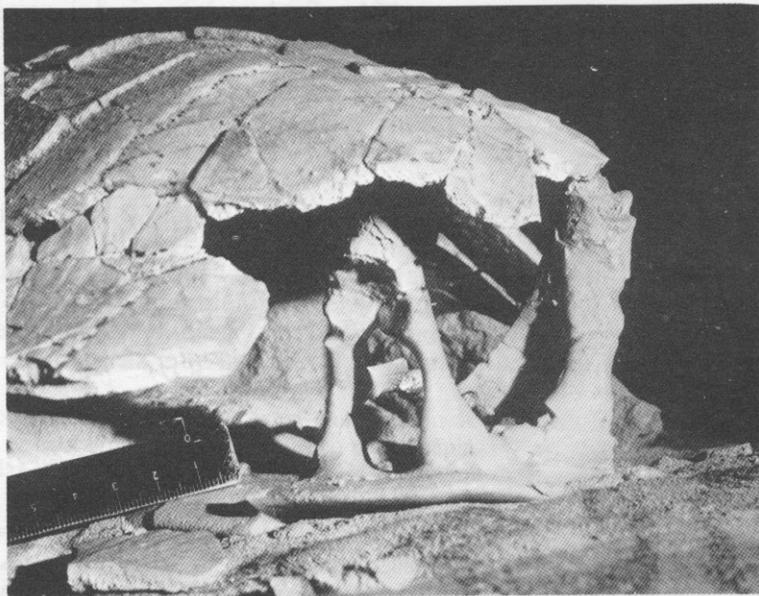


Fig. 176. "*Neochelys*" *salmanticensis* Jiménez, del Eoceno medio-superior de Teso de la Flecha (Salamanca). Parte de la cintura pelviana, donde se aprecia que los *púbis* y los *isquion* están fuertemente unidos al xifiplastron; los *púbis* poseen una apófisis medio-transversa que los une formando un "puente transverso", y forman con los *isquion* sendas ventanas isquio-púbicas, en sentido antero-posterior. (Foto E. Jiménez).

Las cinturas son internas. La escapular presenta las clavículas e interclavículas incorporadas al peto; la pelviana puede estar soldada, o no, al peto y al espaldar (fig. 176); la sínfisis púbica está separada de la pared abdominal.

Las extremidades presentan grandes modificaciones, de acuerdo con sus adaptaciones a un medio terrestre o acuático; en cualquier caso, las patas son cortas, aproximadamente iguales en longitud (fig. 174). La forma aplastada del cuerpo, condiciona que húmeros y fémures estén modificados, con una cabeza saliente hemisférica (fig. 177).

Clasificación de los Quelonios.

Desde comienzos del siglo pasado se han propuesto clasificaciones muy variadas de este interesante grupo de Reptiles (10), aunque en

(10) Se pensó en un principio, que la principal característica era su hábitat distinguiéndose (Dumeril y Bibron, 1854), 4 subórdenes: *Chersites*, *Elodites*, *Potamites* y *Thalassites*,



Fig. 177. *Geochelone bolivari* H. Pach. (E.), del Vallesiense Inferior de Coca (Segovia). Húmero derecho en vistas radial, ventral, anterior y dorsal. (x 1/4) (Según Jiménez).

definitiva, los dos criterios que han prevalecido son los basados en la estructura del esqueleto, principalmente del cráneo, y del caparazón; este último, especialmente importante en Paleontología, si se tiene en cuenta que es lo único que se conserva fósil, en la mayoría de los casos.

En las especies actuales, y en muchas fósiles, se han podido comprobar las grandes modificaciones que pueden presentarse en el caparazón, a nivel de variabilidad sexual e individual, lo que ha sido causa de que muchos taxones sean actualmente desestimados por inseguros. Por ello, la clasificación de las especies actuales se basa principalmente en el estudio del cráneo, subestimando el caparazón, pero su aplicación en el campo de la Paleontología presenta muchas dificultades, por la rareza de los hallazgos de este tipo, con las consiguientes lagunas en el conocimiento del orden.

Aplicando los principios cladísticos, E.S. Gaffney (1975-1983) ha desarrollado una importante clasificación de las categorías superiores de taxones (orden, subor-

— según fuese respectivamente, terrestre, palustre, fluvial o marino. Por su parte L. Dollo (1880), siguiendo las observaciones de Cope (1870), separaba los *Atecos*, con caparazón reducido a elementos aislados incluidos en el espesor de la piel y aislados del esqueleto, de los *Tecóforos*, con auténtico caparazón, que comprenden la mayoría de los Quelonios actuales. Posteriormente se tuvo en cuenta la peculiar manera de retraer la cabeza dentro del caparazón, incorporándose los nombres de *Cryptodira* y *Pleurodira*, que se deben a Dumeril y Bibron.

QUELONIOS

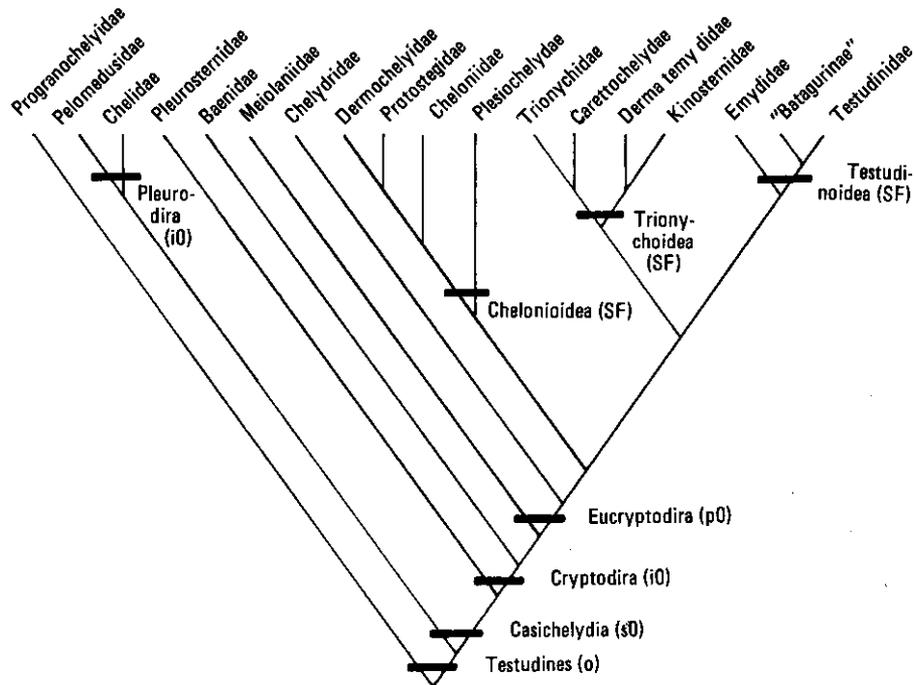


Fig. 177 bis. Diagrama filogenético-cladístico de las categorías superiores de Quelonios, según E. S. Gaffney (1983). (O: orden. sO: suborden. iO: infraorden. pO: parvorden. SF: superfamilia.)

den, infraorden, parvorden, superfamilia) (fig. 177 bis), que continuamente se ve ampliada en detalles por nuevos hallazgos paleontológicos, mostrando uno de los ejemplos más notorios de cómo esta Ciencia testimonia las teorías neontológicas.

La agrupación de las especies en familias, subfamilias o superfamilias, es objeto de controversias, por lo que se refiere a varios grupos de Quelonios fósiles, por la circunstancia de que los distintos autores basan su clasificación en caracteres diferentes. Los orígenes de dichas controversias hay que buscarlos en las categorías taxonómicas superiores, por lo que no es de extrañar que algunas familias se hayan incluido dentro de distintos subórdenes.

A. S. ROMER (1956, 1968, 1971), propone la diferenciación subordinal basándose en el estudio de los cráneos y la estructura de las vértebras cervicales, estableciendo 3 grupos: *Anfiquélidos*, *Criptodiros* y

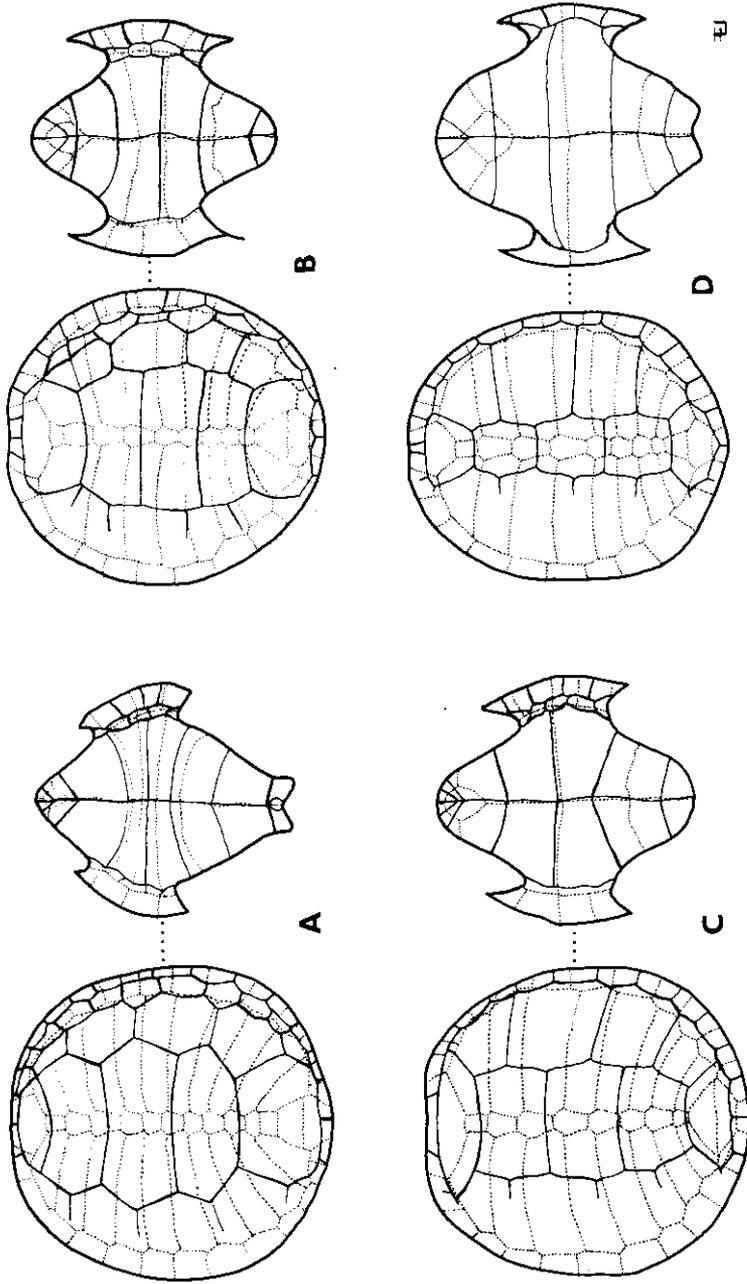


Fig. 178. Niveles de organización esquemáticos de los quelonios. (A) *Amphiquélido*, (B) *Mesoquélido*, (C) *Metaquélido*, (D) *Neoquélido*. (A trazo pleno: surcos dérmicos; punteado: suturas óseas) (según R. Zangerl). Véase la explicación en el texto.

Pleurodiros (11), a los que da un significado filogenético (véase la fig. 171).

Anfiquélidos.—Son tortugas mesozoicas con caracteres craneales arcaicos, a veces con la superficie ósea esculpida; en algunas existen los nasales y prefrontales. El cuello no se retrae o lo hace ligeramente.

Este suborden se creó para encuadrar las tortugas más antiguas, que no presentan los rasgos característicos de los *Criptodiros* ni de los *Pleurodiros*; algunas tienen estructuras de transición a otras formas más evolucionadas, por lo que los límites entre unos y otros son difíciles de precisar. Se consideran como el tronco basal del que luego han derivado, evolutivamente, los otros dos subórdenes.

Criptodiros.—Presentan retracción de la cabeza por flexión vertical del cuello; en el caparazón, carecen de mesoplastrones.

Comprenden la mayoría de las formas actuales, que están altamente diversificadas en estructura y en sus hábitos. Se conocen fósiles desde el Jurásico.

Pleurodiros.—Retraen la cabeza lateralmente. Están poco repartidas en la actualidad, en el hemisferio austral; aparecieron en el Cretácico inferior.

El principal inconveniente de esta clasificación, que es la corrientemente utilizada, desde el punto de vista paleontológico, es que se basa en caracteres del esqueleto de las tortugas que normalmente no se conserva fósil, y hay que recurrir a otros caracteres cuando sólo encontramos el caparazón o parte de él, que suele ser el caso más general. Por éso, se han intentado otros criterios basados precisamente en la estructura del caparazón.

R. ZANGERL (1969) ha revalorizado la morfología del caparazón de los Quelonios, como carácter sistemático y evolutivo, proponiendo una nueva división subordinada, establecida a partir de unos niveles de organización característicos de sucesivos perfeccionamientos adaptativos, que vienen a representar “grados” de evolución en el sentido de HUXLEY.

Hay que aclarar, de acuerdo con ZANGERL, que el caparazón es un complejo estructural, en el que existe una diferenciación potencial limitada, por ser el resultado de una experimentación evolutiva con variadas combinaciones de caracteres que, en definitiva, producen una “evolución-mosaico”. Por ello, en cada época, pueden darse formas muy diferenciadas, debidas a frecuentes perfeccionamientos paralelos de distintas líneas evolutivas de la misma rama ancestral. También, por la misma razón, pueden encontrarse formas anticuadas y avanzadas contemporáneas, incluso en la actualidad. Esta sería también la razón de que las fronteras entre unos y otros “niveles”, no puedan delimitarse con precisión.

(11) Romer incluye, con reservas, un cuarto grupo, *Eumotosaurios*, que nosotros hemos tratado a parte, con categoría de orden. Véase la Nota 8.

Se supone que los “niveles de organización”, se originan a partir de una forma básica estructural teórica (un *arquetipo* teórico), y de unas directrices evolutivas, que se toman de la relación existente entre el esqueleto axial y el caparazón. Así, la condición primaria de correspondencia entre vértebras y costillas con placas óseas, sería numéricamente igual, de modo que las vértebras 8.^a a 18.^a —con sus correspondientes costillas— estarían íntimamente relacionadas con sendas placas costales y marginales. Posteriormente, se producirían reducciones (y quizás también fusiones), de elementos del espaldar, en las regiones anterior y posterior, con lo cual la conexión entre el esqueleto axial y las placas ya no es tan estricta. En el peto, se supone en el *arquetipo* la presencia de grandes mesoplastones, entre los hio- e hipoplastones, y que los elementos anteriores y posteriores son reducidos.

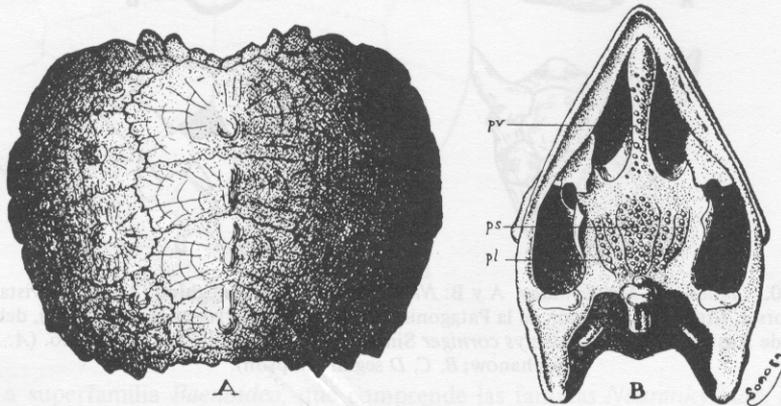


Fig. 179. *Triassochelys dux*, del Triásico superior de Alemania. A, espaldar ($\times 1/10$); B, cráneo visto por su cara inferior, con los dientes situados en los huesos prevomerianos (*pv*), paraesfenoides (*ps*), y pterigoideos (*pt*). ($\times 1/3$). (Según Jaekel).

Estos conceptos, permiten distinguir cuatro niveles de organización, que pueden considerarse como subórdenes: *Anfiquélidos*, *Mesoquélidos*, *Metaquélidos* y *Neoquélidos* (fig. 178).

Anfiquélidos.—En el sentido de ZANGERL, están representados por los géneros triásicos *Proganochelys*, *Triassochelys* (quizás sinónimo del anterior; fig. 179) y *Proterochersis*, y por el género cretácico *Kallokibotium*, que se consideran representantes de las tres familias que comprende el suborden. Aunque el material es poco representativo, se puede concluir que las placas precostales (características de la reducción antes apuntada, aún no realizada), están ya fusionadas en la forma cretácica *Kallokibotium*; además, existen mesoplastrones y escudos supra- e infra-marginales (fig. 178, A).

El cráneo de *Proganochelys* (y el de *Triassochelys*), muestra la bóveda bien constituida con superficies externas esculpidas; en el pala-

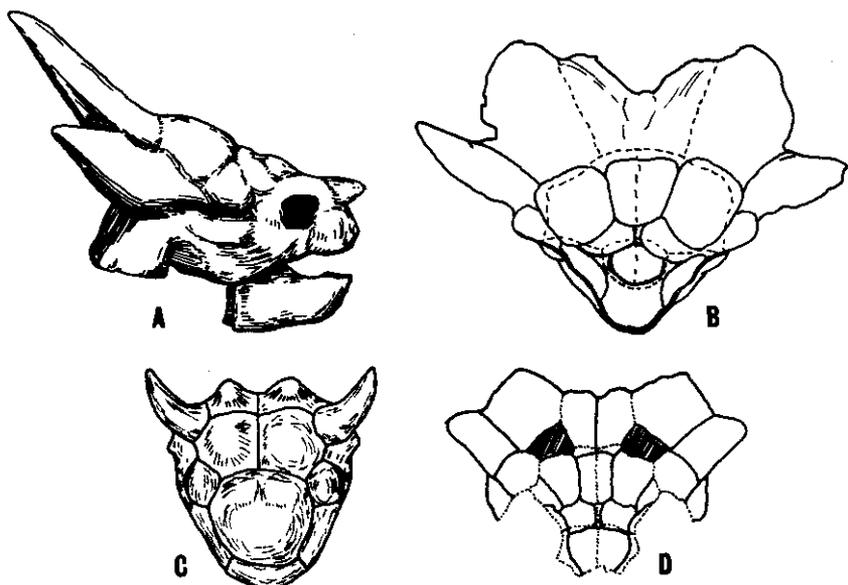


Fig. 180. Cráneos de *Meiolaniidae*. A y B: *Niolamia argentina* Ameghino ($\times 1/8$), en vistas lateral y dorsal. Cretácico Superior de la Patagonia. C: *Meiolania platyceps* Owen ($\times 1/8$), del Pleistoceno de Australia. D: *Crossochelys corniger* Simpson ($\times 1/4$), del Eoceno argentino. (A: según Suchanow; B, C, D según Simpson).

dar tiene pequeños dientes, y otros más rudimentarios en los bordes de la mandíbula (fig. 179).

Mesoquelidos.—Están representados por muchos géneros mesozoicos y del Paleógeno (muchos de los cuales son considerados por ROMER como *Anfiquelidos*), y los *Pleurodiros* actuales y fósiles, en los que, los caracteres del caparazón, son más estables. Ya no existen placas precostales, pero pueden tener preneurales, y tienen mesoplastrones en el peto (excepto en los *Chelyidae*), (fig. 178, B). Conservan 5 pares de escudos costales y la gran anchura característica de los escudos vertebrales; el número de escudos periferales suele ser 22, y pueden presentar escudos supra- e inframarginales.

Comprenden 8 familias, de las cuales sólo 2 (*Pelomedúsidos* y *Quelidos*) son actuales.

Los *Pleurosternidae* son las primitivas tortugas acuáticas del Jurásico y del Cretácico inferior. El cráneo puede estar esculpido y tiene otros caracteres arcaicos, pero carece de lacrimales, postfrontales y supratemporales; tampoco tienen dientes. Las placas mesoplastrones del peto, se tocan en la línea sagital.

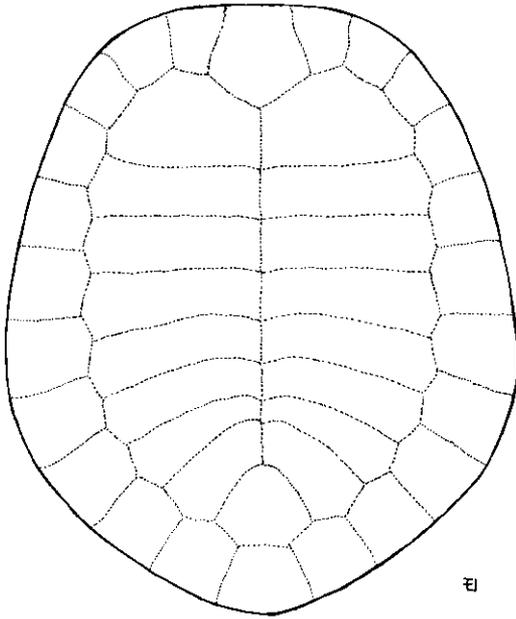


Fig. 181. *Podocnemis venezuelensis* Wood y Díaz, del Plioceno Medio de Venezuela. Vista ventral del espaldar. Dada la ausencia total de placas neurales podría pensarse que se trata de un *Chelyidae*; sin embargo, la presencia en el peto de los típicos mesoplastrones lo clasifican como un *Pelomedusidae*. No se conocen los escudos dérmicos. ($\times 0,11$). (Dibujo de E. Jiménez).

La superfamilia *Baenoidea*, que comprende las familias *Neurankylidae*, *Baenidae*, *Meiolaniidae* y *Eubaenidae*, se caracteriza por el cráneo corto, a veces algo esculpido, sin lacrimales, postfrontales ni supratemporales; los mesoplastrones, si están presentes, se estrechan en la región central. En conjunto, representan formas transicionales. Los *Meiolaniidae* muestran en el cráneo protuberancias en forma de cuerno (fig. 180), y han persistido en Australia hasta el Pleistoceno. Algunos *Baenidae*, característicos por sus mesoplastrones (que a veces están separados), son frecuentes en el Eoceno de Norteamérica.

Los *Pelomedusidae* y *Chelyidae*, forman un grupo actual y fósil caracterizado por la retracción lateral de la cabeza, que corresponde al suborden *Pleurodira*. Tienen características craneales propias, que los separan de otros grupos; los pubis e ísquion están soldados al xifiplastron (fig. 176), y los ilion lo están al espaldar. Son Quelonios actualmente confinados a las regiones del hemisferio austral, pero que desde el Cretácico hasta el Oligoceno se encuentran fósiles en otras regiones más septentrionales.

Los *Pelomedúsidos* se destacan por sus mesoplastrones pequeños y laterales (con excepción del género *Pelusios*). Viven actualmente en Africa, Madagascar y Sudamérica, pero en épocas anteriores tuvieron una expansión mucho mayor. En España son frecuentes en el Paleógeno de la Cuenca del Duero, los géneros *Podocnemis* (fig. 181), *Neochelys* y *Duerochelys*; y en el Cretácico superior de Portugal, se han encontrado ejemplares del género *Rosasia* (fig. 182).

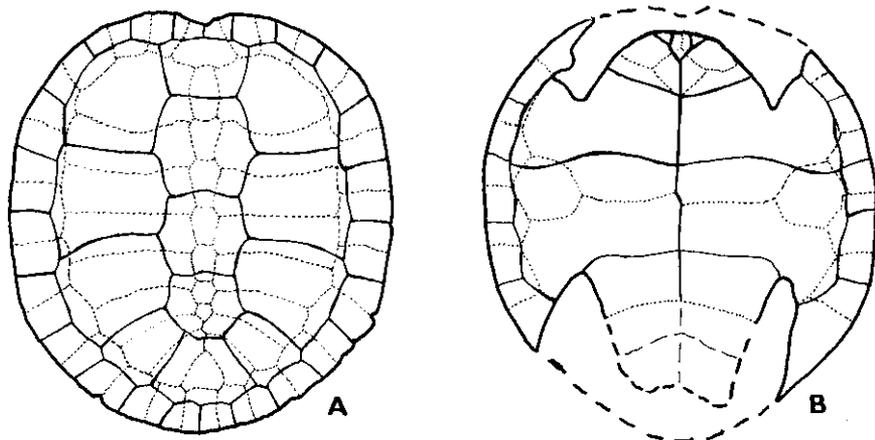


Fig. 182. *Rosasia soutoi* Carrington da Costa, un Pleurodiero del Cretácico Superior (Aturiense) de Portugal. (x 1/7).

La familia *Chelyidae* comprende *Pleurodiros* sin mesoplastrones, que, además, presentan grandes simplificaciones en el espaldar, pudiendo llegar a faltar todas las placas neurales. En el cráneo, tienen los premaxilares fusionados. Son formas actuales de Sudamérica y de Australia.

Metaquelíidos.—Comprenden formas aún más estables y con mayores simplificaciones que los anteriores. No tienen mesoplastrones ni escudos supramarginales (salvo en un género); los escudos vertebrales son más estrechos que los de los *Mesoquelíidos*, y tienen 4 pares de escudos costales (fig. 178, C). En muchos casos, pueden aparecer caracteres mesoquelídeos, como complicaciones secundarias.

Este suborden comprende una docena de familias, 4 de las cuales son incluidas por ROMER entre los Anfiquelíidos.

Los *Plesiochelyidae* y los *Sinemydidae*, son formas tempranamente especializadas; la bóveda craneal está completa, pero los huesos parietales y escamosos no están en contacto; los pubis están soldados al plastron, el número de placas neurales está reducido.

Los *Thalassemydidae* y los *Apertotemporalidae* son otras dos familias parecidas a las anteriores, y como ellas, incluidas por ROMER en los Anfiquelíidos. Como los anteriores, carecen de mesoplastrones, y está reducido el número de placas neurales, llegando en algunos casos a faltar. La pelvis no está soldada al plastron. El puente esternal es ligamentoso y poseen una fontanela plastral. Son los antecesores de los Criptodiros marinos.

Los *Dermatemydidae* forman un grupo de Criptodiros con caracteres primitivos, de los que sólo subsiste el género que da nombre a la familia. Los demás

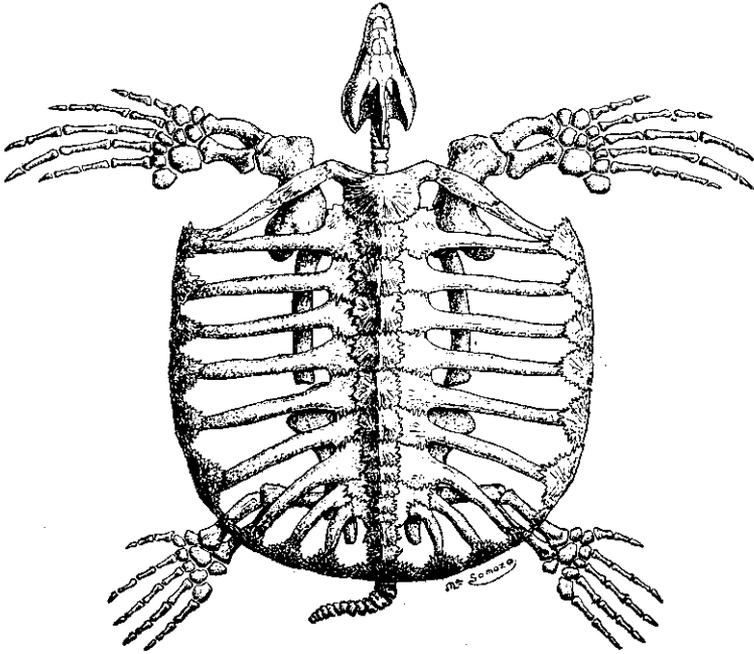


Fig. 183. *Archelon ischyros*, del Cretácico superior de Dakota (EE. UU.), una tortuga marina de caparazón reducido, del grupo de los Criptodios. (aprox. $\times 1/40$). (Según Wieland).

representantes son cretácicos o del Paleógeno, dudosos en cuanto a su exacta clasificación. En el cráneo, la región temporal está escotada y los frontales llegan hasta el borde orbital.

Los *Chelydriidae* comprenden las llamadas “tortugas-aligador” saltadoras (*Chelydra*, *Macrochelys*), y las tortugas enanas de pantano (*Staurotypus*, *Kinosternon*), todas americanas, aunque durante el Cenozoico han estado más repartidas. Tienen un plastron muy reducido, cruciforme, con fontanela media y con puente esternal ligamentoso; en el cráneo, los frontales no llegan a las órbitas.

Los *Toxochelyidae* y los *Protostegidae* comprenden formas fósiles con neurales y pleurales reducidos en extensión; con desarrollo de fontanelas y puente esternal ligamentoso. Peto variablemente reducido, también con fontanelas medial y laterales. Entre los *Protostegidae* están las mayores tortugas conocidas que corresponden al género *Archelon* (fig. 183), con las placas del espaldar muy reducidas y anchas osificaciones estrelladas en el hio- e hipoplastron.

Los *Cheloniidae* son las tortugas marinas actuales más típicas, con géneros como *Caretta*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, etc., derivadas de los *Toxochelyidae*. El espaldar tiene forma acorazonada, con las placas moderadamente reducidas y los escudos imbricados; las fontanelas plastrales están poco desarrolladas.

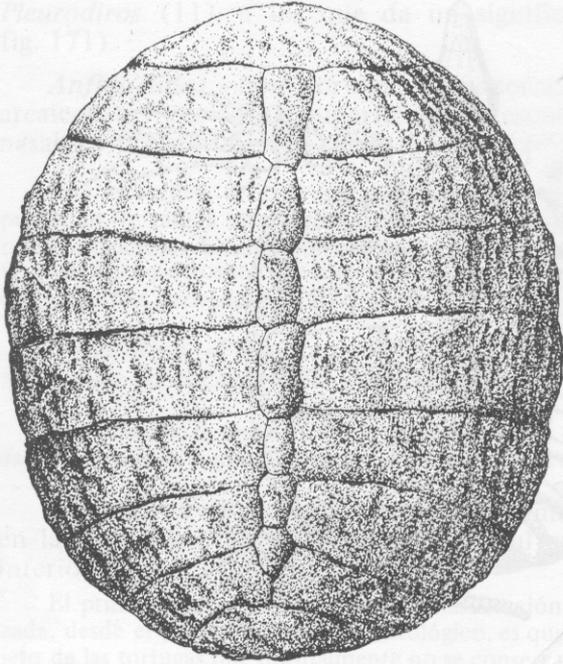


Fig. 184. *Trionyx marini* Sampelayo-Bataller, del Oligoceno de Almatret (Lérida). ($\times 1/2$). (Dibujo tomado de una fotografía, por A. M.^a Somoza).

Los *Dermodochelyidae* son las modernas “tortugas de cuero” marinas, relativamente escasas como fósiles. Presentan una reducción casi completa de placas y escudos, que están reemplazados por plaquetas óseas superficiales, epitecales, fijadas a la piel. Tan excepcional es este caparazón, que algunos autores las consideran como un suborden distinto más primitivo, pero lo más probable es que la actual *Dermodochelys* proceda de un tronco quelonídeo, por reducción del caparazón, acompañada de un desarrollo secundario de osículos dérmicos superficiales.

El cráneo presenta la bóveda completa, estando en contacto, secundariamente, los huesos parietales y escamosos.

Los *Trionychidae* o “tortugas de concha blanda”, se caracterizan por la ausencia de escudos córneos y de las placas óseas marginales, quedando independientes el espaldar y el peto. Al no tener puente esternal, las costillas tienen libres sus extremos distales. El plastron es reducido, con una laguna central en las formas modernas. La superficie ósea del caparazón suele estar esculpida en disposición meandriforme o granulosa (fig. 184). Es una familia restringida actualmente a los ríos de algunas zonas cálidas, pero en épocas anteriores fueron más abundantes. En el Oligoceno catalán y aragonés se encuentra la especie *Trionyx marini* (fig. 184); también se han encontrado Trionícidos en el Mioceno de Portugal y en el Paleógeno del Valle del Duero.



Fig. 185. Parte de un espaldar de *Palaeochelys lachati* (Sauvage), del Oligoceno de Tárrega (Lérida). (Según Sauvage).

— Los *Carettochelydae* poseen un cráneo netamente distinto de los anteriores, pero su caparazón muestra grandes similitudes, si bien la tendencia a la reducción no ha llegado tan lejos. Según sea la tendencia marcada en dicha reducción del caparazón, se distinguen dos subfamilias: en los *Anosteirinae* quedan vestigios de escudos córneos; mientras que en los *Carettochelynae* quedan placas marginales. La familia está representada actualmente por una única especie fluvial de Nueva Guinea, y se conocen algunos raros representantes de la familia en el Terciario. En España se han encontrado *Allaeochelys casasecai* del Eoceno del Valle del Duero que es un típico Caretoquélido, y *Trachyaspsis turbulensis*, Anosteirínido pantanoso del Cretácico de Teruel, también imperfectamente conocido.

Neoquélidos.— Están representados por los *Testudinidae* y *Emyidae*, en los que el caparazón es aún más simplificado y estable. Los escudos inframarginales, axilares e inguinales han desaparecido. Los adultos tienen los escudos vertebrales menos anchos, pero las formas juveniles tan anchos como los *Meso-* y los *Metaquélidos* (fig. 178, D).

La subfamilia *Platysterninae*, que sólo tiene un género asiático, se caracteriza por la presencia de un puente esternal ligamentoso; son muy características por el enorme cráneo y la cola muy larga.

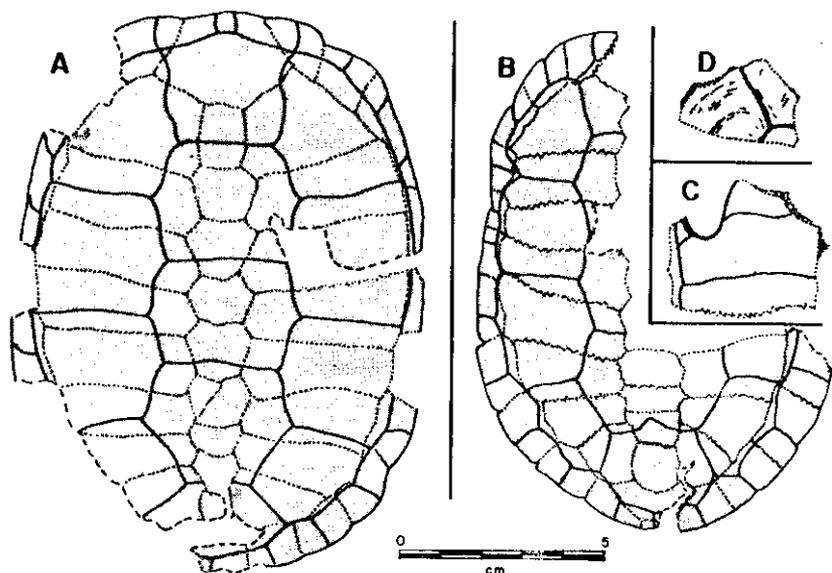


Fig. 186. Galápagos subfósiles de la Cueva de Nerja (Málaga). A, *Emys orbicularis* L. B, *Mauremys leprosa* (Schw.).

Los *Emydidae* comprenden las tortugas pantanosas, galápagos, “tortugas caja”, etc., de caparazón ovalado y aplanado, muy numerosas y cosmopolitas, tanto en la actualidad como en el pasado.

El género *Palaeochelys* está presente en el Oligoceno de Cataluña, con varias formas de clasificación específica problemática (fig. 185).

En el Neógeno español suelen encontrarse Emídidos que, por lo general, se suelen referir al género *Mauremys*, difícil de separar paleontológicamente de *Ocadia*. Se han registrado restos de *Ptychogaster*, *Geoemyda* y *?Clemmydopsis*, que testimonian la gran diversificación de esta familia, cuyos dos representantes ibéricos actuales, el galápagos normal (*Emys orbicularis*) y el leproso (*Mauremys leprosa*), eran ya frecuentes durante el Cuaternario (fig. 186). No se descarta la presencia de otros géneros de emídidos en esta época.

La familia *Testudinidae* encuadra a la mayoría de las tortugas terrestres actuales y fósiles. Cosmopolitas (salvo en Australia), se caracterizan fácilmente por su caparazón abombado.

Desde el comienzo del Mioceno se dan en España cuatro grupos de formas de diferente tamaño: *normales* (entre 20 y 40 cm de longitud), *semigigantes* (de 60 a 90 cm), *gigantes* (de 1,20 a 1,50 m) y *superigigantes* (1,80 m).

El género *Testudo*, frecuente en los yacimientos europeos, es el más característico de las formas *normales*, dándose la circunstancia de que la mayoría de los individuos registrados en España son juveniles. Entre las numerosas especies del Mioceno europeo figura *Testudo catalaunica* **Bataller**, muy relacionada con *T. antiqua*. Actualmente dos especies son "indígenas": *T. graeca* y *T. hermanni*, ambas en peligro de extinción.

Las tortugas terrestres *semigigantes*, todavía muy imperfectamente conocidas, proceden del Mioceno Inferior. Las primeras *gigantes* son contemporáneas con ellas. Del Mioceno Medio es la famosa *Geochelone bolivari* **H. Pacheco**, E. (fig. 172, 173 y 177); a ella le sucede, durante el Vallesiense, *G. richardi* **Bergounioux**. Del Plioceno francés es *G. perpiniiana* **Depéret**, último representante europeo de este interesantísimo grupo. Pero aún posteriores, del Plio-Pleistoceno, son los restos recientemente encontrados en La Mancha, de un individuo que midió 1,83 m, misma talla que la *G. (Colossochelys) atlas*, del Pleistoceno indio. Difícil de explicar resulta la pervivencia ocasional de tortugas gigantes en las islas Baleares (*G. gymnesicus*), en Malta (*G. robusta*) y en Canarias (*G. burchardi*).

Origen y filogenia de los Quelonios.

Los Quelonios forman un grupo característico y completamente distinto de los demás Reptiles, sin que se conozcan formas intermedias con otros grupos, salvo el dudoso *Eunotosaurus*. Los *Proganochelydae* del Triásico superior, que son los más antiguos, tienen ya caracteres propios avanzados, y las tortugas posteriores, sólo muestran pequeños y lentos avances evolutivos y perfeccionamientos, con escasas reducciones. La curiosa evolución "en mosaico" de estos Reptiles, hace que junto a caracteres modernos, se encuentren otros arcaicos.

La ausencia de intermedios conocidos, ha sido motivo de que se hayan propuesto diversas teorías sobre su origen (12), pero actualmente se admite, que ya en sus orígenes, los Quelonios eran auténticos "anápsidos", y que se han desarrollado a partir de un tronco cotilosaurio, estando divididas las opiniones, en cuanto si éste es el de los *Pareiasauridos* (W. K. GREGORY, 1946), o el de los *Diadéctidos* (OLSON, 1947).

La filogenia del grupo, de acuerdo con ROMER, comprende un grupo basal, de donde derivan los *Anfiquélidos*, que sucesivamente ha dado origen a los *Criptodiros* en el Jurásico, y a los *Pleurodiros* en el

(12) Algunos autores defendieron la similitud entre los *Quelonios* y los *Sauropterigios*, suponiendo que la ventana temporal propia de los reptiles "euriápsidos", está cerrada secundariamente en los Quelonios, pero esto no está claro, ni aún en las tortugas más antiguas, por lo que hoy se piensa que, en todo caso, se trata de una convergencia morfológica.

QUELONIOS

Cretácico inferior (véase la fig. 171); pero de acuerdo con ZANGERL (1969), la evolución se marcaría según niveles de organización, tal como ha sido expuesto al tratar de la clasificación. Pensamos que ambos criterios son perfectamente compatibles, y que la evolución ha podido realizarse paralelamente en los tres grupos considerados por ROMER.

Ecología de los Quelonios.

Sin duda la adquisición del caparazón en los Quelonios, constituyó una formidable adaptación defensiva, que se perfeccionó en el transcurso del tiempo, gracias a la posibilidad de retraer la cabeza para su protección eficaz, que no existía en las especies remotas.

Existen casos extremos; por ejemplo, en la "Tortuga cabezuda" (*Platysternum*), la cabeza es tan grande, que no puede replegarse dentro del caparazón; en las llamadas "Tortuga caja" (*Terrapene*), la retracción de la cabeza y de las extremidades se completa por flexiones del peto, cerrando casi por completo los orificios del caparazón.

Adaptaciones a la natación. Las extremidades de los Quelonios acuáticos, están profundamente modificadas, actuando como verdaderos "remos" durante la natación, ya que por su especial configuración, han de nadar batiendo el agua con sus cuatro extremidades.

En las tortugas de agua dulce, el cúbito y el radio se colocan en el mismo plano horizontal, de forma que, mientras la mano bate el agua hacia atrás, el miembro se aplica al cuerpo, girando alrededor de la articulación húmero escapular, y con frecuencia, las falanges de los dedos están alargadas.

En las especies marinas, los miembros adoptan una posición latero-horizontal, el húmero es recto y está girando 180° sobre su eje longitudinal, el radio es más largo que el cúbito y la mano no puede rebatirse sobre el zeugópodo. Los miembros posteriores, sufren análogas modificaciones.

En general, los Quelonios viven en regiones cálidas, con algunas excepciones según las distintas familias; en los países templados, soportan la estación fría en estado de letargo, como todos los Reptiles. Toleran bien el frío, pero no las temperaturas excesivamente elevadas.

Las especies marinas suelen efectuar larguísimas migraciones, relacionadas con el apareamiento y la puesta. Depositán ésta en tierra firme, enterrada en la arena. Recientemente se han relacionado estas migraciones, con hábitos ancestrales, provocados por la deriva continental (CARR y COLEMAN, 1974).

Es bien conocida la longevidad de estos Reptiles, en parte debida a su enorme resistencia a la mayoría de las inclemencias y cambios climáticos; sin embargo, en

las primeras etapas de su desarrollo, suelen ser presa fácil de los depredadores, lo cual se compensa por la numerosa puesta de huevos.

Los Quelonios de Sudamérica.

Las variaciones geográficas del puente intercontinental existente entre las dos Américas, han sido la causa de la grandiosa evolución faunística sudamericana, tan espectacular por lo que se refiere a los Mamíferos, y que también se ha dejado sentir en otros grupos biológicos, especialmente en los Quelonios, por la posibilidad que tienen estos Reptiles, de realizar migraciones, aprovechando los "cordones" de islas que debieron existir entre ambas Américas, durante el Terciario. Según Simpson, los componentes de esta fauna de Quelonios pueden agruparse en: formas extinguidas, endémicas supervivientes e invasoras antiguas y modernas.

1. *Formas extinguidas.* Constituyen una fauna aberrante, comparada con los fósiles holárticos y neotropicales. Como ejemplos más típicos se pueden poner los géneros *Niolamia* y *Crossochelys* (fig. 180), del Cretácico superior y del Eoceno de Argentina. Otro Anfiquélido sumamente interesante, es el descubierto recientemente en el NE del Brasil, *Arapipemys*, del Cretácico inferior, que ha servido de prototipo a una nueva familia, descrita por L. I. PRICE. Observa SIMPSON, que es raro que estos Quelonios no se conozcan en el Terciario medio, época en que los Mamíferos primitivos sudamericanos llegan a su apogeo.

2. *Formas endémicas antiguas supervivientes.* Los Pelomedúsidos son conocidos desde el Cretácico en el Brasil, en Argentina y en Bolivia, con especies de los géneros *Podocnemis* (fig. 181), *Roxochelys* y *Apodichelys*, y llegan a nuestros días con separación específica neotropical en el género *Podocnemis*. Los *Quélidos* se diferenciaron durante el aislamiento a que estuvo sometido este continente durante el Terciario.

3. *Formas invasoras, que llegaron a Sudamérica durante el Terciario.* A pesar del aparente aislamiento geográfico del continente, se puede constatar la presencia de inmigrantes venidos del Norte, especialmente los *Testudínidos*, que debieron utilizar el rosario de islas intercontinentales, y representarían radiaciones específicas del Terciario superior de la zona meridional norteamericana, algunas de ellas actualmente extinguidas.

4. *Formas invasoras de finales del Plioceno.* Se han incorporado a la fauna neotropical, cruzando hacia el Sur el puente interamericano, a partir del final del Plioceno, cuando se formó el actual istmo de Panamá. Son formas correspondientes a las familias *Kinosternidae*, *Dermatoemydidae*, *Chelydridae*, y los Emidinos *Trachemys* y *Geomyda*. Igual que ha ocurrido con los Mamíferos, hay Quelonios de este grupo que sólo sobreviven incorporados a la fauna neotropical (los *Dermatomydidae* y el género *Geomyda*), mientras que los demás, son actualmente tanto neotropicales como neárticos.

QUELONIOS

				Código Biozona	Millones de años	EMIDIDOS					TESTUDINIDOS					PELOMEDUSIDOS	CARETTOQUELIDOS	TRIONICIDOS	?ASTURIQUELIDOS	?DERMATEMIDIDOS	
						Emidinos	Baragurinos	Normales	Semi-gigantes	Gigantes	Supergigantes										
ACTUAL						X	X	X													
CUATERNARIO						X	X	X													
TERCIARIO	NEOGENO	PLIOCENO	SUPERIOR	15 - 16	-2		X	X													
			INFERIOR	14 - 15	-5		X	X	X												
	MIOCENO	SUPERIOR	MEDIO	9 - 13	-15		X	X	X	X											
			INFERIOR	3 - 8	-22		X	X	X	X											
				1 - 2																	
	PALEOGENO	OLIGOCENO	SUPERIOR	INFERIOR	x - z	-38										X					
				t - w														X			
EOCENO		SUPERIOR	MEDIO	n - s	-49										X					X	
	INFERIOR		i - m	-55											X	X		X			
	PALEOCENO			a - b	-65																
CRETACICO																					X

Cuadro en que se indica la distribución crono-estadigráfica de los Quelonios españoles. (Original de E. Jiménez Fuentes, 1984.)

La zona de expansión hacia el Sur de los Quelonios norteamericanos, comprendía la región que abarca Centroamérica, México y el SE de Estados Unidos. La fauna de tortugas de estas regiones, evolucionó en forma distinta a la de las latitudes medias, al no poder tolerar las condiciones climáticas más frías de éstas. Aunque su dirección habitual de migración, fue hacia el Sur, durante algunas épocas interglaciares o postglaciares se extendieron hacia el Norte, y también se han podido producir migraciones locales, desde Sudamérica a Centroamérica.

La distribución actual de los Quelonios sudamericanos, responde a las mismas premisas climáticas que otros grandes grupos faunísticos, distinguiéndose las regiones ecuatorial y austral, de límites imprecisos.

Importancia estratigráfica de los Quelonios.

Los Quelonios constituyen uno de los grupos de Vertebrados posiblemente más abundantes en el registro estratigráfico, sobre todo en el Terciario, lo cual es debido, más que a su abundancia en las biocenosis, a la estructura y compacidad del caparazón, con su capacidad de resistencia a las presiones, ya que no es raro encontrar caparazones completos, y a que, por su naturaleza sólida, no es alimento adecuado para los animales necrófagos. Estas condiciones no se cumplen, en el caso de la cabeza, extremidades y resto del cuerpo, por lo que, en general, sólo se conserva fósil el caparazón.

Pero, salvo raras excepciones, no son buenos fósiles característicos, pese a su relativa abundancia, al no presentar gran dispersión horizontal ni escasa vertical: lo primero se debe a su dependencia del clima (suelen ser habitantes de climas cálidos), y del medio biológico; lo segundo, a su lenta evolución.

A pesar de que, por estos condicionamientos, las tortugas no son buenos fósiles para establecer grandes correlaciones, si lo son, en cambio, a nivel local. Por otra parte, si son buenos indicadores paleoclimáticos y, en algunos casos, también de biofacies definidas.