

"QUELONIOS"

por

E. Jiménez Fuentes

Publicado en "Paleontología.Tomo II" de  
B.Meléndez. Pags.225-244; figs.172-186;  
Editorial Paraninfo, Madrid,1978

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 *espaldar*. 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 *Trionictideos*, o estar reducida a simples esbozos. En la llamada “tortuga laud” (*Dermochelys coriucea*), 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 Cotosaurios *Captorhinomorfos*, como familia independiente. Otros autores, los consideran como orden aparte de Reptiles anápsidos.

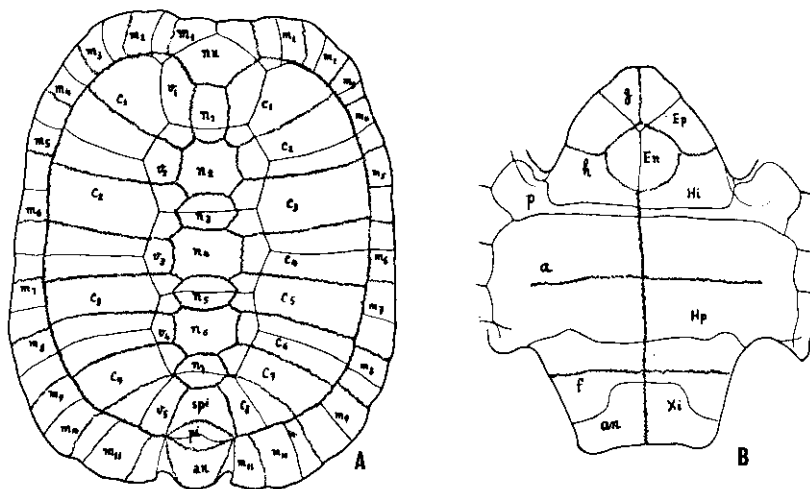


Fig. 172. Espaldar (A) y peto (B) de un Quelonio de tipo moderno. Placas óseas (limitadas por líneas sinuosas):  $n_1-n_7$ , neurales; *nu*, nugal; *an*, anal; *pi*, pigal; *spi*, suprapigal;  $c_1-c_8$ , costales;  $m_1-m_{11}$ , marginales; *Ep*, epiplastrales; *En*, entoplastral; *Hi*, hioplastrales; *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 *Testudo bolivari*, del Mioceno ( $\times 1/20$ ). (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 nugal*, 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 nugal* (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

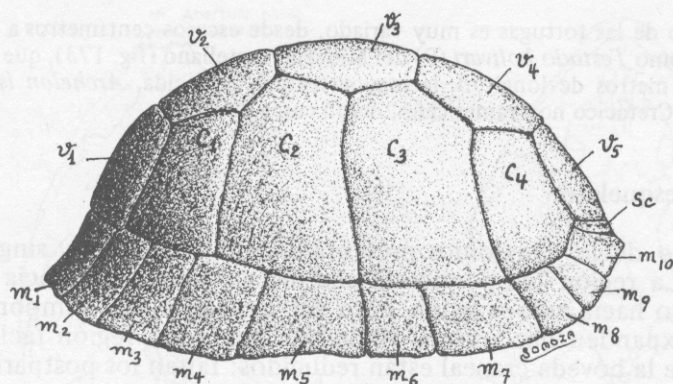


Fig. 173. *Testudo bolivari* H. Pach. (E.), del Vindoboniense de Alcalá de Henares (según Royo). El ejemplar mide 1,40 m. de largo. v, escudos vertebrales; c, costales; m, marginales.

*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 gigantes, como *Testudo bolivari* (9) del Mioceno castellano (fig. 173), que llegó a alcanzar 1,50 metros de longitud; la mayor tortuga conocida, *Archelon ischyros* (fig. 183), del Cretácico norteamericano, midió cerca de 4 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;

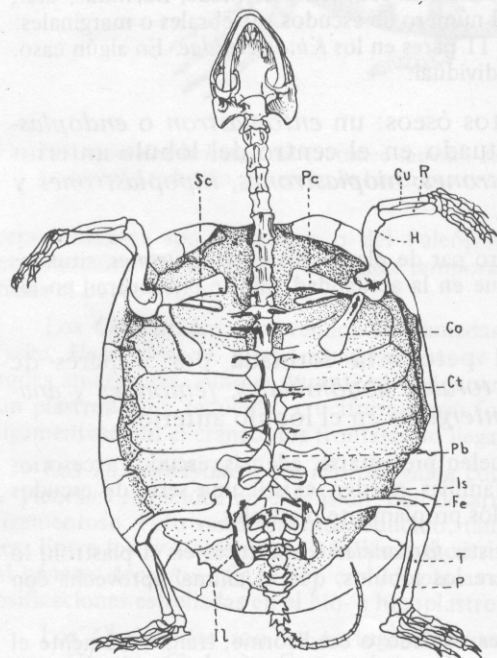


Fig. 174. Esqueleto de una tortuga (*Emys orbicularis*), visto por la cara ventral: Sc, escápula; Pc, precoracoides; Co, coracoides; H, húmero; Cu, cúbito; R, radio; Ct, costillas; Pb, púbis; Is, ísqion; Il, ílion; Fe, fémur; T, tibia; P, peroné. (Según Claus).

(9) Según V. M. Ckhikvadze (1972), la gigantesca tortuga del Mioceno de Castilla, debe ser clasificada dentro del género *Ergilemys* creado por él.

ESQUELETO

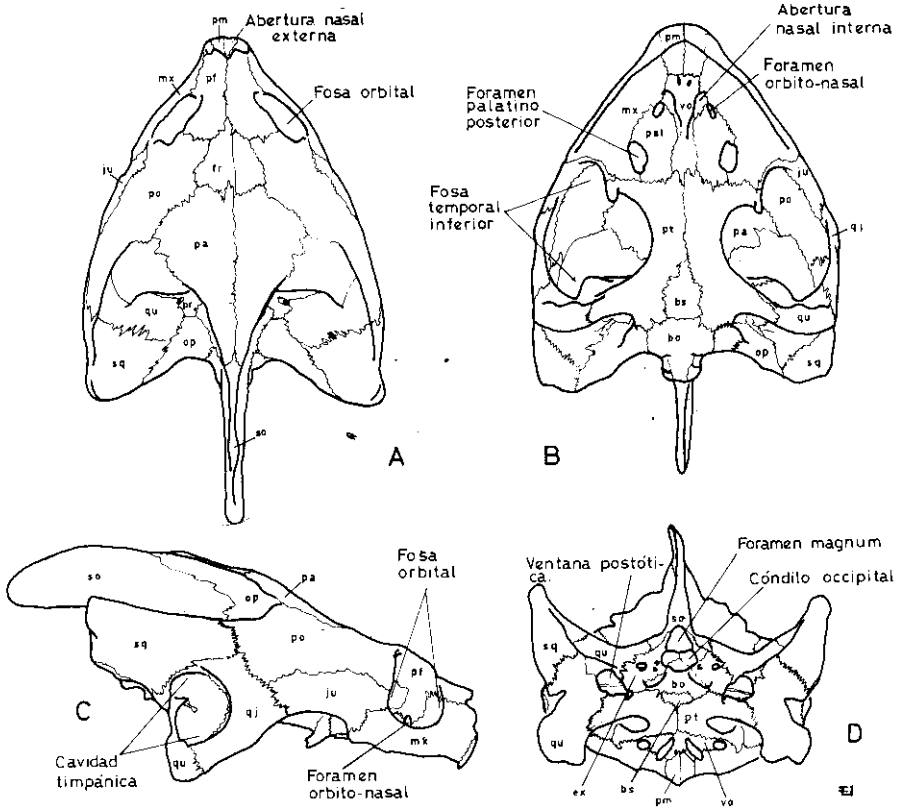


Fig. 175. *Chelydra serpentina*. Cráneo en normas dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y posterior (D). (Según E. S. Gaffney). bo, basioccipital; bs, basisenoide; ex, exoccipital; fr, frontal; ju, yugal; mx, maxilar; op, opistótico; pa, parietal; pal, palatino; pf, prefrontal; pm, premaxilar; po, postorbital; pr, proótico; pt, pterigoideo; qj, 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. "*Stereogenys*" *salmanticensis* Jiménez, del Eoceno medio-superior de Taso 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. *Testudo 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.

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

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.



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 subordinada basándose en el estudio de los cráneos y la estructura de las vértebras cervicales, estableciendo 3 grupos: *Anfiquélidos*, *Criptodiros* y *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.

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, *Eunotosaurios*, que nosotros hemos tratado a parte, con categoría de orden. Véase la Nota 8.

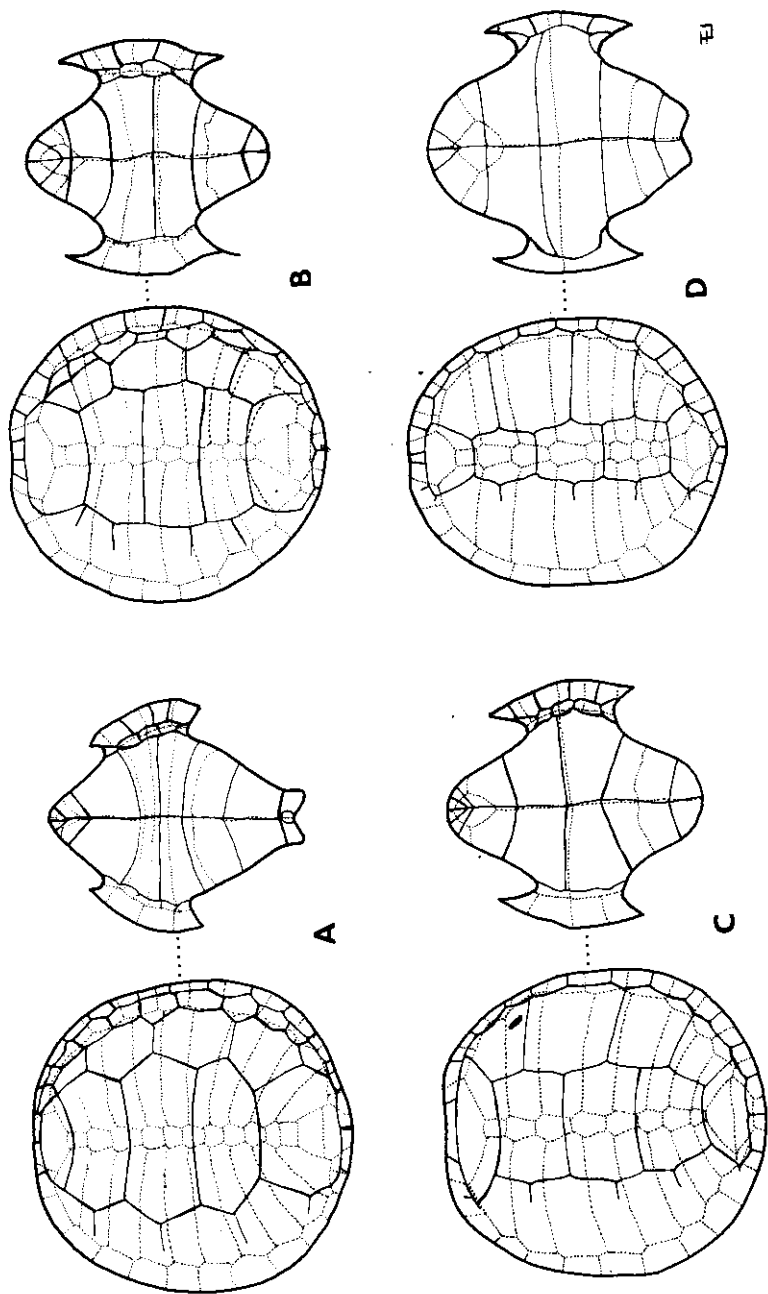


Fig. 178. Niveles de organización esquemáticos de los quelonios. (A) *Anfiquélido*, (B) *Mesoquelido*, (C) *Metaquelido*, (D) *Necoquelido*. (A trazo pleno: surcos dérmicos; punteado: suturas óseas) (según R. Zangert). Véase la explicación en el texto.

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.<sup>a</sup> a 18.<sup>a</sup> —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.

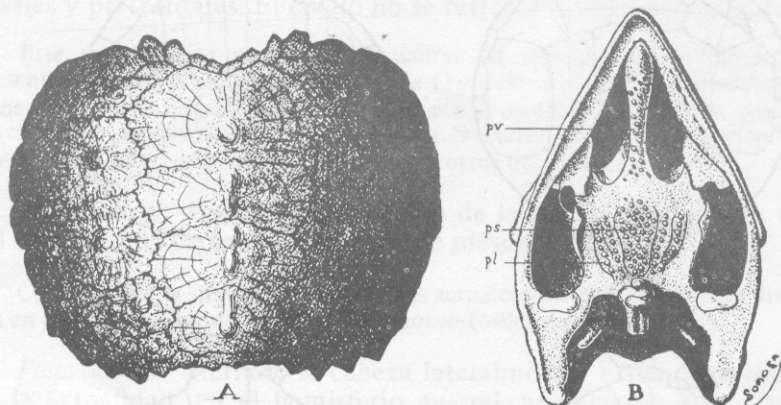


Fig. 179. *Triasochelys dux*, del Triásico superior de Alemania. A, espaldar (x 1/10); B, cráneo visto por su cara inferior, con los dientes situados en los huesos prevomerianos (pv), paraesfenoides (ps), y pterigoideos (pt). (x 1/3). (Según Jaekel).

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*, *Triasochelys* (quizás sinónimo del anterior; fig. 179) y *Proterochersis*, y por el género cretácico *Kallokibotium*, que se consideran representantes de las tres familias que comprenden 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 mesoplastones y escudos supra- e infra-marginales (fig. 178, A).

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

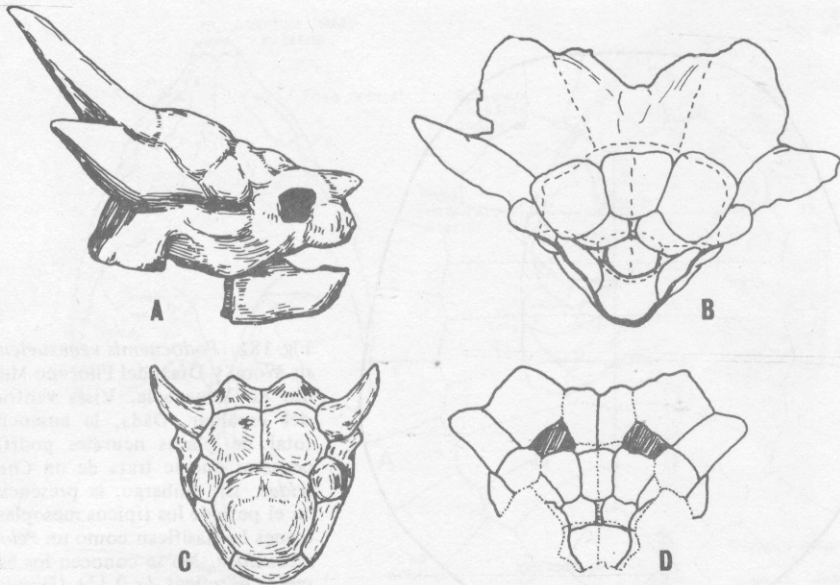


Fig. 180. Cráneos de *Meiolaniidae*. A y B: *Niolamia argentina* Ameghino ( $\times 1/8$ ), en vistas lateral y dorsal. Cretácico Superior de la Patagonia. C: *Meiolania platyceps* Owen ( $\times 1/8$ ), del Pleistoceno de Australia. D: *Crossochelys corniger* Simpson ( $\times 1/4$ ), del Eoceno argentino.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

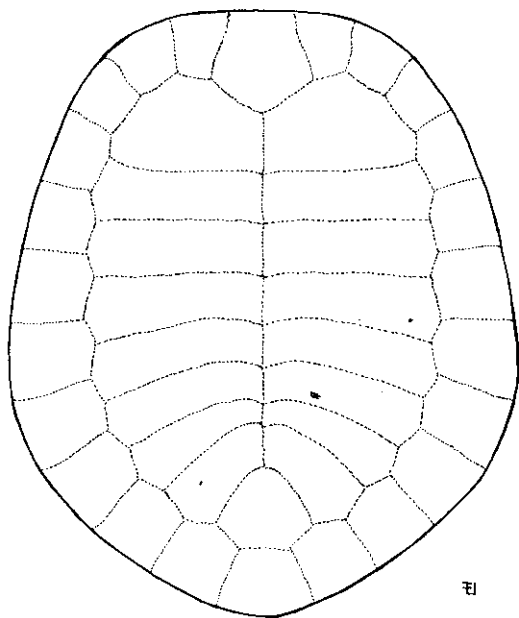


Fig. 181. *Podocnemis venezuelensis* Wood y Díaz, del Plioceno Medio de Venezuela. Vista ventral del espaldar. Dada, la ausencia total de placas neurales podría pensarse que se trata de un *Chelyidae*; sin embargo, la presencia en el peto de los típicos mesoplastrones lo clasifican como un *Pelomedusidae*. No se conocen los escudos dérmicos. (x 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), "*Stereogenys*" y *Duerochelys*; y en el Cretácico superior de Portugal, se han encontrado ejemplares del género *Rosasia* (fig. 182).

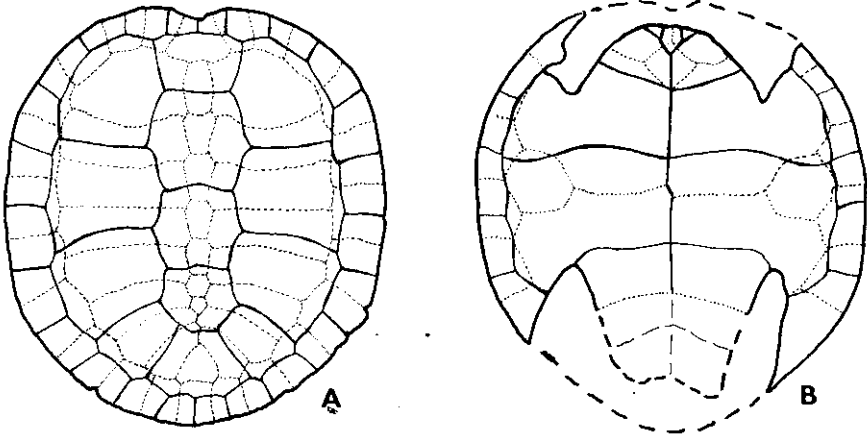


Fig. 182. *Rosasia soutoi* Carrington da Costa, un Pleurodiero del Cretácico Superior (Aturiense) de Portugal. (x 1/7).

La familia *Chelydæ* 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.

**Metaquelidos.**—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 *Mesoquelidos*, y tienen 4 pares de escudos costales (fig. 178, C). En muchos casos, pueden aparecer caracteres mesoquelideos, como complicaciones secundarias.

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

Los *Plesiochelydæ* 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 Anfiquélidos. 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

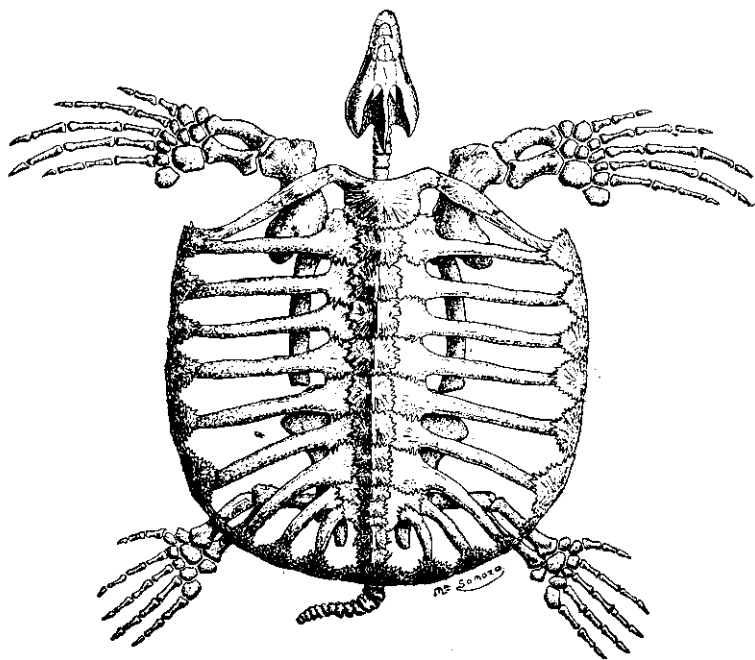


Fig. 183. *Archelon ischyros*, del Cretácico superior de Dakota (EE. UU.), una tortuga marina de caparazón reducido, del grupo de los Criptodiros. (aprox.  $\times 1/40$ ). (Según Wieland).

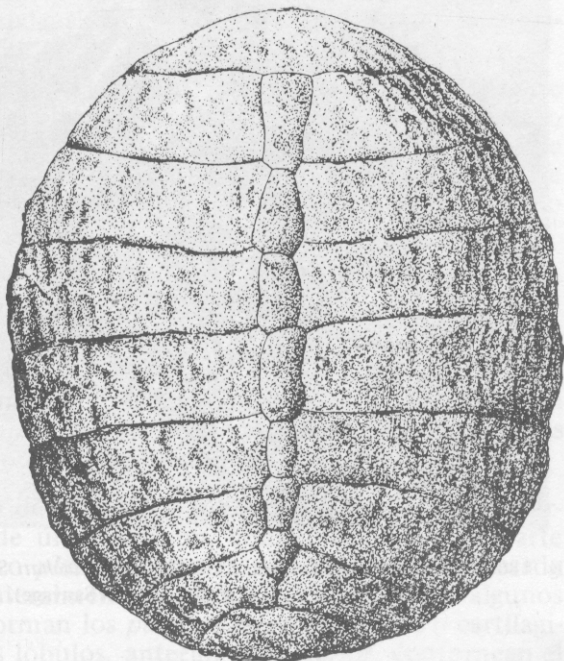
representantes son cretácicos o del Paleógeno, dudosos en cuanto a su exacta clasificación. En el cráneo, la región temporal está escotada y los frontales llegan hasta el borde orbital.

Los *Chelydridae* 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 *Toxochelydae* 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* Sam-pelayo-Bataller, del Oligoceno de Almatret (Lérida). ( $\times 1/2$ ). (Dibujo tomado de una fotografía, por A. M.<sup>a</sup> Somoza).



Los *Dermochelyidae* 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, epitocales, fijas 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 *Dermochelys* proceda de un tronco Chelonídeo, 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. 186. Parte del caparazón dorsal de *Chrysemys 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 Caretoquérido, y *Trachyaspis turbulensis*, Anosteirínido pantanoso del Cretácico de Teruel, también imperfectamente conocido.

**Neoquéridos.**—Están representados por los *Testudinidae*, 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 *Metaquéridos* (fig. 178, D).

La única familia comprendida en este suborden, *Testudinidae*, comprende la mayoría de las tortugas terrestres y de pantano actuales, agrupadas por ROMER en tres subfamilias.

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.

Los *Emydinae* 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. En el Neógeno catalán se han encontrado numerosos géneros: *Chrysemys* (fig. 186), *Clemys*, etc. El galápago común, *Emys orbicularis*, era ya frecuente en el Cuaternario.

La subfamilia *Testudininae* encuadra la mayoría de las tortugas terrestres actuales y fósiles, cosmopolitas (salvo en Australia), que se caracterizan por el caparazón abombado. Sus formas gigantes se circunscriben a las regiones tropicales; en el Mioceno de ambas Castillas, es frecuente la especie *Testudo bolivari* (figs. 172, 173 y 177). También en el Terciario catalán, la subfamilia se encuentra bien representada, principalmente por diversas especies del mismo género *Testudo*; igualmente este género se conoce en el Pleistoceno de las Islas Baleares, y la especie *Testudo graeca ibera* habita actualmente algunas regiones de la Península.

### 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 ésto 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.

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 Anfikuérido sumamente interesante, es el descubierto recientemente en el NE del Brasil, *Araripemys*, 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 *Chelyidos* 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 *Dermatemydidae* y el género *Geomyda*), mientras que los demás, son actualmente tanto neotropicales como neárticos.

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.

# Libros

## *Tres frentes de interés de la biología contemporánea: paleontología, información biomolecular y evolución*

Emiliano Aguirre, Antonio Fontdevila y Luis Alonso

**P**ALEONTOLOGÍA. Tomo 2. Vertebrados: Peces, Anfibios, Reptiles y Aves, por B. Meléndez. Paraninfo, Madrid 1979. No abundan los libros de paleontología originales en español. No es un tema popular ni divulgado aquí. Y, sin embargo, España es un país rico en fósiles, hasta el punto de poder afirmarse que los yacimientos paleontológicos constituyen uno de los recursos culturales y científicos más notables de estas tierras: pero recurso inexplorado, al menos para las instituciones y lectores de habla hispana. Otro tanto se puede decir de varios países hispanófonos del Nuevo Mundo. Normalmente, la literatura y las imágenes de dinosaurios y otros fósiles nos llegan de distintas provincias culturales; aun así, tampoco se traduce mucho ni lo mejor. La literatura paleontológica en general es una de las lagunas más importantes y sensibles de la actual cultura hispánica, uno de los indicios más claros de su descompensación, si no retraso.

Más triste aún es, y causa de la anterior, al menos en parte, la falta de interés por la paleontología en los mismos medios científicos, de investigación y profesionales. Parecen avergonzarse de la ciencia paleontológica las mismas instituciones oficiales españolas: en vano buscará alguien, docto o simple turista, un Instituto de Paleontología o un Museo de Paleontología en España, fuera de Sabadell, donde costó años establecer y a duras penas se mantiene uno provincial, de primera línea, o del modesto Museo paleontológico "in situ" de Ambrona, no amparado por institución alguna, carente de dirección y de presupuesto. La docencia de la paleontología no parece calar hondo en los mismos profesionales que la necesitan ni ser justamente atendida en los claustros universitarios ni en los antros ministeriales o rectorales. Por eso no puede culparse sólo a los editores de este hiato cultural. No obstante, la gente desca saber, pregunta, muestra curiosidad; si bien, por falta de puntos de referencia, su receptividad es como enclenque o desorientada.

Hacen al caso estas tristes consideraciones, porque el principal defecto del tratado de paleontología de Bermudo Meléndez es externo a la obra y al autor: es su misma singularidad y desamparo. Si bien merece un sonoro pláceme y bienvenida esta obra, y una felicitación la editora que se atreve a publicarla en tan adverso ambiente, aquella viene a resultar un libro de texto sin contexto.

Este volumen forma parte de un tratado, "Paleontología", cuyo desarrollo prevé el autor en cuatro tomos: éste es el segundo en orden didáctico y también el segundo en publicarse, después del tomo primero, "Parte general e Invertebrados", aparecido en 1970 (que incluye también todos los microorganismos fósiles, tratados con excesiva concisión). Dentro del plan general de la obra, el autor principal justifica adecuadamente en el prólogo el dedicar un tomo a los Vertebrados, con exclusión de los Mamíferos, y la extensión que se concede a los diversos grupos es proporcionada. También es equilibrada la distribución de la materia en dieciséis capítulos, la mitad casi de los cuales corresponde a ramas reptilianas, por el esplendor evolutivo y el papel en los paleoambientes de esta fecunda clase.

El carácter de libro de texto universitario, de paleontología sistemática, diría que "clásica", y el empeño didáctico, son las cualidades que más confieren a la unidad de la obra. Los modelos serían el célebre tratado de Romer, sobre paleontología de Vertebrados, en un tomo, y el más amplio "Traité de Paléontologie" de Piveteau, en varios, verdadera obra enciclopédica. Meléndez logra un contenido, en parte más completo que el primero y más sintético que el segundo, a la vez que más didáctico, con un loable esfuerzo de síntesis, que sólo decae en los capítulos de los Sinápsidos. El desarrollo de la paleontología, por otra parte, hace imposible una obra, incluso de la sencillez de este tomo, sin la colaboración de varios autores. La realización de Bermudo Meléndez es pionera en la ciencia española no sólo por el libro mismo y su contenido, sino por ha-

ber formado el equipo de jóvenes paleontólogos españoles capaces de tratar con maestría y en profundidad estos temas, y varios de ellos, si no todos, muy al corriente en la bibliografía y cuestiones controvertidas.

Las desigualdades que se aprecian en el tratamiento de los diversos capítulos puede atribuirse a la concurrencia de varias condiciones. En unos casos nos encontramos con fósiles de mayor complejidad morfológica que en otros; hay grupos con numerosísimas especies y familias, como los Teleosteos, pero con menor interés biostratigráfico y evolutivo que otros no tan abundantes pero más problemáticos. Es lógico advertir más originalidad, más dominio y fluidez en cuestiones controvertidas y de síntesis, en los capítulos escritos por especialistas, como los de Anfibios, Sinaptosaurios, Dinosaurios y Quelonios, que enriquecen con meritorios apartados de ecología y etología. Por otra parte, encontramos menciones de fósiles representativos de yacimientos españoles, lo que parece justo, a menudo ilustrados con fotografías o dibujos de conjunto, pero sólo son excepcionales las ilustraciones de análisis anatómico basadas en estos fósiles españoles: éstas, en general, se copian de tratados extranjeros; un indicador más, a fin de cuentas, de la falta de una tradición de anatomía comparada en nuestro país y área cultural, y de paleontólogos vertebristas con tiempo y medios para desarrollar esta complicada labor. También se acusa la dependencia de fuentes francesas y anglosajonas; sólo excepcionalmente o muy de pasada se tratan los fósiles sudamericanos, casi siempre a través de fuentes extranjeras, sobre todo en los Terápsidos; los autores hispanoamericanos están ausentes.

Salvo pequeñas lagunas, como los Traversodontos, que se resuelven en seis líneas muy vagas (p. 473), cuando parecen tener gran importancia en la investigación del origen de los verdaderos Mamíferos (y dentro de un capítulo que más bien peca de nimio en multitud de familias e incluso a nivel de géneros), la información taxonómica es muy completa; pero se echan de menos en otros grupos, también de interés, cuadros sinópticos de distribución biostratigráfica y geográfica, como los que ilustran, por ejemplo, los Conodontos y parte de los Sinápsidos (aunque algunos de estos últimos están algo atrasados). Los datos paleogeográficos, conocidos o problemáticos, que mucho tienen que ver con los tanteos y logros evolutivos de los Vertebrados, faltan casi por completo. En general, el esfuerzo para conseguir una

ilustración tan abundante como ecléctica es uno de los logros indiscutibles de la obra.

Entre las cuestiones más importantes, para seguir el hilo conductor de la historia de la vida, se cuentan los parentescos entre los grandes grupos de Vertebrados, las clases y las subclases. En el libro se encuentra bien tratado el problema del origen de los Vertebrados, el de los Anfibios, los diferentes linajes de dinosaurios y las Aves. Algo confusa queda, en cambio, la cuestión —por lo demás controvertida aún— de los primeros peces con mandíbulas, esto es los posibles parentescos de los Acanthodios, que se incluyen, sin justificación suficiente, con los Placodermos, en un gran título, "Paleictios"; este nombre no corresponde a una nomenclatura aceptable como los que encabezan otros capítulos, aun cuando lo sea su derivación etimológica. Los posibles entronques de los grupos más importantes de Reptiles, Arcosaurios, Lepidosaurios y Sinápsidos, con remotas formas reptilianas carboníferas, y los posibles parentescos entre ellos, no rebasan actualmente el estado de débiles hipótesis, pero se echa de menos una mención, siquiera de pasada. La posición de los *Seymouriamorpha* en la figura 32 (p. 60) contradice a lo que se afirma en el texto sobre este grupo y el origen de los Reptiles; tal vez no haya sido completa la crítica y el cuidado en el uso de las fuentes, que en ciertas cuestiones pueden ser obsoletas. Menos aceptable es que el término "Dinosaurios" encabece un capítulo: incluso se introduce subrepticamente este término entre los órdenes del cuadro de la página 219, aun cuando en el texto se insiste en que carece de valor taxonómico, sino sólo vernáculo y popular, dada la independencia filogenética de los dos órdenes que en él se agrupan: no tratándose de un libro popular, sino riguroso en toda su extensión, no hay motivo para esta concesión. También choca el barullo de citas de Tanganyika, Tanganica, Tang. y Tanz. (pp. 470, 452, 419), tratándose en dos casos de cuadros "originales": la antigua colonia es hoy el estado soberano de Tanzania. Entre los defectos menores, ocurren ciertas expresiones ingenuas o inadecuadas, que pueden herir la sensibilidad de muchos biólogos, como cuando se habla de "perfeccionamientos", de animales "grotescos" y de "máxima autoridad". Y, aun cuando se trate de una cuestión puramente formal, empaña el mérito general de la obra una falta de criterio para la transcripción vernácula de muchos nombres latinos que salpica todo el tratado con grafías híbridas, como

"Ichthyosaurios", "Captorhinomorfos", "Chelyidos", cuando el Diccionario de la Real Academia de la Lengua deriva de las mismas raíces las palabras Ictiosauro, Ictiología, Platirrinos, y en el mismo libro se escribe "Quelonios": en otra edición debería hacerse un esfuerzo para subsanar este defecto.

No hay que olvidar, en ningún aspecto, que este volumen, por su seriedad y por su singularidad, sentará cátedra y establecerá un magisterio en las universidades de habla hispana. Además, la presencia de la *Paleontología* de Meléndez, y en especial de este segundo tomo, en las librerías y centros de enseñanza, debe abrir camino al interés por estos temas en diversos niveles culturales, y preceder la aparición de nuevos libros sobre los fósiles y sobre la increíble dinámica de la vida, de la que ellos son testimonio, muchas veces curioso y siempre veraz. (E. A.)

**A**CERCA DE LA EVOLUCION, por J. Maynard Smith y H. Bume Ediciones, Madrid 1979. Estoy convencido de que la mayor parte de los biólogos actuales consultados individualmente no se atreverían a sostener que la formación evolutiva es secundaria para un biólogo. Y sin embargo, ¿por qué la mayoría de nuestros biólogos no han oído hablar apenas de evolución durante su formación académica? Afortunadamente algunos cursos de genética tienen en nuestras universidades una orientación evolutiva importante, pero los biólogos adquieren la mayor parte de sus conocimientos evolutivos en lecturas al margen de sus estudios universitarios. Estas lecturas marginales son de gran importancia no sólo para la formación biológica de nuestros especialistas, sino también para la cultura biológica del país.

Desgraciadamente muchas obras que sobre evolución biológica aparecen publicadas en nuestro país no reflejan el momento actual del conocimiento evolutivo. Y esto se debe básicamente a que son obsoletas y/o están escritas por autores no evolucionistas. Las razones de esto son, en el primer caso, el retraso tradicional con que llegan a la lengua española los conocimientos científicos y, en el segundo caso, la también tradicional y errónea costumbre de que la evolución biológica es un tema sujeto a la especulación literaria. No es este el caso del libro titulado "Acerca de la evolución" que comentamos. Esta obra recoge un conjunto de artículos aparecidos originalmente en su mayor parte en revistas especializadas que abarcan desde el año 1952, el más antiguo, hasta el año 1976, el más moderno. Su autor,

John Maynard Smith, es una de las primeras personalidades evolucionistas actuales. "Acerca de la evolución" contiene la traducción de la obra original "On Evolution", publicada en 1972, más el artículo "Ética y evolución humana", incluido al final del libro.

Los artículos abarcan un amplio espectro de temas evolutivos, todos ellos de interés, que van desde problemas básicos (la selección de grupo, la preadaptación, los modelos del desarrollo, el polimorfismo, el sexo) hasta problemas generales (el neodarwinismo actual, el progreso evolutivo) y de influencia sociopolítica (La evolución y la historia, La eugenesia, la ética y la evolución). A pesar de la diversidad temática, existe una continuidad subyacente que discurre por todos los artículos y que está basada en la preocupación del autor sobre el estado actual del neodarwinismo como hipótesis científica. Maynard Smith trata de fundamentar con acierto que el neodarwinismo no es una teoría tautológica y es capaz de ser rebatida. En el capítulo "La situación actual del neodarwinismo", que se publicó por primera vez en 1969, el autor aborda abiertamente el problema planteando situaciones "absurdas" que no podría explicar el neodarwinismo. Algunos lectores podrán echar en falta en este artículo alguna referencia a la llamada (mal) evolución no-darwiniana. Es difícil saber si Maynard Smith omitió hablar aquí de este tema, porque entonces todavía no se había desencadenado la controversia neutralista en todo su esplendor o porque consideró, contrariamente a la opinión de algunos, que la teoría neutralista no altera básicamente el mecanismo neodarwiniano, sino que más bien excluye del mismo a la mayoría de las sustituciones aminoácidas observables en las proteínas. En el capítulo "Las causas del polimorfismo", Maynard Smith hace un análisis fino de la teoría neutralista aplicada a la hemoglobina humana. La conclusión de que dicha molécula no ha experimentado prácticamente mutaciones neutras, a no ser que el tamaño de la población humana haya pasado por un "cuello de botella" en el último millón de años, constituye un ejemplo claro de que el conocimiento de parámetros ecológicos como el tamaño de población es básico para comprobar hipótesis neutralistas. La preocupación por una síntesis ecológico-evolutiva está presente en la mayoría de esta colección de artículos. En opinión de Maynard Smith la ausencia de teorías ecológicas adecuadas es uno de los fallos del neodarwinismo (p. 92). Las discusiones sobre la explicación neodarwiniana del aumento de comple-