

Quelonios fósiles  
de la cuenca del Duero

Emiliano JIMÉNEZ FUENTES  
*Universidad de Salamanca*

**LOS VERTEBRADOS FÓSILES  
EN LA HISTORIA DE LA VIDA  
EXCAVACIÓN, ESTUDIO Y PATRIMONIO**

**SEPARATA**



Ediciones Universidad  
**Salamanca**

# Quelonios fósiles de la cuenca del Duero

Emiliano JIMÉNEZ FUENTES  
*Universidad de Salamanca*

## INTRODUCCIÓN

En 1992 la Junta de Castilla y León y el Museo de Salamanca publicaron un libro monográfico sobre los vertebrados fósiles del territorio. Uno de sus capítulos estaba dedicado a los quelonios (JIMÉNEZ, 1992).

La estructura que se sigue en la monografía que ahora se presenta es la misma que se utilizó entonces, sustituyendo los datos exhaustivos de 1992 por los últimos hallazgos, como es el caso de los pelomedúsidos y trionícidos, o por las últimas deducciones, como en el de los testudínidos gigantes.

Otra novedad es la supresión del apartado dedicado a los ecosistemas, dado que la teoría defendida en 1992 sobre la relación depredador-presa entre el cocodrilo *Asiatosuchus* y el Caretoquélido *Allaeochelys* ha sido desvirtuada recientemente (JIMÉNEZ, *i.l.*).

\*\*\*

Los quelonios son reptiles anápsidos con características que les identifican netamente, sin que se conozcan grupos faunísticos intermedios. Ya *Proganochelys*, *Proterochersis*, y otras formas del Triásico de Alemania, Tailandia, Sudáfrica y

Arizona (USA) (GAFFNEY, 1991) tienen los rasgos propios de estos animales: cuerpo cerrado en un caparazón y ausencia de dientes.

A este respecto el origen de los quelonios se ha teorizado entre los Eumotosaurios y los Captorhínidos, no habiendo hoy ninguna duda en situarlos entre los anápsidos. *Eumotosaurus*, que fue dado como su ancestro, hasta hace poco tiempo, es un cotilosaurio (KEYSER & GOW, 1981). *Owenetta*, del Pérmico Superior de Sudáfrica, parece evidenciar que los procolofónidos son un grupo hermano de las tortugas (REISZ & LAURIN, 1991).

La gran especialización de los quelonios —la defensa— se manifiesta espectacularmente en su caparazón, formado por una parte ventral plana, el peto o plastron, y otra dorsal, cóncava, el espaldar. Ambas partes están unidas lateralmente por los puentes esternales, óseos o cartilagosos, según los casos.

La mayoría de los quelonios tienen su caparazón formado por dos cubiertas superpuestas. La interna, de naturaleza ósea, la estructuran placas unidas por suturas. La externa está constituida por escudos córneos, separados por surcos.

La cubierta córnea puede faltar en algunas familias, como es el caso de los trionícidos y caretoquélidos (aunque algunos presentan esbozos de escudos). En las marinas «tortugas laúd» el caparazón es de naturaleza correosa.

El modelo básico de espaldar presenta tres órdenes de placas óseas y otros tantos de escudos córneos. Por lo que respecta a las placas, la serie sagital está formada por la nugal, relacionada con las inserciones del cuello, las neurales, prolongación de las vértebras, las suprapigales (una o dos) y la pigal. A ambos lados de la serie sagital están las placas pleurales, similares a la porción dorsal de las costillas de otros vertebrados, y, rodeando al conjunto, las placas periferales.

En cuanto a la cubierta córnea del espaldar, tiene la misma estructura: en la línea central los escudos vertebrales; en medio, los costales; rodeando todo, los marginales. Al central anterior, si lo hay, se le suele llamar prevertebral o cervical. En el mismo caso, al posterior se le llama caudal.

Este modelo «básico» puede variar en número de elementos, disposición, forma, abombamiento, e incluso omisiones. Así, por ejemplo, los trionícidos, además de no tener cubierta córnea, tampoco tienen placas periferales. Hay numerosos ejemplos de quelonios con la serie neural discontinua, e incluso ausente... En raros casos, no tanto en las formas más primitivas, puede haber placas supernumerarias.

Más variada aún es la estructura de los petos. Básicamente está constituido por una placa ósea impar, el entoplastron, situado en el centro del lóbulo delantero y, de delante hacia atrás, los siguientes pares de placas: epiplastrones, hioplastrones, hipoplastrones y xifiplastrones. Puede haber otro par más, los mesoplastrones, que pueden estar unidos sagitalmente, o no.

Los escudos córneos del peto, de delante hacia atrás, son: un intergular y pares de gulares, humerales, pectorales, abdominales, femorales y anales. Puede haber, además, escudos axilares e inguinales. Y también pueden faltar algunos elementos, como el intergular.

El contorno del caparazón es ovalado o cordiforme, visto desde arriba; su perfil es aplanado, dinámico, en las formas acuáticas, muy abombado en las terrestres. También con perfiles intermedios, como en los emídidos o «galápagos».

Si lo que define a primera vista a un quelonio es su caparazón, que lo diferencia netamente de los demás animales, sólo comparable al de los armadillos y glyptodontes, lo más importante de su anatomía, a efectos taxonómicos, es el cráneo.

Sin embargo, no nos ocuparemos de ello en esta monografía, posponiéndolo para otra ocasión. Tampoco mencionaremos otras piezas características, como son los huesos de las extremidades y de las cinturas.

\*\*\*

Partiendo del modelo básico expuesto en el apartado anterior, la variedad de tortugas, por lo que se refiere al Terciario de la cuenca del Duero, se reduce a cuatro familias, que, en forma simplificada se identifican con la siguiente clave.

I: Placas de superficie esculpida.

II: Placas de superficie lisa.

IA: Con placas periferales ..... CARETOQUÉLIDOS

IB: Sin placas periferales ..... TRIONÍCIDOS

IIA: Surco costo-marginal coincidiendo con la sutura pleuoperiferal. Serie neural unida a la placa suprapigal. Borde delantero con reborde visceral grueso. SIN intergular ..... TESTUDÍNIDOS

IIB: Surco costo-marginal NO coincidiendo con la sutura pleuoperiferal. Serie neural NO unida a la suprapigal. Borde delantero SIN reborde visceral grueso. CON intergular ..... PELOMEDÚSIDOS

Si esta clave —que consideramos únicamente útil como iniciación— resulta clara para las formas de superficie externa esculpida, no lo es tanto para las «lisas». Como suele ocurrir con casi todo, el concepto expuesto puede producir confusión por las excepciones, que en este caso son muchas.

Así, hay pelomedúsidos con superficie ligeramente vermiculada, que podrían confundirse con caretoquélidos erosionados. Si los fragmentos de placas son pequeños, puede equivocarse la atribución familiar entre los tipos con superficies vermiculadas.

En cambio, la identificación entre los dos tipos de placas de superficie lisa resulta fácil por la gran cantidad de rasgos que los diferencian: grosor de placas, su anatomía, superficie, estrías de crecimiento, etc.

### **DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LOS QUELONIOS FÓSILES EN LA CUENCA DEL DUERO**

No se sabe absolutamente nada de cómo era la fauna durante el Paleoceno, el Mioceno inferior y el Plioceno de la cuenca del Duero. Por otra parte, la información sobre el Cretácico y el Oligoceno es escasa si la comparamos con la del Eoceno. Y sin duda los quelonios del Mioceno medio y superior son más variados de lo que, hoy por hoy, se conoce.

Los caretoquélidos tienen una distribución temporal muy corta, limitándose al Eoceno más bajo, y con una extensión geográfica también muy restringida —sólo en Zamora—.

La distribución de los trionícidos, que podría ser temporalmente continua, aparentemente no lo es, dadas las notables diferencias entre los localizados entre las divisiones del Eoceno.

Entre los pelomedúsidos y testudínidos las variaciones temporales son más complejas y se tratarán con más detalle en los apartados correspondientes.

Parece haber dos lapsos de tiempo, que coinciden con los hiatos en nuestro conocimiento de la quelonofauna, con profundos cambios de ésta.

Así, durante el hiato paleoceno las formas vermiculadas cretácicas son sustituidas por sus sucesores, los caretoquélidos. Los competidores de estos últimos durante el Eoceno, los trionícidos, no son conocidos en el Cretácico de la cuenca del Duero.

El hiato de la quelonofauna a sus formas modernas se produce durante el Oligoceno-Mioceno, y viene marcado por la desaparición de los pelomedúsidos y un cambio total de los testudínidos.

Estos cambios paleoquelonológicos pueden haber tenido diversas causas. El hiato Cretácico-Paleoceno puede haberse originado dentro de un contexto general de toda la fauna, que no parece haber tenido consecuencias tan drásticas en lo que respecta a los pelomedúsidos. La desaparición de éstos en el Oligoceno-Mioceno, ha sido progresiva —suponemos— y de causa climático-geográfica.

### **LOS PELOMEDÚSIDOS DE LA CUENCA DEL DUERO**

Los pelomedúsidos son quelonios que hoy habitan los ríos tropicales de la Gran Cuenca amazónica, de África Central y Oriental y de Madagascar (WAYNE

KING & BURKE, 1989). Su registro fósil es mucho más amplio, en espacio y tiempo (BROIN, 1988; PRITCHARD & TREBBAU, 1984).

Entre las características que definen la morfología del caparazón están: en el espaldar, serie neural generalmente de 7 placas separadas de la única suprapigal. Sin embargo, las excepciones son numerosas, con 6 ó 5 placas seguidas o discontinuas, e incluso con ninguna placa. Ornamentación mayoritariamente lisa, con estrías muy marcadas en los estadios seniles. Algunas veces, ligeramente vermiculada.

En el peto, presencia de un escudo intergular (rarísimamente 2) y de dos mesoplastrones separados. Puntas xifiplastrales abiertas; estadísticamente, más en las hembras (ALARCÓN PARDO, 1969).

\*\*\*

En el Eoceno de Europa Occidental es patente la dualidad entre formas de pelomedúsidos de dos tallas diferentes: de hasta 25 cm de longitud y de hasta 60 cm o más. Ha sido registrado así tanto en España, como en Francia (BROIN, 1977; JIMÉNEZ, 1992, 1993).

En España las dos tallas nunca se han registrado en el mismo yacimiento, pareciendo indicar que corresponden a ecosistemas diferentes (JIMÉNEZ, 1992; JIMÉNEZ & ALONSO, 1993).

La especie pequeña hasta ahora única citada en España, *Neochelys zamorensis* Jiménez, 1992, se diferencia de la francesa *Neochelys arenarum* Broin, 1977 en detalles anatómicos en el peto (JIMÉNEZ, 1993). Los pequeños pelomedúsidos han sido citados en Silveirinha (Portugal), como similares a una u otra especie (BROIN in ANTUNES & RUSSELL, 1981; JIMÉNEZ, 1993). No obstante, en opinión reciente de F. DE LAPPARENT DE BROIN a M. T. ANTUNES, el pelomedúsido de Silveirinha y *N. zamorensis* no son idénticos (ANTUNES, *l.l.*).

En la provincia de Zamora, *Neochelys zamorensis* se presenta en dos grupos de yacimientos separados ambos por el río Duero. Los del S (Sanzoles, El Viso, Jambrina) han sido datados con mamíferos como MP 13-14. No así los del N (Cubillos-Valdegallina), donde la única fauna descubierta, además del pequeño pelomedúsido, consiste en un cocodrilo también muy pequeño, definido dentro del género *Diplocynodon*. La edad de estos yacimientos septentrionales puede ser inferior a la de los del S.

Como novedad apuntaremos aquí que pudiera ser que los pelomedúsidos de Cubillos-Valdegallina sean de otra especie diferente a *Neochelys zamorensis*, cuya localidad-tipo es Sanzoles. Podría ser coespecífica con la de Silveirinha, yacimiento datado como MP 7.

\*\*\*

Respecto a los pelomedúsidos de talla grande, en la cuenca del Duero se han citado varias especies que han caído en sinonimia con *Neochelys salmanticensis* (Jiménez, 1968) (ver un resumen detallado en Jiménez, 1992). Hoy se puede afirmar que estos pelomedúsidos son característicos de 3 niveles:

1. El inferior corresponde a los yacimientos Casaseca-Corrales y a algunos niveles del área de Sanzoles (MP 13-14), donde PRADO JURADO (1986) apunta la posibilidad de una especie diferente a *Neochelys salmanticensis*. La presencia de pelomedúsidos de las dos tallas en los yacimientos del área de Sanzoles es sólo aparente pues nunca están en los mismos niveles de una localidad (JIMÉNEZ & ALONSO, 1993).

2. El nivel medio de pelomedúsidos grandes corresponde a los yacimientos de los escarpes del río Tormes, en Salamanca (Cabrerizos, Aldealengua, Villamayor, Aldearrubia, San Morales, Babilafuente) datados como MP 16. El Teso de la Flecha es la localidad-tipo de *Neochelys salmanticensis*. Respecto a *Duerochelys arribasi* Jiménez, 1975, que se caracterizó en 3 ejemplares de un área muy concreta por la presencia de dos escudos intergulares, debe ser considerada simplemente como un «caso curioso» o como una anomalía de las muchas que pueden darse en esta familia de quelonios, bien por enfermedad o por traumatismo (JIMÉNEZ, *l.l.*).

Este nivel de pelomedúsidos grandes se da también en el área de Fuentesauco (Zamora) (JIMÉNEZ, CUESTA & GIL, 1994), y en Mazaterón (Soria) (JIMÉNEZ, 1992; CUESTA & JIMÉNEZ, 1993).

3. Hay un nivel superior, mal conocido, en los escarpes del río Guareña (Molino del Pico), datado provisionalmente como MP 18-20, o más alto. Los pelomedúsidos encontrados, muy fragmentarios, se caracterizan por un grosor extraordinario, pero poco más se puede decir de ellos (JIMÉNEZ, 1984b).

## LOS TRIONÍCIDOS DE LA CUENCA DEL DUERO

Los trionícidos son, hoy, las «tortugas blandas» o «feroces», habitantes de los ríos tropicales de todo el mundo, donde ocupan hábitats muy variados, en el puesto de los pequeños depredadores.

El caparazón se caracteriza por la ausencia absoluta de escudos córneos y de placas periferales. El borde distal de las placas pleurales muestra las terminaciones costillares puntiagudas que, en vida del animal, están recubiertas por un borde carnoso (a lo que deben el «alias» de «blandas»).

El peto es muy variable en estos quelonios, por lo general cruciforme y con las placas separadas unas de otras, parcial o totalmente.

Se conocen numerosas especies fósiles en todo el mundo, desde el Cretácico. Sin embargo, la gran variabilidad que se da en esta familia, a nivel sexual e

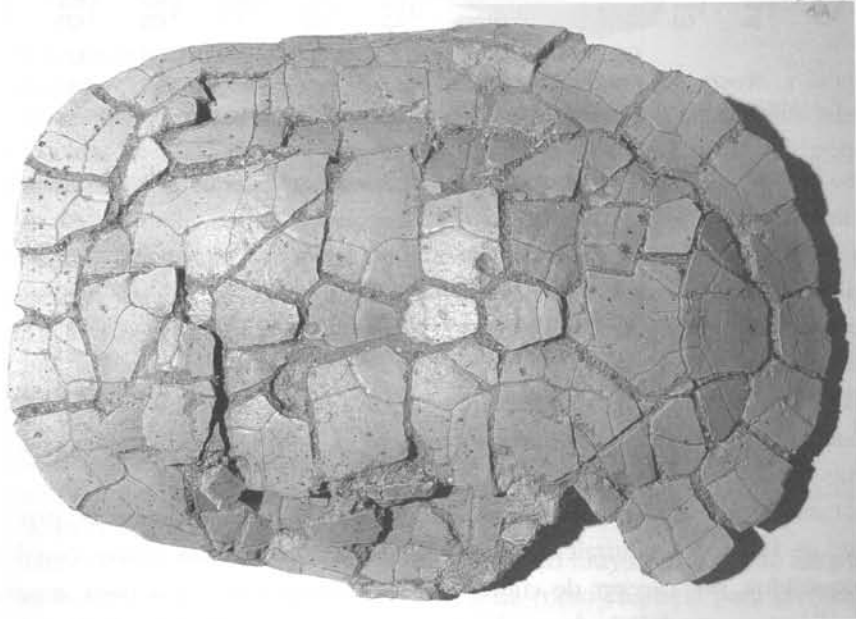
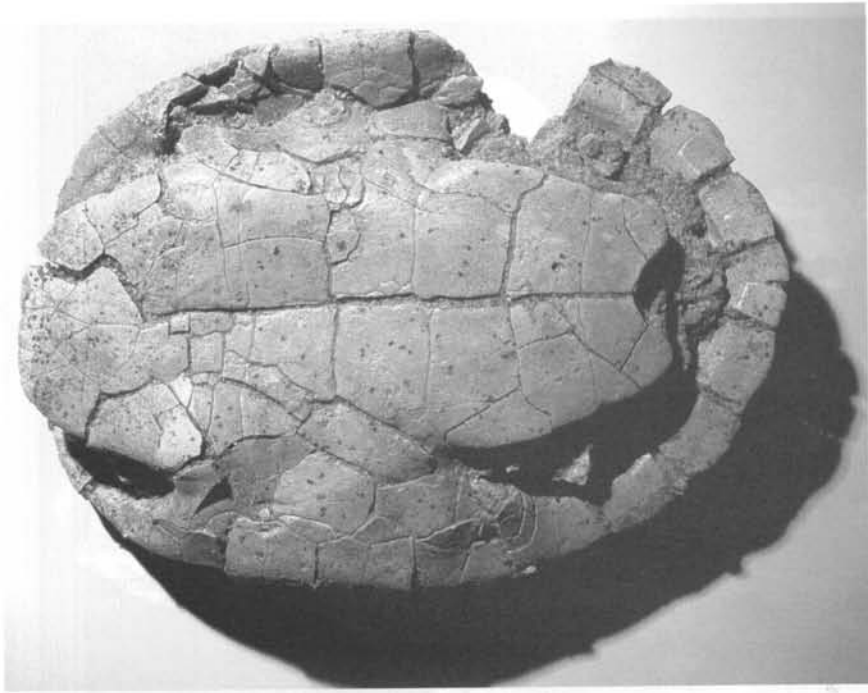


FIGURA 1. Un pelomedúsido (*Neochelys* aff. *salmanticensis* [Jiménez], 1968) del Eoceno medio (MP 13-14) de Corrales (Zamora).



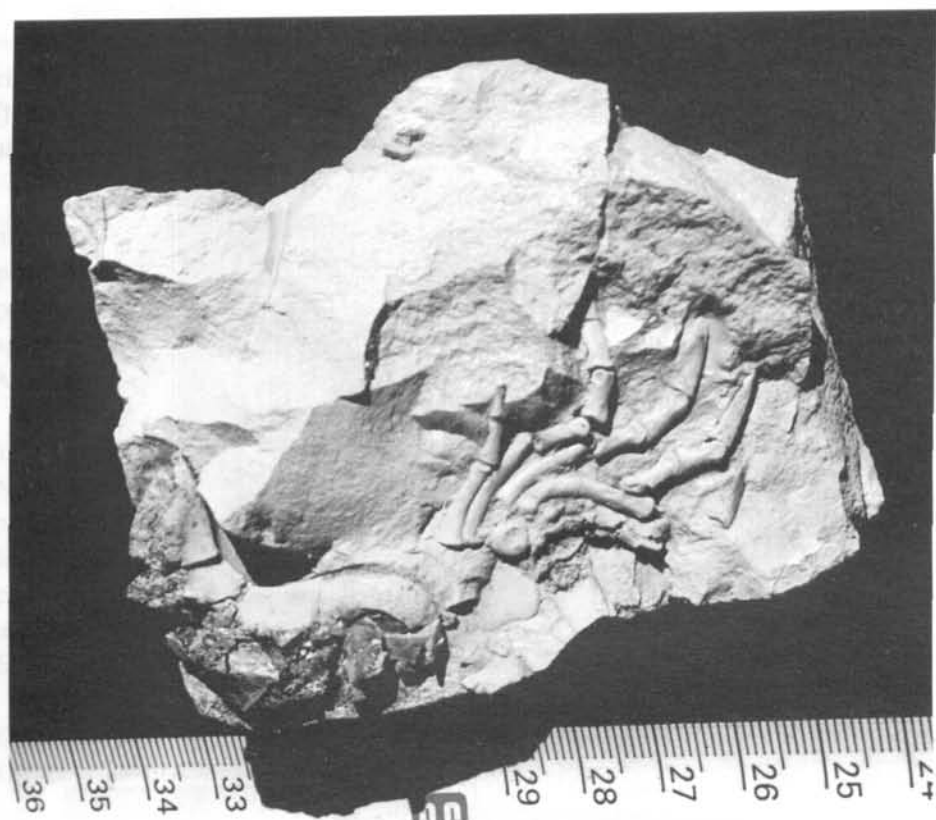


FIGURA 2. *Neochelys zamorensis* Jiménez, 1992. Eoceno medio (MP 7-14). Valdegallina (Zamora). Miembro posterior derecho.

incluso individual, hace que gran cantidad de las descritas sean hoy consideradas sinónimas o revisables.

La gran variabilidad individual y sexual en los trionícidos hace que, en la actualidad, todas las determinaciones específicas se basen en los caracteres craneales, siendo inseguras las basadas en los restos de caparazones, y más aún si éstos están incompletos.

Aunque los trionícidos están presentes en casi todos los niveles fosilíferos del Paleógeno de la cuenca del Duero, su registro es pobre, si se compara con el de otras familias de quelonios.

La razón por la que no aparecen ejemplares completos o, al menos, placas unidas, es la propia naturaleza de su caparazón que, como ocurre con los caretoquélidos, por carecer de cubierta córnea superpuesta a la ósea, resulta extraordinariamente frágil, de modo que al mínimo esfuerzo se disgregan y

separan las placas, que en vida del animal están débilmente suturadas y unidas por tejidos no óseos. Sólo en casos excepcionales se encuentran placas unidas.

La relación de yacimientos con trionícidos de la cuenca del Duero, agrupados por niveles, es la siguiente (JIMÉNEZ, 1992; JIMÉNEZ & ALONSO, 1993):

1. Nivel Cubillos-Valdegallina. Valdegallina, Tardemayas I y II (MP 9-14).
2. Nivel Casaseca-Corrales. Santa Clara de Avedillo, Sanzoles, Corrales (lechos aislados) (MP 13-14).
3. Escarpes del Tormes. Cabrerizos, Aldealengua, Caenes B-2, Caenes B-5 (MP 16).
4. Mazaterón (MP 16-17).
5. Villoruela (MP 18).
6. Escarpes del Guareña, Molino del Pico (MP 18-?).

Todos los hallazgos son fragmentarios. Tan sólo han sido identificados específicamente como *Trionyx* cf. *michauxi* Broin, 1977, dos hioplastrones procedentes de Corrales y Santa Clara de Avedillo (Zamora) (JIMÉNEZ & ALONSO, 1993).

Los trionícidos parecen incompatibles con los caretoquélidos. FINCIAS (1987) apunta la posibilidad de que es un problema de competencia ecológica entre estos dos grupos de gran semejanza anatómica y, probablemente, de comportamiento, ocupando ambas familias rivales, representadas por los géneros *Trionyx* y *Allaeochelys* respectivamente, el papel de los pequeños depredadores fluviales.

## LOS CARETOQUÉLIDOS DE LA CUENCA DEL DUERO

Tan sólo se conoce un caretoquélido actual, *Carettochelys insculpta* Ramsay, hábil nadador de la cuenca del río Fly, en Nueva Guinea, y de una pequeña zona del NE de Australia (WAYNE & BURKE, 1989).

Pero la familia ocupó una gran extensión durante el Terciario Inferior, especialmente en el Eoceno de Europa Occidental y Norteamérica. Con posterioridad a esta época, sólo se conoce una especie en el Mioceno australiano, suponiéndose una continuidad, desconocida aún, en el continente asiático.

Los caretoquélidos se caracterizan por la ausencia de escudos dérmicos, pero, a diferencia de los trionícidos, poseen placas periferales que forman un fuerte puente esternal. La estructura del espaldar es bastante parecida a la parte ósea de los pelomedúsidos: placas preneural, 7 neurales, suprapigal separada y pigal; pleurales y periferales. Se han observado diferencias morfológicas de dos tipos en la serie neural (FINCIAS, 1987).

El peto, cruciforme, muestra suturas óseas, no muy fuertes, entre las placas, salvo la hio-hipoplastral, suelta, que funciona como charnela para favorecer el movimiento natatorio-respiratorio.

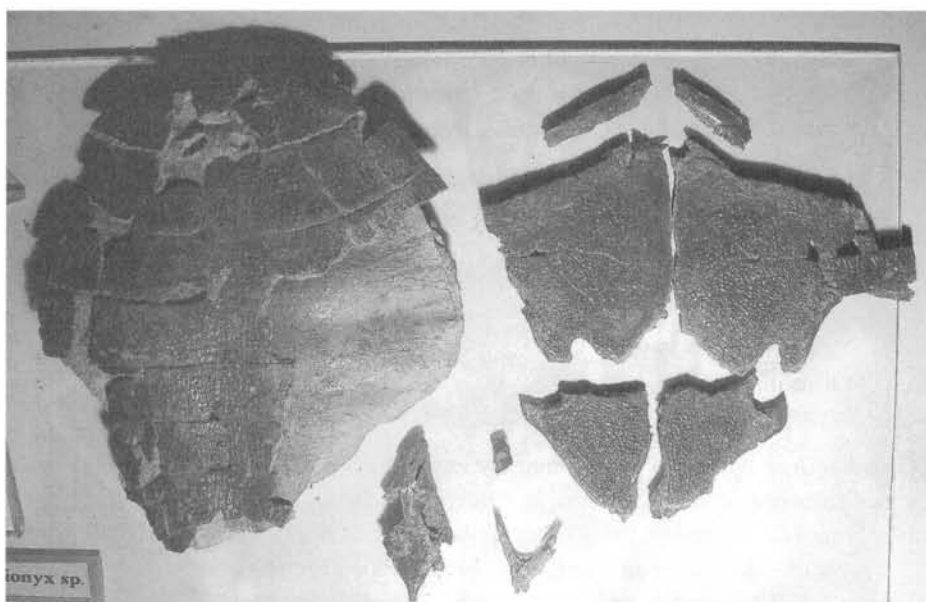


FIGURA 3. *Trionyx* sp. Oligoceno. Auñón (Guadalajara).

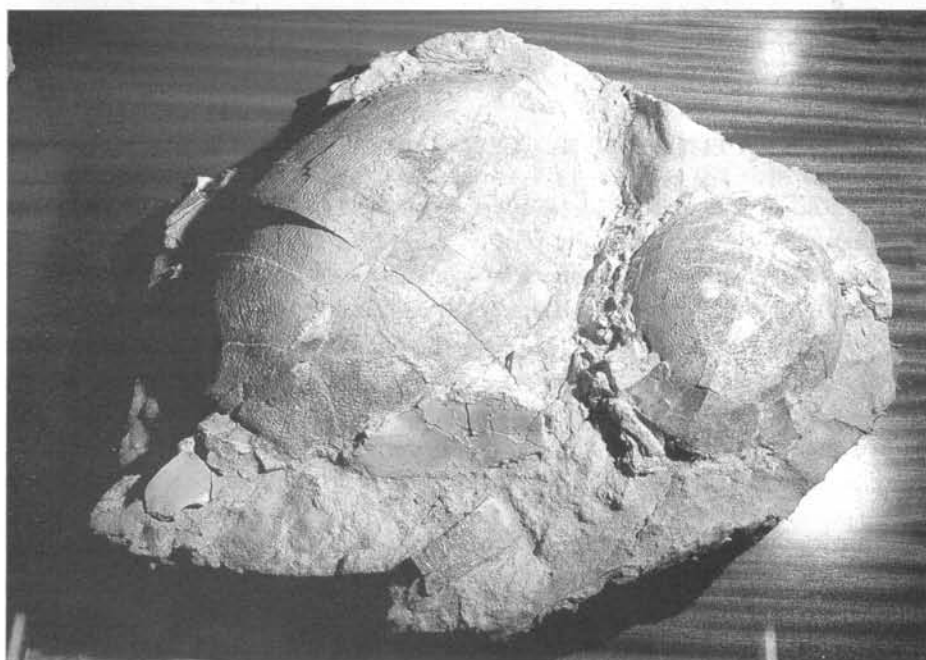


FIGURA 4. *Allaeochelys casasecai* Jiménez, 1971. Eoceno medio (MP 13-14). Corrales (Zamora). Hembra adulta y macho inmaduro (excavación 1994).

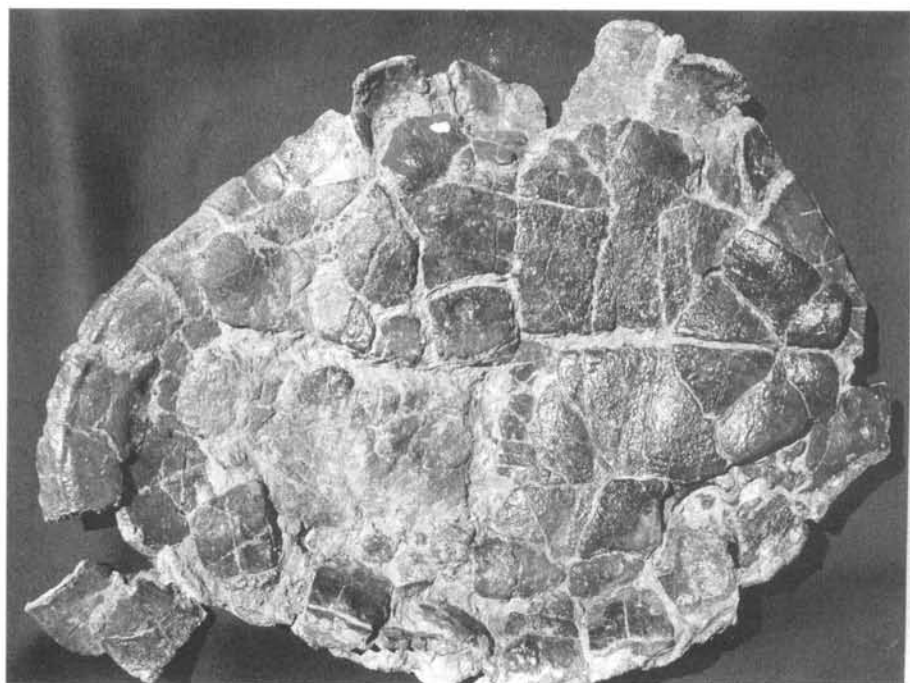


FIGURA 5. *Hadrianus* sp. Eoceno medio (MP 16-17). Mazaterón (Soria).

Una historia muy completa de los descubrimientos y circunstancias del conocimiento progresivo de la especie *Allaeochelys casasecai* Jiménez, 1971, ha sido presentada por JIMÉNEZ (1992). Desde entonces se ha añadido el hallazgo y extracción de otro gran bloque con dos ejemplares de distinto tamaño, en Corrales, en julio de 1994. De los dos, el más pequeño, el único de esta talla que se ha encontrado hasta la fecha (placas sueltas sí eran conocidas), muestra una quilla dorsal muy patente. Por desgracia no apareció el peto de este ejemplar, que nos hubiera aclarado más detalles sobre la diferenciación sexual y ontogenia de *Allaeochelys casasecai*.

#### TESTUDÍNIDOS FÓSILES DE LA CUENCA DEL DUERO

Los testudínidos están netamente diferenciados en la cuenca del Duero, al igual que ocurre en toda Europa Occidental, en dos grupos característicos de las dos divisiones del Terciario. Del Paleógeno son los testudínidos primitivos, representados por los géneros *Hadrianus*, *Cheirogaster* y *Ergilemys*. Del Neógeno, las formas modernas, que se separan netamente según dos tamaños, de talla normal y las gigantes.

## EL PALEÓGENO

Los testudínidos más antiguos de la cuenca del Duero proceden del Eoceno superior de Mazaterón (Soria) (JIMÉNEZ, CUESTA *et al.*, 1989; CUESTA & JIMÉNEZ, 1993). Se trata de tortugas terrestres semigigantes que tienen como características: el reborde epiplastral avanzado en forma de pala con los vértices destacados; la serie neural consta de nueve placas estrechas; la región pigal es de tipo *geoquelónido* (LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957), con dos suprapigales, siendo la segunda ovalada y corta. Estas características permiten definirlos dentro del género *Hadriannus* Cope, 1878. Es de notar que presentan diferencias notables con otros miembros de dicho género, de Francia, Alemania y Austria, especialmente en el reborde de los epiplastrones.

Las estrías de crecimiento de los ejemplares mazateronenses son muy características, y recuerdan las que posee el único espécimen de *Asturichelys multicostatus* Bergounioux, 1957, del Eoceno superior de Oviedo (JIMÉNEZ, 1977) razón por la cual se ha sugerido una correlación (JIMÉNEZ, CUESTA *et al.*, 1989). El número inusual de placas pleurales de *Asturichelys* —10, a lo que debe su nombre—, no se da en Mazaterón.

\*\*\*

En el Oligoceno de Los Barros (cantera de arcilla a 4 km de Ávila) también se han registrado testudínidos (JIMÉNEZ *et al.*, 1988). Lo exíguo de los hallazgos no permite una identificación precisa, habiendo dudas entre una determinación como *Cheirogaster* (género creado por Bergounioux) o *Ergilemys* (por Ckhikvadze).

## LOS TESTUDÍNIDOS NEÓGENOS DE TALLA «NORMAL»

El modelo típico de los quelonios, la tortuga por antonomasia, es la tortuga terrestre, la *Testudo*, paradigma de estructura acorazada, cuya disposición ósea dio origen a la táctica militar romana del mismo nombre, hecha a base de escudos rodeando y cubriendo a la soldadesca.

El género es conocido desde el Oligoceno en Mongolia. En Europa Occidental están pendientes de resolverse numerosos problemas, como consecuencia de la falta absoluta de datos craneales.

A nivel específico existen numerosas especies fósiles, demasiadas. La razón de esta abundancia de nombres estriba, además de en la ausencia de cráneos, en que muchos holotipos están definidos a base de ejemplares incompletos, y también a que una buena parte debe corresponder a individuos inmaduros.

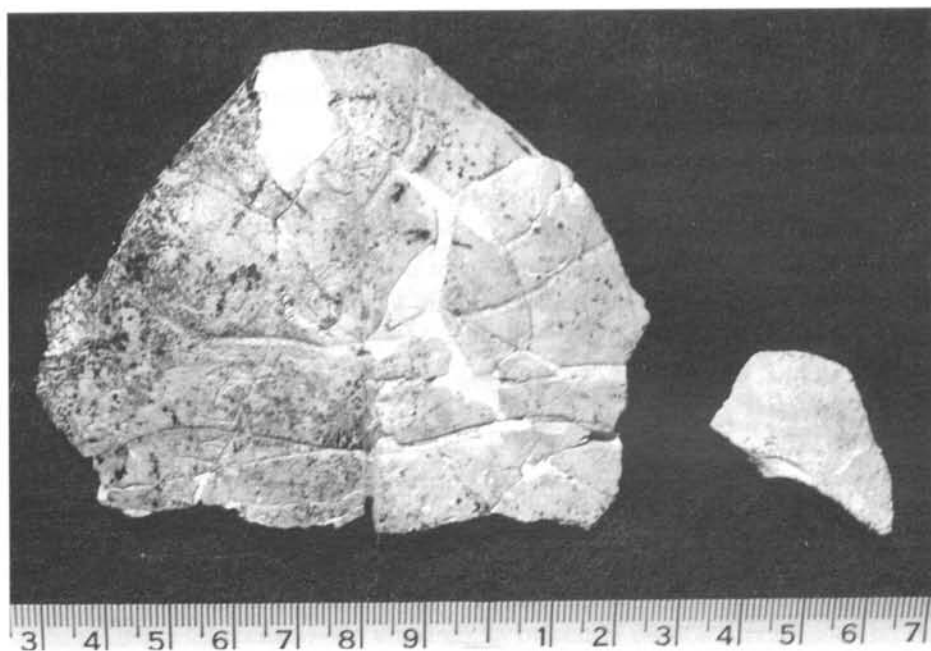


FIGURA 6. *Testudo* aff. *catalaunica* Bataller, 1927. Mioceno (Vallesiense), Los Valles de Fuentidueña (Segovia). Lóbulo delantero del peto, con fontanella abierta y suprapigal I.

Ello se explica por los hábitos solitarios de los individuos adultos de esta familia. La cercanía de aguas es solamente esencial para los inmaduros, lo que puede aclarar por qué, en los yacimientos con acumulación de restos de vertebrados de todo tipo, sean aquellos infrecuentes.

El tamaño de los testudínidos de talla «normal» oscila entre los 15 y los 40 cm. Como rasgo más característico de su perfil, está su gran abombamiento, que origina una diferenciación sexual muy marcada: las hembras son de peto plano o convexo, mientras que los machos lo tienen cóncavo para poder efectuar el acoplamiento sin problemas de equilibrio.

Otro rasgo de diferenciación sexual muy claro se da en la placa pigal, curvada hacia el interior en los machos y hacia el exterior en las hembras.

Los testudínidos modernos, tanto los «normales» como los gigantes, tienen la serie neural formada por placas octogonales y rectangulares, unidas a una o dos suprapigales. Los de talla normal tienen escudo prevertebral; no lo tienen los gigantes de tipo «geoquelonino».

La distribución de las periferales es identificatoria. Es característico que el surco costo-marginal coincida con la sutura pleuro-periferal. Esto provoca que dicho espacio esté abierto como una gran fontanella al comienzo de la vida del

animal, y que la periferia esté sostenida por las puntas costillares. Con el crecimiento, las fontanellas van cerrándose desde delante hacia detrás, no siendo raro que aún conserve abiertas las posteriores cuando el individuo, y más si es hembra, ya es fértil.

En el peto, en posición central hio-hipoplastral, también hay una fontanella, pero ésta se cierra mucho antes que las pleuro-periferales. Suele pasar desapercibida en las observaciones paleontológicas.

El peto es muy simple, sin intergular ni mesoplastrones, habiendo notables diferencias genéricas y específicas basadas en la colocación y forma de los escudos córneos, especialmente en los hioplastrones, o en la forma del apuntamiento epiplastral, grosor y forma del reborde visceral gular, entoplastron, etc.

Todas estas consideraciones son válidas, tanto para los testudínidos de talla «normal» como para los gigantes, pero no para los que aquí hemos llamado primitivos, propios del Paleógeno.

### **LAS *TESTUDO* DE LA CUENCA DEL DUERO**

La redefinición de las *Testudo* s.l. paleárticas pre-cuaternarias es uno de los grandes retos actuales de la Paleoqueloniología, motivado por la ausencia total de cráneos entre las más de sesenta especies que se han descrito, basadas en restos parciales; a dichas «especies» hay que sumar un considerable número de ejemplares innominados.

Los intentos realizados se han basado en la redefinición de las especies actuales bajo diversos puntos de vista, e intentar establecer unas líneas evolutivas que lleguen al resultado final que hoy vivimos. Sin embargo estas líneas son sólo intentos, puesto que puede haber otras, fracasadas, durante el Neógeno. Establecer los parentescos o unir entre sí los datos que hoy conocemos, es, aún, muy problemático.

Por otra parte, los testudínidos presentan algunos caracteres que fueron, en su día, tomados como muy importantes, pero que el tiempo y un estudio detallado ha venido a demostrar que eran de índole geográfica, ontogénica, sexual o individual.

GMIRA (1993), basándose en un estudio cladístico de las *Testudo* del Cuaternario de Marruecos, revisa el género y sus especies, separando la hasta ahora *T. bermanni* de dicho género y agrupándolo con *Agrionemys horsfieldii*.

LAPPARENT DE BROIN (2000), de acuerdo con GMIRA, supone que ambos géneros descienden de linajes que se separan en el Mioceno superior.

En la línea de *bermanni* se incluirían las *Testudo* de caudal dividida: *globosa = szalati* y *bermanni lunellensis* (Pleistoceno inferior); y como posibles precursoras,

*antiqua* (del MN 6-8), *escheri*, *steinbeimensis* (MN 7) y *burgerlandica* (MN 9-10), si bien es posible que alguna de estas últimas derive hacia *Agrionemys borsfieldii*.

Ya en 1977 BROIX apunta varias líneas, *antiqua*, *promarginata*, *ginsburgi*, *mellingi* y *canetotiana* (que en 2000 es tipo del género *Paleotestudo*, junto a *escheri*), separadas de otra, *pyrenaica* (con *amberiacensis*), sobre diferencias variables en el reborde gular visceral, los surcos dérmicos sobre el hioplastron y las dimensiones relativas del lóbulo posterior del peto, aparte de su movilidad.

Los ejemplares atribuibles a *Testudo s.l.* en la cuenca del Duero son sumamente raros. No nos referimos, al decir esto, a las antiguas menciones no especializadas de placas sueltas, que en lugar de decir *Testudo* deberían ser sustituidas por *Chelonii* indet.

El único yacimiento en que se ha descrito *Testudo* sp. es Los Valles de Fuentidueña, de edad Mioceno superior (Vallesiense Inferior). Allí se encontraron varias piezas (JIMÉNEZ, 1981), de las que las más importantes eran: medio peto delantero de un individuo inmaduro, con fontanella; tiene el gular en bolsillo cayendo sobre el límite del entoplastron, el surco húmero-pectoral por detrás de dicha placa, y el pectoro-abdominal hacia la mitad del hioplastron, es decir, de un modo similar al que corresponde a *Testudo catalaunica* Bataller, 1927, del Vallesiense de Sant Quirze (Barcelona). Sin embargo, la presencia de dos suprapigales no ha sido detectada en los ejemplares catalanes. Con ser importantes, estas piezas son insuficientes para considerar una especie nominal nueva.

En la provincia de Burgos se han encontrado dos ejemplares sin duda atribuibles a *Testudo* sp.; ambos han conservado únicamente la parte delantera de peto y espaldar (JIMÉNEZ, 1992).

El procedente de Barruelo de Villadiego es, en la parte que se puede comparar con el de Los Valles de Fuentidueña, ligeramente diferente, con el lóbulo anterior del peto menos puntiaguda. Su edad probable es Aragoniense.

En el de Arcos de La Llana lamentablemente faltan los epiplastrones. Su escudo prevertebral, muy estrecho y como aplastado por los marginales, es inquietante, pues recuerda al de algunos ejemplares del Turolense de Teruel.

Sólo el estudio de nuevo material puede aclarar los múltiples problemas sobre la cronoestratigrafía de estos testudínidos de talla «normal» en la cuenca del Duero.

## LAS TORTUGAS GIGANTES

Los testudínidos gigantes son conocidos en España desde 1864, siendo más frecuentes sus hallazgos desde comienzos del siglo xx, si bien en forma casi siempre muy fragmentaria y sin que la mayor parte de sus restos se hayan podido conservar. Para un mayor conocimiento de la historia de estos registros, ver JIMÉNEZ, 1971.



De entre ellos destaca el hecho de que, en 1917, HERNÁNDEZ PACHECO denomina unos restos hallados en Alcalá de Henares (Madrid) como *Testudo bolivari*, aunque no hace ninguna descripción de ellos ni los ilustra, labor que realiza ROYO GÓMEZ (1935), conservando el nombre.

En 1938, F. M. BERGOUNIOUX crea otra nueva especie, *Testudo richardi*, para un ejemplar de Hostalets de Piérola (Barcelona), que supone del Oligoceno, dato que es rectificado 20 años después (BERGOUNIOUX, 1958), atribuyéndolo al Mioceno superior.

A partir de 1968 las menciones de estas tortugas fósiles se multiplican, siendo su principal impulsor JIMÉNEZ FUENTES (1984a; JIMÉNEZ & MARTÍN DE JESÚS, 1991), que propone la dualidad específica *bolivari-richardi* coincidiendo con el límite entre el Mioceno medio y el superior.

Sin embargo, una reciente revisión con nuevos datos (JIMÉNEZ, 2000) ha evidenciado una insuficiencia de los mismos, por lo que, de momento, hay que considerar la especie *richardi* como sinónima de *bolivari*.

Respecto a la determinación genérica no hay datos nuevos que añadir a lo dicho anteriormente (JIMÉNEZ *et al.*, 1986; JIMÉNEZ, 1988, 1992). Mantenemos, por tanto, la atribución de la especie *bolivari* dentro del género *Cheirogaster* (según BOURGAT & BOUR, 1983), con las mismas ideas restrictivas ya expuestas anteriormente (JIMÉNEZ *et al.*, 1986). Sabemos que recientemente se ha descubierto un cráneo que puede servir para dilucidar dudas al respecto, pero de momento no se ha hecho nada para compararlo con el de los géneros conocidos hasta ahora.

## QUELONIOS DEL CRETÁCICO

Dos yacimientos del Cretácico marginal de la cuenca del Duero, Armuña (Segovia) y Laño (Burgos), han dado quelonios. A ellos hay que añadir los registrados en los alrededores de Salas de los Infantes (Burgos).

En notas previas (JIMÉNEZ *et al.*, 1990; JIMÉNEZ 1992) se indicó la presencia de tres taxones, uno de ellos con escultura vermiculada, atribuida provisionalmente a un posible Dermatemydidae (¿*Adocus* sp.).

Las otras dos formas se dedujeron Pelomedusidae con extraña disposición ósea y dérmica; una de ellas caracterizada por la ausencia de mesoplastrones. Ambas, sin llegar a determinarse, fueron relacionadas con los géneros *Rosasia* Carrington y *Elochelys* Nopcea.

Las investigaciones de LAPARENT DE BROIN & MURELAGA (1996, 1999) concluyen en que estas tres formas corresponden a nuevas familias que denominan Solemydidae (género tipo *Solemys*), para la vermiculada, y Dortokidae (género tipo *Dortoka*) para el pelomedusoide sin mesoplastrones y a la ya conocida Bothremydidae con los géneros *Polysternom* Portis y *Elochelys* Nopcea.

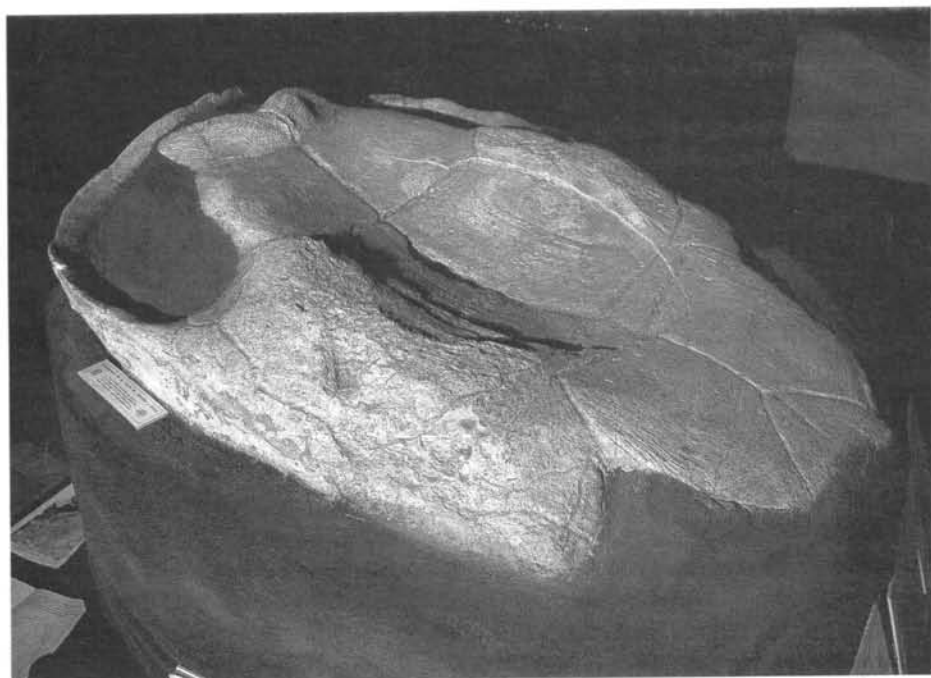


FIGURA 7. *Cheirogaster bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917). Mioceno superior (Vallesiense). Arévalo (Ávila). Este ejemplar, un macho inmaduro, fue definido previamente como *Cheirogaster richardi* (Bergounioux, 1938), especie hoy considerada sinónima de la anterior.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALARCÓN PARDO, H. (1969): Contribución al conocimiento de la morfología, ecología, comportamiento y distribución geográfica de *Podocnemis vogli*, Testudinata (Pelomedusidae). *Rev. Acad. Colombiana Ci. Ex. Fis. Nat.*, XIII (51): 303-329, 14 figs., 8 ft. Bogotá.
- ANTUNES, M. T. (i.l.): Lower Paleogene Crocodylians from Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata* (2004).
- ANTUNES, M. T. & RUSSELL, D. E. (1981): Le gisement de Silveirinha Bas Mondego, Portugal): La plus ancienne faune de vertébrés éocènes connue en Europe. *C. R. Ac. Sci. Paris*, 293: 1099-1102.
- BERGOUNIOUX, F. M. (1938): Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 72: 257-288.
- BERGOUNIOUX, F. M. (1958): Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Est. Geol.*, 14 (39): 129-219, Madrid.
- BOURGAT, R. & BOUR, R. (1983): La Tortue géante de Perpignan: *Cheirogaster perpiniiana* (Depéret, 1885). *Bull. Soc. Agric. -Sci. -Litt. Pyrennées-Orientales*, 1983: 167-177.

- BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat. Paris*, C, 38, I-IX: 1-366. 1 fig., 5 cartes.
- BROIN, F. DE (1988): Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Palaeocheloniologica*, 2: 103-142, Salamanca.
- CUESTA, M. Á & JIMÉNEZ FUENTES, E. (1993): Síntesis del Paleógeno del borde oriental de la Cuenca de Almazán (Soria): Vertebrados de Mazaterón. *Studia Geol. Salmanticensia*, 29: 157-170. Salamanca 1994.
- CUESTA, M. Á.; MORALES, J. & JIMÉNEZ, E. (1983): Vertebrados del Aragoniense Superior de Coca (Segovia). *Studia Geol. Salmanticensia*, 19: 161-185; 11 figs.
- FINCIAS SANMARTIN, B. (1987): *Los Carettochelyidae del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis de Licenciatura (No publicada). Fac. Biología. Univ. Salamanca.
- GAFFNEY, E. S. (1991): Triassic and Early Jurassic turtles. In: K. PADIAN (ed.): *The Beginning of the age of Dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*; pp. 183-187. 3 figs.
- GMIRA, S. (1993): Nouvelles données sur les espèces actuelles de *Testudo* (Chelonii, Testudinidae). *Bull. Soc. Herp. France*, 65: 49-56, 2 figs. Paris.
- HERNÁNDEZ PACHECO, E. (1917): El problema de la investigación científica en España. *Asoc. Española para el Progreso de las Ciencias. Congreso de Sevilla*. 2: 63-93.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1971): Nuevos yacimientos de quelonios fósiles en Coca (Segovia) y su significado estratigráfico. *Studia Geol.*, 2: 57-82; 5 figs. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1977): Redescipción de *Asturichelys multicostatus*, Bergounioux emend., Quelonio del Ludense de Oviedo. *Studia Geol.*, 13: 193-210; 8 figs. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1981): Primeros Testudinidae (Chelonia) del Vallesiense de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Est. Geol.*, 37: 359-368. 4 figs. Madrid.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1984a): Chéloniens géants fossiles de l'Espagne. *Studia Paleocheloniologica*, 1: 159-167; 3 figs. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1984b): *Quelonios fósiles de Salamanca*. Ed. Caja de Ahorros y M. P. Salamanca, Serie Monografías, 1: 1-205; 17 figs.; 137 lms.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1988): Consideraciones taxonómicas sobre algunos quelonios fósiles de España. *Rev. Esp. Herpet.*, 3 (1): 7-13; 1 fig. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1992): Quelonios fósiles de Castilla y León. In JIMÉNEZ FUENTES, E. (coord.): «*Vertebrados fósiles de Castilla y León*». Museo de Salamanca: 71-100, 26 figs.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (1993): Aclaraciones sobre el status de *Neochelys zamorensis*, Pelomedúsido (Reptilia, Chelonii) de pequeña talla del Eoceno de Zamora (España). *Studia Geol. Salmanticensia*, 28: 141-153. 2 figs. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (2000): Tortugas gigantes fósiles de la provincia de Segovia. Nueva localidad: Chañe. *Studia Geol. Salmanticensia*, 36: 109-115. Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. (G.L.): Predación crocodiliana a quelonios. Un *Neochelys* (Pelomedusidae) del Eoceno de Zamora, lisiado por un *Asiatosuchus*. *Studia Geol. Salmanticensia*, 39.
- JIMÉNEZ, E.; ACOSTA, P.; FINCIAS, B. & MARTIN, S. (1986): Un nuevo ejemplar de tortuga gigante del Mioceno de Arévalo (Ávila). *Studia Geol. Salmanticensia*, 23: 313-324; 3 figs.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. & ALONSO ANDRÉS, L. (1993): Nuevos hallazgos de Trionychidae (Chelonii) en el Eoceno de Salamanca y Zamora. Consideraciones sobre los

- ecosistemas fluviales durante el Eoceno en la cuenca del Duero. *Studia Geol. Salmantica*, 29: 95-113, 5 figs.
- JIMÉNEZ, E.; CUESTA, M. Á. & GIL TUDANCA, S. (1994): Vertebrados fósiles del Eoceno de Fuentesauco (Zamora). *Studia Geol. Salmantica*, 29: 7-21, 5 figs.
- JIMÉNEZ, E.; CUESTA, M. Á.; MARTÍN, S.; MULAS, E.; PÉREZ, E. & JIMÉNEZ, S. (1989): Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno superior de Mazaterón y Deza (Soria). *Studia Geol. Salmantica*. Vol. Esp. 5, 129-133.
- JIMÉNEZ, E.; MARTÍN, S.; MULAS, E. & PÉREZ, E. (1988): Un quelonio fósil del Oligoceno de los Barros (Ávila). *Studia Geol. Salmantica*, 25: 59-66; 1 fig.
- JIMÉNEZ, E.; MARTÍN, S.; MULAS, E. & PÉREZ, E. (1990): Yacimientos con Quelonios del Cretácico español. In: J. CIVIS LLOVERA & J. A. FLORES VILLAREJO (ed.): *Actas de Paleontología*, pp. 173-176; 1 fig.; Salamanca.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. & MARTÍN DE JESÚS, S. (1991): Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Rev. Española Paleont.*, 6 (1): 98-106.
- KENSER, A. W. & GOW, C. E. (1981): First complete skull of the Permian Reptile *Eumotosaurus africanus* Seeley. *South African J. Sci.*, 77: 417-420, 9 figs.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2000): Les Chéloniens de Sansan. In: GINSBURG, L. (ed.): *La faune miocène de Sansan et son environnement. Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*: 183: 219-261, 12 figs.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE & MURELAGA, X. (1996): Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *C. R. Ac. Sci. Paris*, 323 (sér. II a): 729-735, 4 figs.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE & MURELAGA, X. (1999): Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Est. Mus. Cienc. Natur. Álava*, 14 (núm. esp. 1): 135-211, 15 figs., 12 plats. Vitoria.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957): Revision of the African Tortoises and Turtles of the Suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 115 (6): 163-557. Harvard.
- PRADO JURADO, J. M. DEL (1986): *Morfología del caparazón en los quelonios fósiles de la Familia Pelomedusidae del Eoceno inferior de Casaseca de Campeán (Zamora)*. Tesis de Licenciatura. Fac. Biología. Univ. Salamanca. 150 pp.
- PRITCHARD, P. C. H. & TREBBAU, P. (1984): The Turtles of Venezuela. *Soc. Stud. Amph. Rept., Contrib. Herpet.*, 2: 414 pp., 48 col. fig., 16 maps.
- REISZ, R. R. & LAURIN, M. (1991): *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature*, 349: 324-326, 2 figs.
- WAYNE KING, F. & BURKE, R. L. (ed.) (1989): Crocodilian, Tuatara, and Turtle species of the World: A taxonomic and geographic reference. *Assoc. Syst. Collect.*, XXII + 216 pp., Washington.
- ROYO GÓMEZ, J. (1935): Las grandes tortugas delseudodiluvial castellano. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 35: 463-486.

# Índice

Presentación .....	9
Emiliano JIMÉNEZ FUENTES y Jorge CIVIS LLOVERA	

## I

Evolución de los primeros cordados y vertebrados.....	17
Valentín PÉREZ MELLADO	
Origen y evolución de los vertebrados pisciformes.....	39
Valentín PÉREZ MELLADO	
Los vertebrados en el medio terrestre: origen y diversificación de los anfibios.....	63
Valentín PÉREZ MELLADO	
Historia general de los reptiles.....	75
Jesús RODRÍGUEZ SOLÓRZANO & Ignacio FIERRO BANDERA	
Transición evolutiva dinosaurios-aves .....	117
Jesús RODRÍGUEZ SOLÓRZANO	
Mamíferos .....	131
Carlos GONZÁLEZ LUCAS	

## II

Quelonios fósiles de la cuenca del Duero.....	177
Emiliano JIMÉNEZ FUENTES	
Mamíferos del Paleógeno de la cuenca del Duero .....	197
Miguel-Ángel CUESTA RUIZ-COLMENARES	
Sistemática y distribución de los perisodáctilos del Neógeno y Cuaternario.	237
María Teresa ALBERDI y Esperanza CERDEÑO	
Mamíferos del Neógeno de Europa .....	281
Jorge MORALES	
Evolución del orden Primates y su contexto ecológico.....	309
Emiliano AGUIRRE	
Paleopatología animal.....	321
Pilar-Julia PÉREZ	

## III

El trabajo de campo en Paleontología de Vertebrados. Ejemplos en las cuenas surpirenaicas occidentales.....	363
Humberto ASTIBIA y Xabier PEREDA-SUBERBIOLA	
Museología del Patrimonio Natural. Importancia y desarrollo .....	383
Carmen DIÉGUEZ	
La colección de paleontología de vertebrados del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) .....	399
Begoña SÁNCHEZ CHILLÓN	
Reconstrucción gráfica de paleoambientes.....	413
Cristóbal APARICIO BARRAGÁN	