



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

"DESCRIPCIÓN, FILOGENIA Y
PALEOBIOGEOGRAFÍA DE UN TAXÓN
NUEVO DE TORTUGA *PLEURODIRAS*
DE LA FORMACIÓN TLAYÚA, PUEBLA,
MÉXICO (CRETÁCICO TEMPRANO)"

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

ROBERTO GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

"DESCRIPCIÓN, FILOGENIA Y
PALEOBIOGEOGRAFÍA DE UN TAXÓN
NUEVO DE TORTUGA *PLEURODIRAS*
DE LA FORMACIÓN TLAYÚA, PUEBLA,
MÉXICO (CRETÁCICO TEMPRANO)"

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

ROBERTO GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2008

Agradecimientos

Rindo mi mayor reconocimiento y agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas, que a través de sus programas, permiten que gente de pocos recursos pueda continuar con sus estudios para la obtención de un grado superior a la licenciatura.

Agradezco al CONACYT por la beca otorgada, que permitió mi manutención y el desarrollo técnico de la tesis, para la compra de materiales, salidas de campo y participación en congresos.

Agradezco a mi comité tutorial la constante motivación para el desarrollo de esta tesis, buscando mi desarrollo académico e intelectual. Al Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales que dirigiera esta tesis, vigilando siempre el buen desarrollo de los puntos tratados, A la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y Al Dr. Pedro García Barrera, integrantes primarios del comité tutorial, que con gran interés evaluaron certeramente los avances de esta tesis semestre tras semestre. Al Dr. Enrique Martínez Hernández y a la Dra. Blanca Estela Hernández Baños por la revisión concienzuda del trabajo terminado.

Al Licenciado Clemente Ballanes Gallegos por el apoyo financiero para la finalización de la tesis, su valiosa amistad y sus comentarios acerca de la importancia de los estudios y una vida sana. A mi hermana Susana García y mi sobrina Claudia Rocío García por su compañía, a mis compañeros del laboratorio y la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles por los agradables momentos durante nuestras sesiones exhaustivas de trabajo, Elisa "La China", José, Martín y Denise. Nuevamente al Dr. Martínez Hernández por la compatibilidad en el trabajo académico que realizamos y

su amistad. A Sergio Carrasco interesado siempre en el trabajo intelectual y por las largas charlas académicas después del entrenamiento físico. A la hermosa Dileri Lucía por que gracias a ella cada día recuerdo el significado de la investigación, aprender y enseñar.

Esta tesis es producto del esfuerzo realizado en pro de una mejor calidad de vida, dedicado a la memoria de mi abuela la señora Guadalupe López Hernández.

Está es la ciencia que hace el fundamento sólido y duradero de su superioridad y de su gloria. A ella debe el ser, entre aquellos que se hunden en el torpor de la costumbre, entre aquellos que se resignan a vivir en las tinieblas de la ignorancia, la luz de lo antes vivido, de lo ya olvidado. Y vemos, una mejor traducción de su nombre: en la ceguera de los neontólogos es la clarividente.

La Paleontología.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivo general	5
Objetivos particulares	6
Antecedentes	6
Localidad.....	9
Edad.....	11
Geología.....	11
Paleogeografía de la Cantera Tlayúa.....	12
Paleoambiente.....	13
Material y método	14
• Técnica de transferencia de látex.....	14
• Limpieza con ácido acético.....	15
• Merística.....	16
• Análisis filogenético.....	16
• Análisis paleobiogeográfico.....	17
Acrónimos institucionales	18
Abreviaturas	19
• Cráneo.....	19
• Mandíbula.....	19
• Caparazón.....	19
• Apéndices.....	19
Abreviaturas de taxones y áreas biogeográficas	20
Paleontología sistemática	21
• Diagnósis.....	21
• Localidad.....	21
• Horizonte.....	21
• Tipo.....	21
• Material.....	21
Descripción de los ejemplares de Tlayúa	22
Cráneo	27
• Prefrontal.....	28
• Frontal.....	30
• Parietal.....	30
• Yugal.....	30
• Cuadratoyugal.....	30
• Escamoso.....	30
• Postorbital.....	31
• Premaxilar.....	31
• Maxilar.....	31
• Vómer.....	31
• Cuadrado.....	32
• Proótico.....	33
• Opistótico.....	33
• Basisfenoide.....	33

• Supraoccipital.....	33
• Exoccipita.....	34
• Basioccipital.....	34
Mandíbula.....	34
• Dentario.....	34
• Postdentario.....	35
• Prearticular.....	36
• Coronoide.....	36
• Esplénial.....	36
Caparazón.....	36
• Carapacho.....	40
• Escudos	42
• Plastrón.....	43
• Escudos	44
Esqueleto axial.....	45
• Vertebras cervicales.....	45
• Vertebras caudales.....	45
Esqueleto apendicular	47
• Cintura pectoral.....	47
• Húmero.....	47
• Radio.....	48
• Ulna.....	48
• Carpales.....	48
• Metacarpales.....	49
• Falanges.....	49
• Cintura pélvica.....	50
• Púbis.....	50
• Ísquio.....	50
• Ílio.....	51
• Fémur.....	51
• Tíbia.....	51
• Fíbula.....	51
• Tarsales.....	51
• Metatarsales.....	52
• Falanges.....	52
Análisis Filogenético.....	52
Historía paleobiogeografica de los ejemplares de la Formación Tlayúa.....	59
Forma de vida.....	73
Tipo de alimentación.....	77
Conclusiones.....	78
Literatura citada.....	81
Apéndice 1.....	93
Apéndice 2.....	100
Apéndice 3.....	102
Apéndice 4.....	103
Apéndice 5.....	106
Apéndice 6.....	108

Resumen

Se describen dos ejemplares completos de tortugas fósiles de edad cretácica temprana de la Formación Tlayúa, Puebla. Los ejemplares son referidos al suborden Pleurodira, familia Araripemydidae con base en su basiesfenoide extendido únicamente en la parte posterior del pterigoide, no tener contacto entre el pterigoide y el vómer, y la presencia de una sola faceta nucal

El análisis filogenético muestra que los ejemplares representan un nuevo género de la familia Araripemydidae, resultando grupo hermano de *Araripemys* con base en las siguientes sinapomorfías: postorbital largo, mesoplastron ausente, fontanelas carapaciales y plastrales presentes, muesca nucal presente, primera costal alcanza el margen del caparazón entre la nucal y las periferales, periferales anteriores inusualmente estrechas, y nueve placas neurales. El nuevo género se distingue del género *Araripemys* en el proceso articular del cuadrado que sale por debajo del nivel del borde lateral del cráneo, esplenial ausente, carapacho con forma posterior expandida, primera costilla torácica parcialmente reducida en tamaño, centro cervical procelar de la segunda a la octava vertebra ausente, fenestra tiroidea dividida por la línea media contactando el pubis e isquion, escudos inframarginales separando los escudos plastrales y carapaciales y la serie de vértebras caudales con un centro anterior biconvexo.

El hallazgo de los ejemplares de Tlayúa proporciona información relevante con respecto a la historia biogeográfica de los pleurodiros pelomedusoides (Araripemydidae, Euraxemydidae, Pelomedusidae, Bothremydidae y Podocnemidae). Se amplía el área de distribución de la familia Araripemydidae teniéndose el registro más septentrional en Norteamérica, pues los fósiles encontrados para esta familia se restringían al norte de la antigua Gondwana (Noroeste de África y Noreste y Sur de Sudamérica).

El origen del nuevo género podría estar asociado con la fragmentación de la Pangea y la formación de barreras oceánicas como el Atlántico del Norte, el Golfo de México y el mar Caribe separando una población ancestral antes continua del clado *Araripemys* + nuevo género y especie de Tlayúa hacia finales del Jurásico y principios del Cretácico Temprano. La separación del nuevo género y especie posiblemente podría haberse producido por efecto de vicarianza que llevó a las tortugas de Tlayúa en Laurasia a diferenciarse de los araripémidos de Gondwana.

Filogenéticamente el origen de los araripémidos laurásicos en Norteamérica apunta hacia la parte central de Pangea. Por un lado en la parte sudamericana se tiene el clado *Araripemys* y posiblemente en el área africana; y por el otro surge posteriormente en Laurasia el nuevo género y especie de tortugas de Tlayúa por efecto de la separación de la Pangea aislando la población del Norte de la población del Sur.

Palabras clave: tortuga pleurodira, registro fósil, Albiano, cladística, vicarianza.

Abstract

Two complete fossil turtles from the early cretaceous Tlayúa Formation in Puebla, México, are described. The fossils are referred to the suborder Pleurodira, family Araripemydidae on the basis of a basisphenoid partly extended on the posterior part of the pterygoid, lack of contact between the pterygoid and the vomer, and a single nuchal facet.

The phylogenetic analysis shows that the specimens represent a new genus of the family Araripemydidae, being sister group of *Araripemys* on the basis of the following synapomorphies: long postorbital, lacking mesoplastral plates, carapacial and plastral fontanelles present, nuchal notch present, first costals reach the shell margin between nuchal and first peripherals, anterior peripherals unusually narrow, and nine neural plates. The new genus is different from *Araripemys* on the processus articularis of the quadrate below the level lateral border skull, splenial bone absent, shell posteriorly expanded, first thoracic rib reduced, lack of procoelar cervical center from second to eighth vertebrae, thyroid fenestra divided by midline contact of pubis and ischium, inframarginal scutes separating plastral and carapacial scutes, and caudal vertebrae series with anterior biconvex center.

The discovery of the Tlayúa specimens provides excellent information to understand the biogeographic history of pleurodire pelomedusoids turtles (Araripemydidae, Euraxemydidae, Pelomedusidae, Bothremydidae, and Podocnemidae). The new Araripemydidae is the northern most North American record, expanding the distribution area of the Family. Formerly known fossils were restricted to the north of the old Gondwana (Northwest of Africa and Northeast and South of South America).

The origin of the new turtle can be associated with the fragmentation of Pangaea. The opening of the North Atlantic ocean, Gulf of Mexico and Caribbean sea separated an ancestral continuous population of the clade *Araripemys* + new Tlayúa species, at the end of the Jurassic and beginning of the Early Cretaceous. The separation of the new genus and species could have been produced by vicariance, promoting morphological divergence between the Tlayúa turtles of Laurasia from the araripemids of Gondwana.

Phylogenetically, the origin of araripemids in North America points toward the central area of Pangaea. On one hand, it arises the South American clade *Araripemys* possibly extending into the African areas; and in the other, it arises the new Tlayúa turtles in Laurasia by the effect of the continental break-up isolating the northern from the southern populations.

Palabras clave: side-neck turtle, fossil record, Albian, cladistics, vicariance.

INTRODUCCIÓN

En México los estudios con fósiles de reptiles cretácicos de tamaño pequeño aún son escasos (Reynoso, 2006). Se conocen pocos trabajos derivados principalmente de la fauna de vertebrados terrestres o semiacuáticos del Cretácico Temprano de Puebla. La Cantera Tlayúa es una localidad que ha permitido extraer una cantidad considerable de fósiles de esta edad (Reynoso et al., 2000). Tlayúa es una de las localidades fosilíferas más importantes tanto para México como para el mundo, por la gran diversidad de fósiles que se ha preservado. Representa una de las pocas localidades del Cretácico Temprano particularmente en Norteamérica que preserva fósiles de reptiles (Reynoso et al., 2000). En Tlayúa se han colectado aproximadamente 100 taxones que incluyen organismos tales como: foraminíferos, esponjas, anélidos, gorgonias, gasterópodos, amonoides, belemnoides, bivalvos, arácnidos, crustáceos, insectos, equinoideos, asteroideos, ofiuroideos, peces, reptiles, algas y plantas terrestres.

Los fósiles de reptiles son uno de los grupos que van apareciendo cada vez en mayor cantidad. Se conocen restos de pterosaurios, cocodrilos, tortugas, esfenodontes y lagartijas (Reynoso et al., 2000; Cabral-Perdomo et al., 1993). Por el estado de preservación de los fósiles se encuentra al mismo nivel de localidades extranjeras como Solenhofen, Santana, Las Hoyas, Sihetun y Messel por mencionar algunas. Su excelente preservación permite conservar detalles anatómicos claros que dan oportunidad para la realización de distintos estudios, en particular de análisis filogenéticos detallados y sostenidos. A la fecha, los fósiles de Tlayúa han dado información trascendente para el conocimiento sobre el origen, evolución temprana, radiación, sistemática y biogeografía de los diferentes grupos representados (Reynoso, 2006). La cantera Tlayúa es una zona donde se obtienen bases suficientes para el conocimiento de las faunas fósiles del Cretácico y por ende un acercamiento con las biotas actuales.

Uno de los grupos de reptiles representado en la cantera son los quelonios. Este grupo tan popular ha jugado un rol muy importante en el folklore y la mitología de muchas culturas a través de los tiempos. Los quelonios están representados a la fecha por cinco esqueletos descubiertos: dos especímenes completos, un cráneo cristalizado y dos caparazones más pequeños. Los cuatro caparazones son identificados como pertenecientes al grupo de los pleuródidos por la ausencia del escudo cervical.

Actualmente las tortugas pleuródidas no existen naturalmente en Norteamérica (Cope, 1864; Leidy, 1865; Iverson, 1992). De acuerdo al registro fósil, la tortuga *Pleurodira Pelomedusoide* más antigua de Norteamérica data del Cretácico Tardío (Santoniano) de Alabama, Estados Unidos (Gaffney y Zangerl, 1968). En México, se describieron dos caparazones del Campaniano de la Formación Cerro del Pueblo, Coahuila pertenecientes al género extinto *Bothremys* (García, 2003) o de acuerdo a la nueva revisión del género por Gaffney et al. (2006) podría pertenecer al nuevo género *Chedighaii*. En los trabajos de García (2003) y García y Reynoso (2005) se plantea el origen del grupo en Norteamérica por migración de Europa y no de Sudamérica como se había propuesto con anterioridad (Zangerl, 1948). El hallazgo de los ejemplares de tortugas fósiles completos de Tlayúa, del infraorden Pleurodira, hiperfamilia Pelomedusoides, son indicio que durante el Cretácico Temprano este tipo de tortugas ya habitaba Norteamérica. Con este nuevo hallazgo se reevaluará la historia biogeográfica de la hiperfamilia Pelomedusoides para este lado del mundo (Broin, 1988; Meylan, 1996).

en hematita. Los organismos que vivían en la laguna o que llegaban transportados ahí, al morir quedaban cubiertos de los terrígenos rojos y hoy representan el registro de fósiles conservados entre estas capas rojas y las calizas. De acuerdo a Espinosa-Arrubaena y Applegate (1996) la laguna era de amplia extensión, en un área de 10 km dirección noroeste-sureste por 2.5 km dirección oeste-este.

Las calizas fueron depositadas en un ambiente cercano a la costa donde eventualmente corrientes de agua dulce desembocaron y alteraron el ambiente y el depósito de sedimentos.

Objetivo general

Reconstruir las relaciones filogenéticas y la historia biogeográfica para un nuevo taxón de tortugas fósiles del Cretácico Temprano de Puebla.

Objetivos particulares

Descripción anatómica del cráneo y del caparazón de los ejemplares de tortugas fósiles.

Establecer las relaciones filogenéticas del nuevo taxón con taxones de Sudamérica,

Norteamérica, Europa y África a partir de un análisis cladístico con caracteres osteológicos.

Reevaluar la historia biogeográfica de la hiperfamilia Pelomedusoides para Norteamérica y su conexión con otros pelomedusoides Norteamericanos.

ANTECEDENTES

Los Pleurodira junto con los Criptodira conforman los dos infraórdenes actuales del orden Testudines o Chelonia (tortugas). Hoy en día los pleuródidos son un grupo pequeño compuesto únicamente por dos superfamilias, Chelidoidea (Familia Chelidae) y Pelomedusoidea (Familia Pelomedusidae y Podocnemididae) que habitan exclusivamente en el hemisferio sur. Sin embargo, durante el Mesozoico este grupo sobresalió ocupando ambientes terrestres, litorales y de agua dulce. Para el Cretácico se habían diversificado y distribuido alrededor del mundo excepto en la Antártica, Siberia y China (Figura 1). En los últimos años el descubrimiento de una gran cantidad de material fósil perteneciente al grupo de los pleuródidos ha permitido reevaluar al grupo filogenéticamente y biogeográficamente.

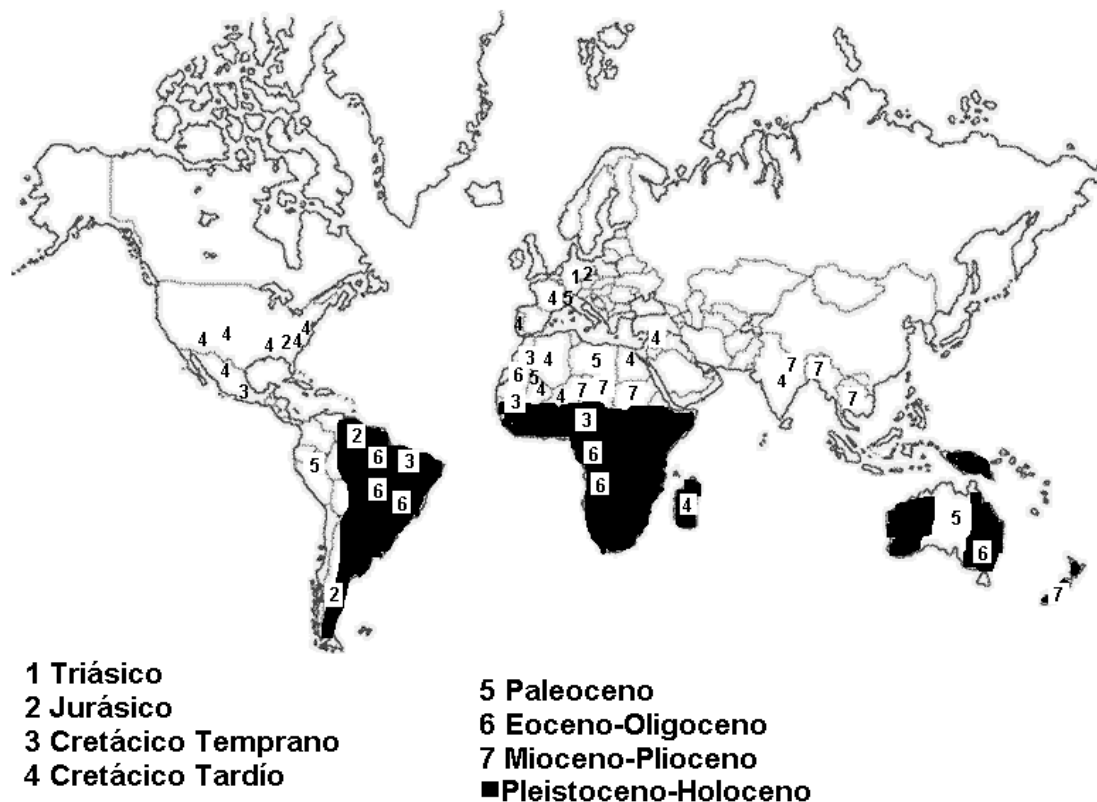


Figura 1. Distribución espacio-temporal de Pleurodira en el mundo. La mayor abundancia de registros es durante el Cretácico Tardío para los dos hemisferios. Sudamérica, África y Europa poseen los mayores registros a lo largo del tiempo. Europa tiene el registro más antiguo. Canadá, Europa oriental, Rusia y el noroeste asiático son regiones extensas sin registros.

El primer reconocimiento de un grupo de tortugas Pleurodira extintas fue en 1891 por George Baur basado en un cráneo descrito como *Bothremys cooki* por Leidy en 1865. Ahora

se conocen más de una docena de nuevos géneros y dos familias totalmente extintas basados en cráneos, caparazones y apéndices en algunos casos. Dos pleuródiros sudamericanos son de importancia por sus características bizarras que impedían reconocer su posición. Meylan (1996) menciona que Price (1973) describió un ejemplar de la Formación Santana en Brasil (Albiano, Cretácico Temprano), basándose en un único caparazón incompleto. Con este hallazgo erigió la familia Araripemydidae asignando ésta familia a la superfamilia Pleurosternoidea y al suborden Amphichelydia. Todos los subsecuentes autores (Broin, 1980, 1988; Meylan y Gaffney, 1991; Kischlat, 1990; de la Fuente, 2003) han considerado a *Araripemys* un miembro del infraorden Pleurodira, pero han diferido significativamente en sus relaciones con los otros miembros del infraorden. Meylan (1996) con nuevo material (13 especímenes y cuatro con cráneo) referidos a *Araripemys barretoii*, realizó una nueva descripción de las especies y reexaminó las relaciones de *Araripemys*, descubriendo que es uno de los pleuródiros más antiguos conocidos.

Los numerosos especímenes de *Araripemys*, como muchos de los fósiles de la Formación Santana, están preservados en caliza, lo que, al compararlos con otros fósiles también encontrados en rocas de origen marino costero, indica que habitaron ambientes litorales (Price, 1973; Broin, 1988; Reynoso, 2000; García, 2003).

En 2005 se descubrió un nuevo taxón perteneciente al género *Araripemys* descrito como *Araripemys arturi* de la Formación Crato en Brasil, más antiguo que *Araripemys barretoii*. Otro fósil completo para la Formación Santana es una tortuga recientemente descrita como *Euraxemys* (ejemplar tipo FR4922), alojada en el museo Senckenberg de Frankfurt, que de acuerdo a Gaffney et al. (2006) es un taxón de tortugas morfológicamente muy primitiva, con caracteres similares a los de familias como Podocnemididae y la extinta Bothremydidae (ver Gaffney, 1979; Gaffney et al., 1988, 2001 y 2006; Meylan 1996; de la Fuente, 2003 y García y Reynoso, 2006).

Los únicos análisis filogenéticos bien establecidos para la familia Araripemydidae fueron los realizados por Hirayama (1991) y Meylan (1996) basados en la comparación de 35 caracteres osteológicos en 15 taxones. Recientemente Gaffney et al. (2006) elaboró un superárbol que incluye todas las familias de pleurodira y sus fósiles usando 175 caracteres. En este último análisis los resultados muestran a la familia Araripemydidae como un grupo monofilético bien establecido hermano de Pelomedusidae y ambos hermanos del clado Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae, todos conformando la hiperfamilia Pelomedusoides.

En África existe un material distinto al género *Araripemys* descrito por Broin (1980) pero con afinidad a los araripémidos. Posee un caparazón decorado y pequeños mesoplastrones laterales como en Pelomedusidae descrito como el nuevo género *Taquetochelys*. También en Africa se han reconocido partes de especímenes afines al género *Araripemys* (Broin, 1980; Lapparent de Broin, 2000). Finalmente en el Paleoceno de Argentina se descubrió otro material asociado al grupo de los araripémidos con características afines a *Araripemys* (de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997).

Los descubrimientos fosilíferos hasta este momento restringían la distribución de la familia Araripemydidae a la Gondwana occidental (Sudamérica-África) sin haber hasta hoy algún registro de alguna localidad ubicada en Laurasia (Norteamérica-Eurasia).

LOCALIDAD

El material aquí estudiado se colectó en la cantera Tlayúa, ubicada en el miembro medio de la Formación Tlayúa al sureste de la colonia Morelos del pueblo de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Forma parte de la provincia geológica de Tlaxiaco aproximadamente a 92 km al suroeste de la Ciudad de Puebla, en el área conocida como la Mixteca poblana.

Se arriva tomando la autopista 190-D México-Puebla y llegando a la ciudad de Puebla Km-120 se toma la autopista 150-D Puebla-Orizaba continuando hacia la desviación Km-166

a Tehuacán. Se toma la ruta por la carretera hacia San Juan Ixcaquixtla (Puebla 455) que se comunica con el poblado de Tepexi de Rodríguez. Cruzando el río Axamilpa aproximadamente 5 Km después a la izquierda del camino en esa dirección se encuentra la colonia Morelos. En dirección suroeste hacia la barranca Tlayúa está la cantera, ubicada en las coordenadas 18° 35' latitud norte y 97° 55' longitud oeste (Figura 2).

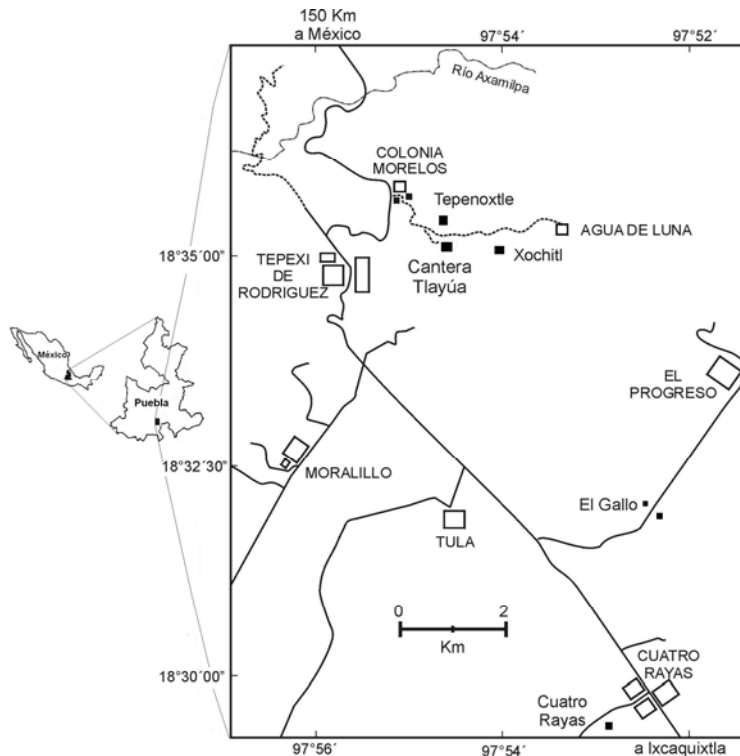


Figura 2. Localización de la cantera Tlayúa de la Formación Tlayúa en el estado de Puebla (tomado de Alvarado, 2005).

Edad

La cantera Tlayúa es un Lagerstätte de edad albiana tardía, cretácica temprana, basado en algunos amonoides como *Mortonicer*, *Hysterocher* y *Anisoceras*, también del Belemnoides *Neohibolites* (Cantú-Chapa, 1987; Seibertz y Buitrón, 1987).

Geología

Los aspectos básicos de la geología de la Formación Tlayúa fueron estudiados por Fernández-Becerra (1985) y Martill (1989); el análisis de facies y tectónica por Pantoja-Alor (1992) y Malpica Cruz *et al.* (1989), el análisis magnetoestratigráficos por Benammi *et al.* (2003) y el análisis de transición de microfacies combinado con un análisis espectral de series de profundidad por Kashiyama *et al.* (2003). La cantera se propuso como el miembro intermedio de la Formación Tlayúa compuesto por calizas laminares litográficas, que muestran ondulación y oxidación. Las características litológicas de las calizas, las hacen comparables con la localidad Jurásica alemana Solenhofen (Applegate, 1996).

La Formación Tlayúa consiste de una unidad basal de aproximadamente 300 m, en ella existen 50 m de bioturbitas firmemente plegados con rudistas, ostreidos y miliólidos. La unidad se forma por calizas micríticas gris azuladas de gruesas a masivas con concreciones de sílice blanco y negro, interclastos y pedernal oscuro designadas por Pantoja-Alor (1992) como el miembro inferior de la Formación, de la cual se desconoce el límite inferior.

El miembro medio de la Formación es el más importante debido a los numerosos y diversos fósiles encontrados. La unidad mide aproximadamente 30 m de espesor, es laminado y consiste de caliza micrítica de grano extremadamente fino de color crema y delimitado por intercalaciones de estratos arcillosos ricos en hematitas con distintas tonalidades rojizas. La extensión es de 10 km en dirección Noroeste sureste y 2.5 km en dirección oeste-este (Alvarado-Ortega, 2005). Este miembro medio muestra una gran cantidad de fósiles bien preservados.

El miembro superior de la Formación Tlayúa, consiste de una secuencia de dolomitas de color gris casi sin fósiles y que de acuerdo a Pantoja-Alor son de edad albiana tardía (Applegate, 1992; Figura 3).

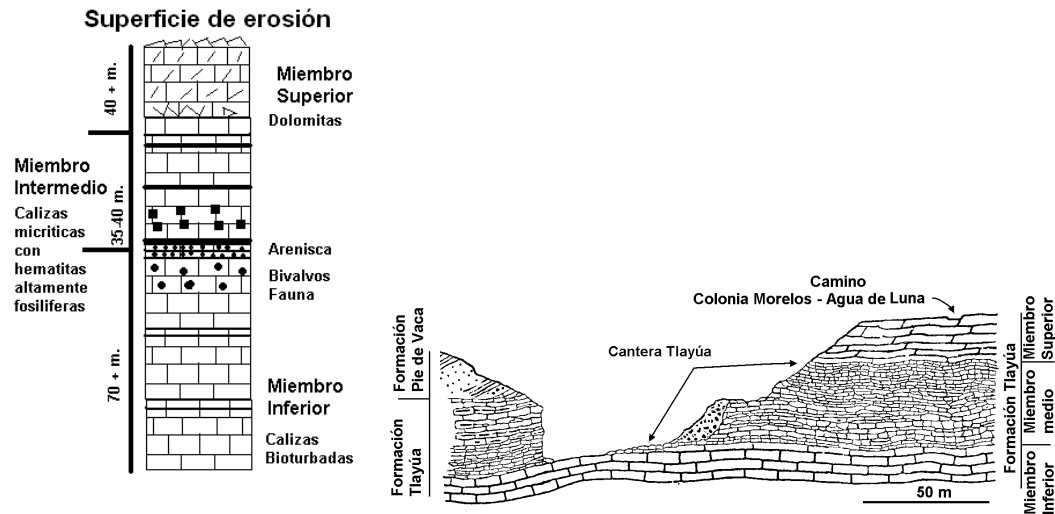


Figura 3. Geología de la Formación Tlayúa. A) Columna estratigráfica. B) vista esquemática de la Formación (B, tomado de Alvarado-Ortega, 2005).

Paleogeografía de la Cantera Tlayúa

La ubicación de la Formación Tlayúa es de 18° 30' norte y 97° 54' oeste que concuerda con los datos dados para Norteamérica por Besse y Courtillot (1991) quienes señalaron que la posición de la región norte del continente casi no ha variado su posición latitudinal y longitudinal desde el Cretácico. Sin embargo, trabajos con moluscos y reptiles reportan que la posición geográfica en donde la cantera pudo haberse ubicado era en una zona tropical por debajo de los 20 grados latitud norte y 100 grados longitud oeste; distribución que abarcaban los mares someros del Cretácico inferior (Reynoso, 1998).

Paleoambiente

Se han propuesto muchos modelos para reconstruir el ambiente de depósito de las calizas de la cantera Tlayúa. El modelo que presenta la evidencia más convincente es el propuesto por Espinosa-Arrubarena y Applegate (1996) donde representan a la cantera Tlayúa como una laguna. Esta laguna es de cuenca limitada al este por una barrera hipotética que la separaba de la laguna post-arrecifal más allá de mar abierto. Existían afluentes de agua dulce procedentes de un área de tierra firme que proveía a la cuenca con sedimentos ricos

en hematita. Los organismos que vivían en la laguna o que llegaban transportados ahí, al morir quedaban cubiertos de los terrígenos rojos y hoy representan el registro de fósiles conservados entre estas capas rojas y las calizas. De acuerdo a Espinosa-Arrubaena y Applegate (1996) la laguna era de amplia extensión, en un área de 10 km dirección noroeste-sureste por 2.5 km dirección oeste-este.

Las calizas fueron depositadas en un ambiente cercano a la costa donde eventualmente corrientes de agua dulce desembocaron y alteraron el ambiente y el depósito de sedimentos.

Objetivo general

Reconstruir las relaciones filogenéticas y la historia biogeográfica para un nuevo taxón de tortugas fósiles del Cretácico Temprano de Puebla.

Objetivos particulares

Descripción anatómica del cráneo y del caparazón de los ejemplares de tortugas fósiles.

Establecer las relaciones filogenéticas del nuevo taxón con taxones de Sudamérica,

Norteamérica, Europa y África a partir de un análisis cladístico con caracteres osteológicos.

Reevaluar la historia biogeográfica de la hiperfamilia Pelomedusoides para Norteamérica y su conexión con otros pelomedusoides Norteamericanos.

MATERIAL Y MÉTODO

Se revisaron dos ejemplares casi completos de fósiles de tortugas, esqueleto y cráneo. Los dos ejemplares estaban embebidos en una laja de matriz calcárea cubierta por una capa de arcilla rojiza compuesta de hematita, removida completamente por preparación química con ácido acético (Meylan, 1996; ver mas abajo). La fosilización en esencia es duripártica y debe trabajarse con sumo cuidado pues el ácido puede dañar al fósil.

Técnica de transferencia en látex

Para la limpieza del material fósil y remoción de la matriz rocosa, se construyó un molde con plastilina en la cara no visible del fósil. En la superficie donde el fósil puede observarse, se cubrió con tres capas de látex P-53 (comercializado por Poliformas Plásticas S. A.) puestas una por una, dejando secar el látex durante 24 horas por cada capa (Figura 4a). Sobre la capa de látex seca, se aplicaron tres capas gruesas de resina poliéster para formar el molde. Esta resina se mezcló con talco hasta darle una consistencia densa, se le añadió catalizador K 2000 propio para este tipo de resina y se aplicó inmediatamente para evitar que se seque. Se aplicó otra capa de resina despues de medio día evitando huecos o adelgazamientos debidos al escurrimiento. Totalmente seco y probado contra fugas, se quitó el molde de plastilina y comenzó la limpieza del fósil por preparación química (Figura 4 b).

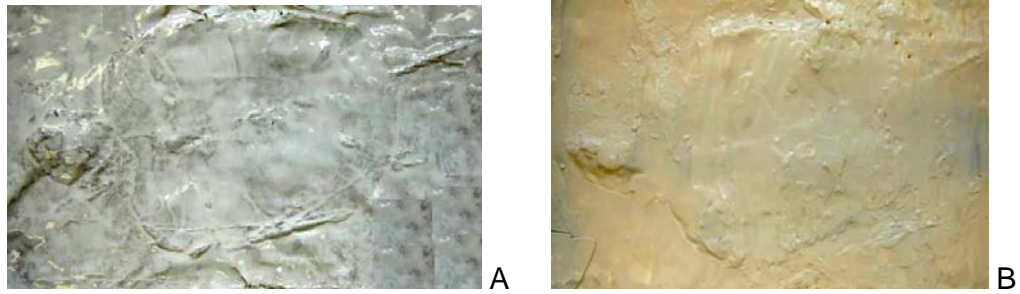


Figura 4. Método de preparación del fósil utilizando la técnica de transferencia de látex. A) Primera capa de látex aplicada sobre la cara visible del fósil. B) Capa de resina poliéster aplicada sobre la capa de látex

Limpieza con ácido acético

La técnica se basa en la notable diferencia en la velocidad de reacción que presenta el ácido ante los materiales que componen la matriz rocosa y el fósil (Grande y Bemis, 1998). El carbonato de calcio que constituye a las calizas de Tlayúa reacciona rápidamente con el ácido acético, mientras el fosfato de calcio del fósil lo hacen más lentamente, por lo que la roca puede removerse parcial o totalmente del fósil sin que sufra daño. Se realizaron diluciones de ácido acético al 20% por cada litro de agua, y se agregó una sal de fosfato de calcio tribásico hasta la saturación, vertiéndose la dilución al molde donde se encuentra el fósil hasta ser cubierto por ella. El tiempo de reacción fue de 24 a 72 horas después de las cuales se extrajo el ácido para llevar a cabo un minucioso proceso de lavado con agua corriente y deshacerse de los residuos. Posteriormente se introdujo en una tina con agua, dejándose remojar durante 24 horas. Se extrajo el fósil y lavándose los sedimentos residuales en agua corriente. La laja se dejó secar durante 24 horas a temperatura ambiente a la sombra y se aplicó acetato de celulosa para reforzar las partes que pudieran soltarse. El procedimiento se repitió

hasta que la roca fue removida por completo y quedase el fósil totalmente libre (Figura 5).

Merística

Se tomaron medidas de longitud y ancho total de los ejemplares, del caparazón, apéndices y cráneo siguiendo el criterio de Zangerl (1969) así como su nomenclatura. Todas las medidas se tomaron con una cinta flexible y un vernier, los valores obtenidos se dan en milímetros (ver cuadros 1-5).

Análisis Filogenético

Para establecer la posición filogenética de los ejemplares de la Formación Tlayúa en el contexto de las tortugas Pelomedusoides, se llevó a cabo un análisis cladístico incluyendo a las familias Araripemydidae, Pelomedusidae, Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae. Se utilizaron dos taxones como grupos externos, el género *Notoemys* y la familia Chelidae. En el análisis se incluyeron tanto caracteres craneales como caracteres postcraneales. Se recuperó el mayor número de caracteres con importancia filogenética y con los datos obtenidos se construyó una matriz de 84 caracteres osteológicos para nueve taxones de Eupleurodiras Araripemydidae (que incluye a *Araripemys barreto* y *Araripemys arturi*), los nuevos ejemplares de Tlayúa, las Familias Pelomedusidae, Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae, Chelidae y el género *Notoemys*. La matriz se trabajó usando los programas WinClada ver. 1.00.08 (Nixon, 2000) y Mac Clade 4.03 PPC (Maddison y Maddison, 2001). El análisis se basó en caracteres utilizados en análisis

previos por Gaffney y Meylan (1988), Meylan (1996), Shaffer et al. (1997), Tong *et al.* (1998), Lapparent de Broin (2000), García (2003), de la Fuente (2003) y Gaffney et al. (2006) con algunas nuevas modificaciones a caracteres.

Los datos fueron analizados usando NONA 2.0 (Goloboff, 1993) y PAUP 4.0b (Swofford, 1998) utilizándose el criterio de máxima parsimonia con búsqueda exhaustiva. Los caracteres fueron tratados como no ordenados y con el mismo peso, evitando dar una suposición a priori de la polaridad en la importancia de los caracteres, los caracteres multiestado fueron interpretados como polimorfismos.

Para sustentar la hipótesis filogenética se llevó a cabo la prueba de Bootstrap utilizando búsqueda heurística con 10000 repeticiones. Se calcularon los valores del índice de soporte de ramas de Bremer para cada nodo del cladograma basándonos en las ecuaciones presentadas en Lambkin et al. (2002).

Análisis Paleobiogeográfico

Se reconstruyeron los patrones evolutivos de los taxones de Eupleurodira Pelomedusoides y se elaboró un análisis de los patrones históricos paleobiogeográficos del grupo Pelomedusoides con base en los resultados filogenéticos obtenidos. Se construyó el cladograma taxonómico de áreas a partir del cladograma de consenso estricto de los taxones y se sustituyeron los taxones terminales por las áreas donde se distribuyeron dichos grupos. El cladograma se optimizó por el método de Farris y se elaboraron matrices de datos de vicarianza y geo-dispersión para la construcción del

cladograma general de áreas, tomando de los nodos la ausencia o presencia de las áreas. Para ello se utilizó el método modificado del análisis de parsimonia de Brooks (Lieberman, 2003). Con el fin de entender la importancia que estas tortugas tuvieron en el origen de Pleurodira en Norteamérica, se discutieron los resultados con respecto a los patrones biogeográficos hasta ahora propuestos para los pleuródidos norteamericanos (Zangerl, 1948; García y Reynoso, 2002; García y Reynoso, 2005).

Acrónimos Institucionales

IGM Instituto de Geología México (ejemplares de Tlayúa prestados por la Colección Nacional de Paleontología, aún sin datos).

AMNH American Museum of Natural History (Material de los fósiles de *Araripemys* consultados y descritos en Meylan 1996)

FR Francfort Seckenberg Museum (FR 4922, ejemplar de la formación Santana del género *Euraxemys*).

JM Jura-Museum Eichstätt, Alemania.

GDF Gadoufaoua, todos depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París, Paléontologie.

TF DMR Department of Mineral Resources Bangkok, Thailand.

Abreviaturas

Cráneo

Bo. Basioccipital
Bs. Basiesfenoide
C. Cuadrado
Cb. Ceratobraquial
Ctm. Cavum timpanico

Cy. Cuadrato-yugal
Es. Escamoso
Ex. Exoccipital
Fio. Foramen interorbital
Frv. Foramen nervi vidiani
Fpcci. Foramen posterior al canal carótido interno

Mandíbula

A. Angular
AR. Articular
C. Coronoides

Caparazón

ABD. Abdominal
AN. Anal
CAU. Caudales
Co. Costal
Cor. Coracoides
EP. Epiplastron
ESC. Escapula
FEM. Femoral
FEN. Fenestra
HIO. Hioplastron
HIPO. Hipoplastron
HUM. Humeral
IL. Ilium

Apéndices

Ast. Astragalo
CI-CIV. centralia
Cal. Calcaneo
Car. Carpos
F. Fémur
Fi. Fibula
Fig. Falanges

Fpp. Foramen palatal posterior
ICA. Incisura columelar auris
Mx. Maxilar
Op. Opistótico
Pa. Palatal
PC. Proceso coracoideo
Pmx: Premaxilar
Pro. Proótico
Pt: Pterigóides
Ptp. Proceso trochlearis pterigóideo
Poz. Poszigapofisis
Pz: Prezigapofisis
Te. Tubo de Eustaquio

D. Dentário
FM. Fosa de meckele
Sur: Surangular

INF. Inframarginal
ISQ. Isquion
L. Lateral
M. Marginal
N. Neural
P. Perifera
PEC. Pectoral
Pg. Pigial
PU. Pubis
Spg. Suprapigial
V. Vertebral
XIF. Xifiplastron

H. Húmero
Mcar. Metacarpos
Mtar. metatarsos
R. Radio
U. Ulna
T. Tibia
Tar. Tarsos

Abreviaturas de taxones y áreas biogeográficas

Taxones

A. *Ararypemys*

AT. Araripemydidae de Tlayúa

B. Bothremydidae

Ch. Chelidae

Pd. Podocnemoidea

Pm. Podocnemididae

E. Euraxemydidae

N *Notoemys*

P. Pelomedusidae

T Tortugas de Tlayúa

Áreas

LNA. Laurasia Norteamérica

GAF. Gondwana África

GSA. Gondwana Sudamérica

GIN. Gondwana India

GMG. Gondwana Madagascar

Paleontología Sistemática

Orden Testudines Linnaeus, 1758

Suborden Pleurodira Cope, 1864

Hyperfamilia Pelomedusoides Cope, 1868

Familia Araripemydidae Price, 1973

gen. y sp. nov. (Figura 5)

Diagnosis. Pleurodira Pelomedusoides de la familia Araripemydidae con caparazón aplanado, plastrón único con ornamentación reticulada, puente plastral amplio y escudos inframarginales que separan al plastrón del carapacho, fontanela central muy grande en la línea media horizontal del plastrón, contrafuertes axilares e inguinales, primera costilla torácica reducida en tamaño y ligada a la segunda costilla, ausencia de mesoplastrones y cola muy larga.

Localidad. Cantera Tlayúa a 2 km al sureste de la Colonia Morelos, cerca de Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla, México.

Horizonte. Miembro medio de la Formación Tlayúa. Cretácico Temprano, Albiano Tardío.

Tipo. Holotipo ejemplar 1 (Figura 5 A, B, C y D). Paratipo ejemplar 2 (Figura 5 E, F, G y H).

Material. Ejemplar 1: se ha preservado casi en su totalidad, carapacho completo y plastrón semicompleto, cráneo casi completo, faltan partes de los huesos del techo del cráneo y el paladar no está bien conservado.

Esqueleto axial, completo pero la sección cervical algo deformada, la sección caudal completa y el esqueleto apendicular bien conservado.

Ejemplar 2: Fósil fragmentado. Carapacho casi completo, le falta la sección baja a la altura de la novena neural, esqueleto axial y apendicular completo. No se preparó el material para observar el plastrón por su condición delicada.

Descripción de los ejemplares de tortugas de Tlayúa

Los esqueletos de los ejemplares de las tortugas de Tlayúa presentan un alto grado de articulación de todos los huesos (caparazón, cráneo, apéndices y cauda) puestos en posición natural, es decir, no hay rastros de depredación, carroñerismo u otro tipo de transporte. Esto sugiere que después de la muerte fueron descompuestos en un ambiente anaerobio, donde las condiciones anóxicas predominaban. Tal ambiente inhibe la acción de las bacterias aerobias y animales necrófagos, en conjunto con un rápido depósito de sedimentos calcáreos sobre los restos, hasta la litificación de los sedimentos y fosilización de los organismos.

La destrucción parcial de los ejemplares es producto de la fosilización y/o extracción.

Durante la diagénesis suceden los procesos de mineralización donde la composición original del organismo se altera por la química del ambiente e incluye procesos físicos como la compresión, distorsión y fragmentación.



A



B



C



D

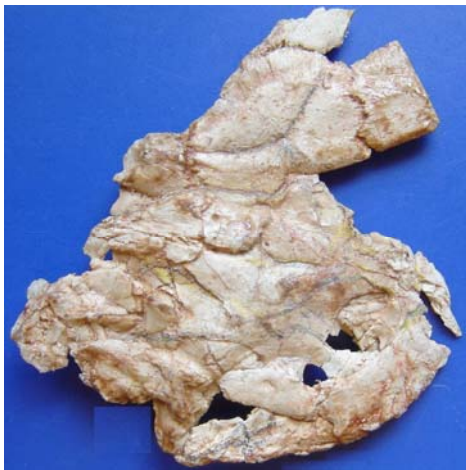
Figura 5. Ejemplar 1 de Tlayúa. A) vista dorsal del ejemplar. B) vista ventral del ejemplar. C) cráneo vista dorsal (detalle). D) cráneo vista ventral (detalle).



E



F



G



H

Figura 5. Ejemplar 2 de la Formación Tlayúa. E) Ejemplar completo, caparazón vista dorsal y cráneo; F) Cráneo vista dorsal en proceso de limpieza; G) Cráneo en vista dorsal totalmente limpio; H) Cráneo en vista ventral totalmente limpio.

En los ejemplares 1 y 2 puede observarse que los fósiles permanecieron en posición de *rigor mortis* (rigidez después de la muerte) antes de ser cubiertas por los sedimentos, un proceso común en los vertebrados en condiciones postmortem. Esto se deduce por la disposición que guardan las vértebras cervicales y las vértebras caudales. Al compararlas con animales recién muertos se observa que la cola y el cuello se extienden y las fibras musculares se tensan por la pérdida de ATP en los músculos, humedad y el efecto de las altas temperaturas, como en el ejemplar 1, cuando la tensión sobrepasa el punto de estiramiento de las fibras, éstas producen un acortamiento, por lo que el cadáver se arquea como en el ejemplar 2 (Krompecher, 1981). La compresión de los sedimentos distorsionó a los fósiles aplastándolos, y el ejemplar 2 se deformó en dirección a la izquierda. Las extremidades están completas y articuladas, excepto la mano izquierda que no pudo recuperarse durante la extracción; así también la cola se encuentra totalmente articulada y curvada con la última vértebra hacia el interior. La cintura pélvica no está del todo articulada y las cervicales de la 3 a la 6 están algo distorsionadas. La parte que sufrió más daño fue el cráneo. La parte izquierda del cráneo se introduce por debajo de sí mismo, produciendo un tipo de enrollamiento que deforma la vista dorsal. El maxilar y el yugal quedaron en vista dorsal y la mandíbula en vista lateral.

En el ejemplar 1, la parte dorsal de la mandíbula está fuertemente articulada al cráneo que sufrió una distorsión hacia la izquierda. La compactación de los sedimentos distorsionó el caparazón en un eje horizontal provocando que las placas periferales de la cuatro a la siete se introdujesen por debajo del plastrón. Así también existe una distorsión del ejemplar en la línea media.

A la altura de la cintura pélvica hay una deformación producida por la compactación del caparazón. Las extremidades anteriores están articuladas; la derecha quedó por debajo del cráneo, donde las falanges se encuentran encimadas unas a otras.

La ulna, el radio y el húmero están articulados, pero el radio derecho está fracturado por la compactación. Las extremidades posteriores están relativamente completas, con fracturas en la

fíbula izquierda. La extremidad derecha posterior está articulada pero faltan las segundas falanges y garras en el pie derecho. La cintura pélvica está semiarticulada por la compresión, así como la cintura escapular que presenta la escápula derecha dañada en la parte distal.

La parte dorsal del caparazón y el plastrón fueron muy dañados por la compresión, la distorsión y el solapamiento de la parte izquierda del plastrón sobre la derecha. Parte del lóbulo anterior se encuentra comprimido sobre el carapacho y en parte desintegrado, el lóbulo posterior no conserva la parte distal del xifiplastrón por la compresión, los contrafuertes del plastrón tanto axilares como inguinales que lo unen al carapacho no están presentes ya que al parecer se rompieron y separaron del plastrón. El único contrafuerte restante se encuentra sobre la parte media del plastrón. La exacta determinación de las suturas es extremadamente difícil debido a la existencia de fracturas y fisuras, pero los surcos que dejaron los escudos son muy claros, así como la ornamentación de la superficie de las placas del plastrón, no hay abrasión en absoluto. Las vértebras cervicales sufrieron una tremenda distorsión y aplanamiento aunque están completas y son identificables.

La muerte de los ejemplares no fue producida por depredación ni hay rastros de carroñeros, por lo que es fácilmente deducible que la muerte fue *in-situ*; es decir, murieron donde vivieron. Tampoco existe huella de otro tipo de transporte. Los ejemplares también sufrieron daños al extraerlos del yacimiento, las lajas se encuentran rotas en varios fragmentos, pero aún así se conservaron las características importantes para su estudio.

Cráneo

El cráneo fue la única parte del esqueleto que se pudo estudiar a detalle en los dos ejemplares. Es cercanamente ovalado en vista dorsal con espacios orbitales cerrados, preserva porciones del premaxilar y el maxilar, la emarginación está bien desarrollada. El cráneo del ejemplar 1 se encuentra fraccionado a la altura de las cuencas oculares y comprimido sobre el lado derecho, pudiéndose reconocer algunos de los huesos que lo conforman. Su aspecto se parece al cráneo

de *Euraxemys* (FR4922) aunque posee características más cercanas a *Araripemys* (Figura 5a). La cara ventral está completa, el paladar está algo dañado, pero la mandíbula está bien preservada y se conservan los huesos hioideos.

El cráneo del ejemplar 2 fue la única parte que pudo limpiarse a detalle pues fue posible separarla de la matriz rocosa. Está notablemente aplastado en posición dorso-lateral y son visibles algunas secciones del techo y la parte izquierda. Se observan con claridad el premaxilar y la fosa nasal completos, y partes del prefrontal, frontal, postorbital derecho, parietales y supraoccipital. El orbital derecho se dispone sobre el fósil, pero el izquierdo está deformado doblándose hacia la parte ventral (Figura 5).

La parte ventral del cráneo está menos conservada y hay pérdida de los detalles de las suturas. Algunas partes de dichas suturas permitieron la reconstrucción del paladar y de la parte central, así como del cóndilo occipital y una vértebra cervical, quizá la tercera. Esta vértebra muestra la típica forma en los pleuródidos con las postzigoapófisis fusionadas.

El cráneo se encuentra deprimido con la parte derecha cubriendo el lado izquierdo de la cara. Es ovalado con espacios orbitales abiertos y preserva los premaxilares, aunque el lado izquierdo presenta enrollamiento, hacia la parte ventral del cráneo. Tiene una emarginación temporal bien desarrollada que involucra al yugal, cuadratoyugal y postorbital ampliamente expuestos. El contacto posterior entre el parietal y el postorbital con el cuadratoyugal está dispuesto posterolateralmente muy parecido a *Araripemys* y diferente de *Euraxemys* (Gaffney y Meylan, 1991; Figura 3; Gaffney et al., 2006) en el que está dispuesto posteriormente. Se reconocieron algunos de los huesos que estructuran al cráneo dando un aspecto cercano al de *Araripemys barretoii* (ver Meylan, 1996; figura 4; Gaffney et al., 2006).

En la línea media del cráneo se identifican los prefrontales, frontal, y parietales, y como en otros pelomedusoides el nasal está ausente (Figura 6).

Prefrontal: Como en otras tortugas donde el nasal está ausente el prefrontal es angosto, los huesos que lo forman tienen aspecto de “J” y forman el margen anterior medio del orbital y el

margen dorsal de la apertura nasal externa (*narium externum*). En *Araripemys* estas dos aperturas son más estrechas que en otras tortugas, pero en el ejemplar de Puebla, aunque la deformación del área no permite hacer la observación directa, al parecer la apertura es mayor que en *Araripemys* y similar a la de otros Pelomedusoides. El prefrontal contacta ventralmente con el maxilar, y posteriormente con el frontal. La sutura frontal-prefrontal es oblicua y es más anterior en la superficie ventral que en la superficie dorsal.

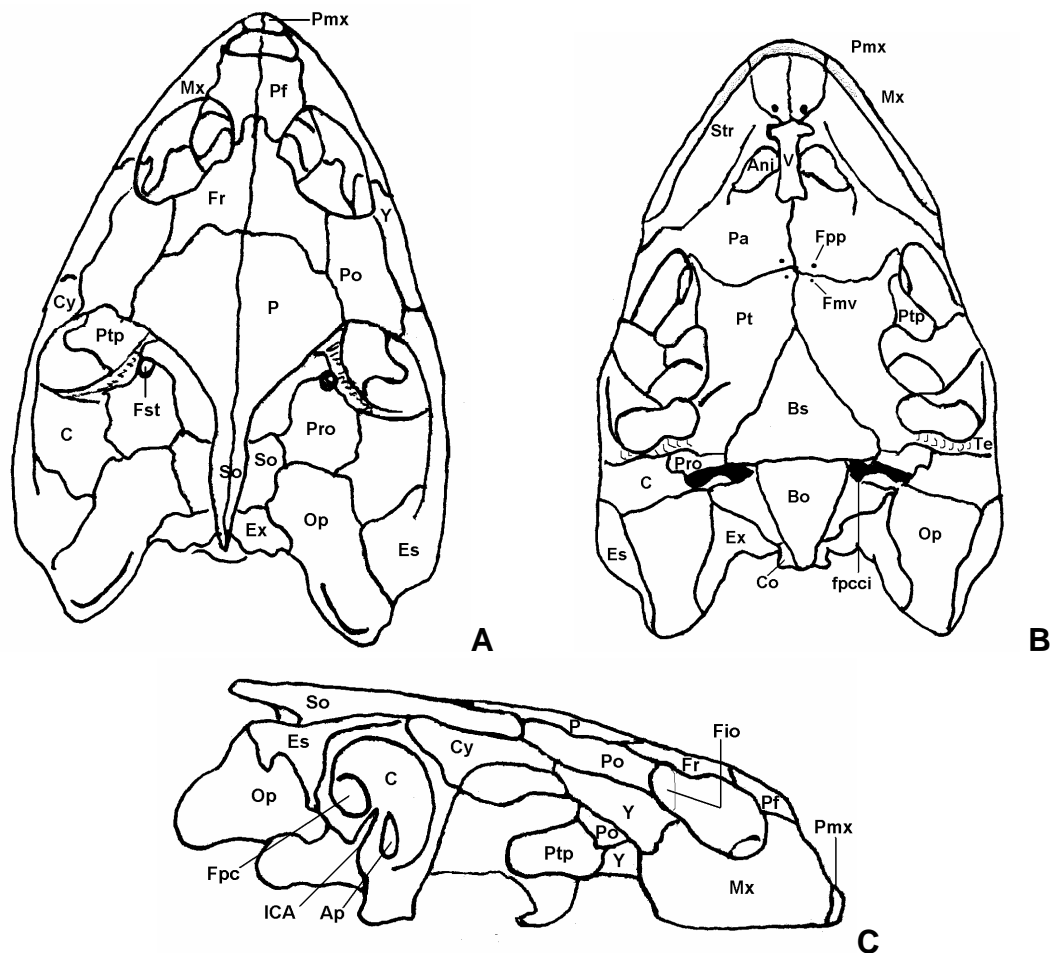


Figura 6. Reconstrucción del cráneo de las tortugas de Tlayúa. A) vista dorsal; B) vista ventral; C) vista lateral. Abreviaturas en páginas 18 y 19.

La condición prefrontales en la línea media del cráneo y ausencia de nasales son caracteres diagnósticos para Pelomedusoides.

Frontal: Anteriormente se encuentra en contacto con el prefrontal y se extiende a la apertura nasal externa pero sin separar los prefrontales, condición común en Pelomedusoides pero no en

Chelidae. Posteriormente contacta con los postorbitales y parietales. Anteriormente el frontal es cerrado y la cresta forma el límite del surco olfativo que es ampliamente desarrollado.

Parietal: El parietal es un hueso largo y semitriangular muy diferente al largo extremo de *Euraxemys*, donde forma la mayor parte del techo del cráneo. Este contacta anteriormente al frontal y postorbital, posterolateralmente al proótico, posteriormente el supraoccipital y no existe contacto con el cuadratoyugal lateralmente. El margen del foramen del nervio trigémino (*nervi trigemini*) no puede observarse por la condición deprimida del cráneo.

Yugal: El yugal tiene una excelente conservación y posición para su revisión. Es un hueso semilargo que contacta al maxilar anteriormente, al palatino medialmente, al postorbital dorsalmente y al pterigoideo posteriormente. También contacta posteriormente al cuadratoyugal. Como en otros pleurodiros, el yugal es excluido del pequeño foramen palatino posterior por el contacto entre el palatino y el pterigoides.

Cuadratoyugal: Solo una pequeña porción está suturado al cuadrado. El cuadratoyugal está presente en todos los Pelomedusoides, pero ausente en todos los Chelidea (Meylan, 1996).

Escamoso: El escamoso contacta al cuadrado anteromedialmente. Al parecer el escamoso no contacta al cuadratoyugal como en todos los Pelomedusoides.

Postorbital: El postorbital forma mucho de la barra orbital. Contacta al yugal lateralmente y al frontal y parietal medialmente. Como en otros pleurodiros, existe un fuerte contacto anteroventralmente con el palatino, al pterigoides y al proceso tróclea pterigoideo. Es diagnóstico de los araripémidos tener un postorbital largo; sin embargo, existe en algunos Pelomedusoides una condición similar reconocida como homoplásica en *Foxemys* (Tong *et al.*, 1998). El orbital es de tamaño medio, no tan grande como en tortugas marinas pelágicas, pero no tan pequeño como en otros grupos de tortugas.

Premaxilar: Son pequeños huesos pareados que contribuyen a la parte anterior de la superficie de trituración y al margen ventral de la apertura *narium externum*. Contactan con el maxilar

lateralmente y con los prefrontales dorsalmente. La superficie de trituración continua a la cresta labial formada por el maxilar.

Maxilar: Forma parte importante de la superficie de trituración aunque no en las proporciones que presentan otros ejemplares de los Pelomedusoides como los Bothremydidae. El proceso prefrontal es angosto y contacta tanto al frontal como al maxilar como ocurre con la mayoría de las tortugas. El maxilar contacta al palatino medialmente y posteriormente al yugal. Esto forma la parte lateral de la apertura *narium externum*, y mucho de la mandíbula superior la superficie de trituración tiene una cresta labial dentada bien desarrollada deducida a partir de las pequeñas partes visibles.

Vómer: Un pequeño vómer parece estar presente y mal preservado. Contacta con el premaxilar anteriormente y con los palatinos posteriormente. El vómer es angosto en el cuerpo del hueso, pero parece expandirse en las terminales.

Cuadrado: Es un elemento largo y complejo que forma parte posterolateral del cráneo. Contacta al escamoso postero-lateralmente, al opistótico y al proótico medialmente, al pterigoides lateralmente y al cuadratoyugal anterolateralmente. El cuadrado es excluido del basiesfenoide por el contacto pterigoide-proótico. Lateralmente forma la cavidad timpánica (*cavum tympani*), que es continua con un moderadamente largo *antrum prostaticum*. Posteriormente esta cavidad se divide por la *incisura columelar auris* abierta, que se separa por una fosa precolumelar muy bien desarrollada, (sinapomorfía para los Pelomedusoides) y ausente en *Notoemys* (Fernández y Fuentes, 1994) y en quélidos primitivos.

Ventral y medial a la cavidad timpánica está el proceso articular, una superficie cóncava donde se articula la mandíbula. El cuadrado también forma parte de la sección lateral medial del canal estapedial (donde corre la arteria estapedial que transporta sangre a la cabeza). La otra mitad está formada por el proótico. De manera dorsal, la apertura columelar del oído (*incisura columelar auris*) que en muchos pelomedusoideos es cerrada, en los araripémidos de la Formación Santana y Crato está abierta así como en los ejemplares descritos aquí para la formación Tlayúa. Al

parecer esta es la condición ancestral pues tortugas como *Notoemys* (Fernández y Fuentes, 1994) del Jurásico y *Proganochelys* (Gaffney, 1990) del Triásico la presentan.

El ejemplar de Tlayúa tanto como *Araripemys*, *Euraxemys*, *Pelusios* y *Pelomedusa* tiene un gran *antrum prostaticum* y un proótico que separa al cuadrado del basioccipital. En otros pelomedusoides el *antrum* es corto o ausente y el proótico contacta al basioccipital. La primera condición resulta ser la más primitiva para el grupo de los eupleurodiras (Pelomedusoides + Chelidae) como ocurre en su grupo hermano *Notoemys* (Fernández y Fuentes, 1994).

Proótico: El proótico es un elemento complejo que protege a un gran número de estructuras en el cerebro. En la superficie dorsal está en contacto con el supraoccipital, anteromedialmente con el parietal, anteriormente con el pterigoides, lateralmente con el cuadrado y posteriormente con el opistótico. Anterolateralmente contribuye a la parte media del canal estapedio temporal.

Opistótico: El opistótico es un hueso largo y ancho que se ubica en la región ótica. En la superficie dorsal está en contacto con el exoccipital y supraoccipital medialmente, con el proótico anteriormente y con el cuadrado y escamoso lateralmente. En la superficie ventral es difícil observar los contactos por el daño que sufrió el hueso.

Basiesfenoide: Es un elemento óseo triangular que contacta los palatinos anteriormente, los pterigoides anterodorsalmente, los proóticos posterolateralmente y el basioccipital posteriormente. Este elemento forma parte del piso de la cavidad craneana. La mala preservación de esta parte del cráneo impide una más detallada descripción.

Supraoccipital: Este elemento forma los límites del *foramen magnum*. La cresta supraoccipital tiene una extensión media distinta de la pequeña cresta de los quélidos y *Euraxemys*, pero no tan larga como en algunos Criptodira (*Chelydra*). El supraoccipital presenta la condición de pelomedusoides como *Podocnemis* y *Pelomedusa*. Anteriormente se contacta con los parietales y posterodorsalmente con el exoccipital. Todo el supraoccipital está presente pero bastante dañado, puede observarse la porción anterolateral que contacta con el parietal, proótico, opistótico y

exoccipital. La cresta supraoccipital está completa pero algo gastada, es alargada como la hipotetizada para *Araripemys*, a diferencia de las vistas en botrémidos y euraxémidos.

Exoccipital: El exoccipital contacta al supraoccipital dorsalmente, al opistótico lateralmente y al basioccipital medialmente. Consiste de una placa vertical que contribuye a la caja del cerebro y un banco horizontal posterolateral que se extiende a la sutura del opistótico. Posteriormente forma casi todo el cóndilo occipital y forma la parte lateral del *foramen magnum* y no la parte dorsal como en los criptódiros.

Basioccipital: El basioccipital contacta los exoccipitales y al basiesfenoide anteriormente. Posteriormente hace una pequeña contribución al cóndilo occipital. En tortugas como *Araripemys* el basioccipital es dentado, en el ejemplar uno y dos de Tlayúa esto es imposible de detectar por el daño ocurrido durante la fosilización.

Mandíbula

La mandíbula de los dos ejemplares está unida al cráneo y se conservó completa (Figura 7).

Dentario: Los dentarios de los ejemplares de Tlayúa están fusionados no suturados en la sínfisis; este tipo de sínfisis no es común entre los pelomedusoides y quélidos. El dentario se conecta al coronoide posterodorsalmente, al surangular posterolateralmente y el angular posteroventralmente. No existe un contacto posteromedial con el prearticular.

El dentario se extiende posteriormente hasta casi alcanzar al coronoide en la superficie del labio. La superficie de trituración no es visible del todo. El dentario tiene el sulco del cartílago de Meckel bien desarrollado que se extiende posteriormente con la fosa de Meckel.

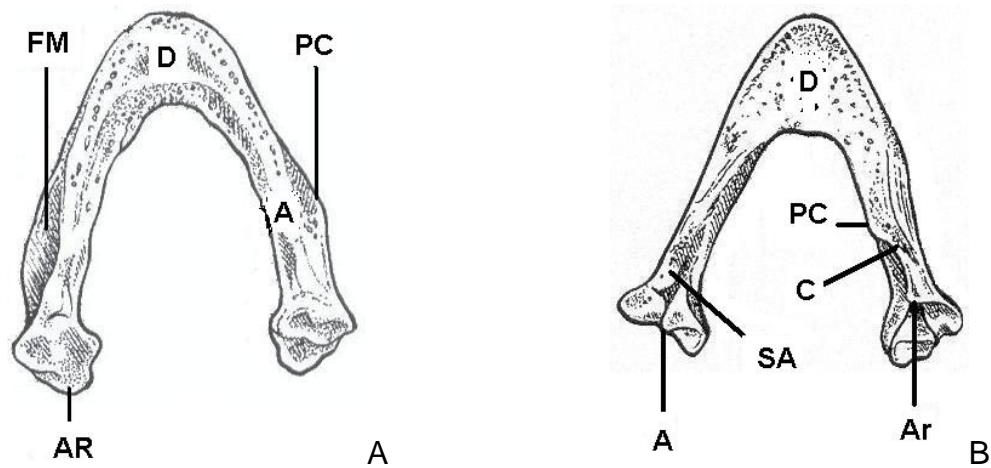


Figura 7. Reconstrucción de la mandíbula de los ejemplares de Tlayúa. A) vista externa; B) vista interna. (Abreviaturas en páginas 18 y 19).

Postdentario: El angular, surangular, articular aparentemente conforman una estructura sólida separada del dentario, prearticular y coronoides, como en la mayoría de las tortugas. La superficie que correspondería al surangular, está separado del prearticular por la fosa de Meckel formando la pared lateral, y sobre él descansa el coronoide. La porción que corresponde al articular forma posteriormente un área articulo-mandibular (*articulum-mandibularis*) fuertemente convexa como en muchos otros pleuródidos (Gaffney, 1979).

Prearticular: Es un hueso delgado, dorsalmente forma la parte media de la fosa de Meckel.

Coronoide: Contacta al dentario anteriormente y lateralmente, a los huesos postdentarios posterolateralmente y posteromedialmente. La porción que corresponde al surangular forma el tallo del proceso coronoides que junto con el coronoide se extienden más anteriormente a la superficie lingual que labial.

Esplénial: El hueso esplénial está ausente al igual que en todos los pelomedusoides a diferencia de Chelidae.

Caparazón

La descripción del caparazón se basa principalmente en el ejemplar 1 cuyo caparazón está en muy buen estado de preservación (Figura 8). El caparazón del ejemplar 2 está dividido en cinco

piezas y cuatro contrapartes con características muy similares al caparazón del ejemplar 1 que nos permitieron referirlos a la misma especie. La posesión de nueve placas neurales, una emarginación anterior de la nugal, las placas periferales no llegan hasta la nugal, la presencia de fenestras en el carapacho y reducción de la parte anterior de las primeras placas periferales (Cuadro 1) son compartidas por ambos caparazones.

El caparazon del ejemplar 1 tiene una deformación al nivel de las placas periferales y de los escudos marginales sufrida durante la fosilización. Sin embargo, se reconocen once placas periferales y once escudos del lado izquierdo que tienen forma alargada no tan redonda como en *Araripemys* y *Euraxemys*. El caparazón tanto en vista dorsal como en vista ventral se presentan en las figuras 8 y 9.

Cuadro 1. Medidas del caparazón y del cráneo de los ejemplares de Tlayúa. Todos los datos están dados en milímetros (? = datos faltantes).

Caparazón/Cráneo	Ejemplar 1	Ejemplar 2
Longitud total del ejemplar	482	520
Longitud del caparazón	260	270
Ancho del caparazón (3° periferal)	210	220
longitud /ancho max. de la 1° periferal	25 x 12	?
Longitud/ancho max 1° escudo marginal	30x12	?
longitud /ancho max del 1° escudo vertebral	25 x70	?
longitud /ancho max del 2° escudo vertebral	58 x 100	?
longitud /ancho max del 3° escudo vertebral	60 x 90	?
longitud /ancho max del 4° escudo vertebral	60 x 80	?
longitud /ancho max del 5° escudo vertebral	50 x 58	?
longitud /ancho max de la placa suprapigial	43 x 23	?
longitud /ancho max de la placa pigial	12 x 29	
Longitud/ancho del cráneo	70	70/45
Distancia interorbital	25*	15*
Longitud / ancho max. de la nugal	20 x 40	10 x 40
Ancho de la parte anterior de la nugal	25	20
Profundidad y ancho de la emarginacion nugal	10 x 45	8 x 36*
Longitud de la emarginación del cráneo	38	30*

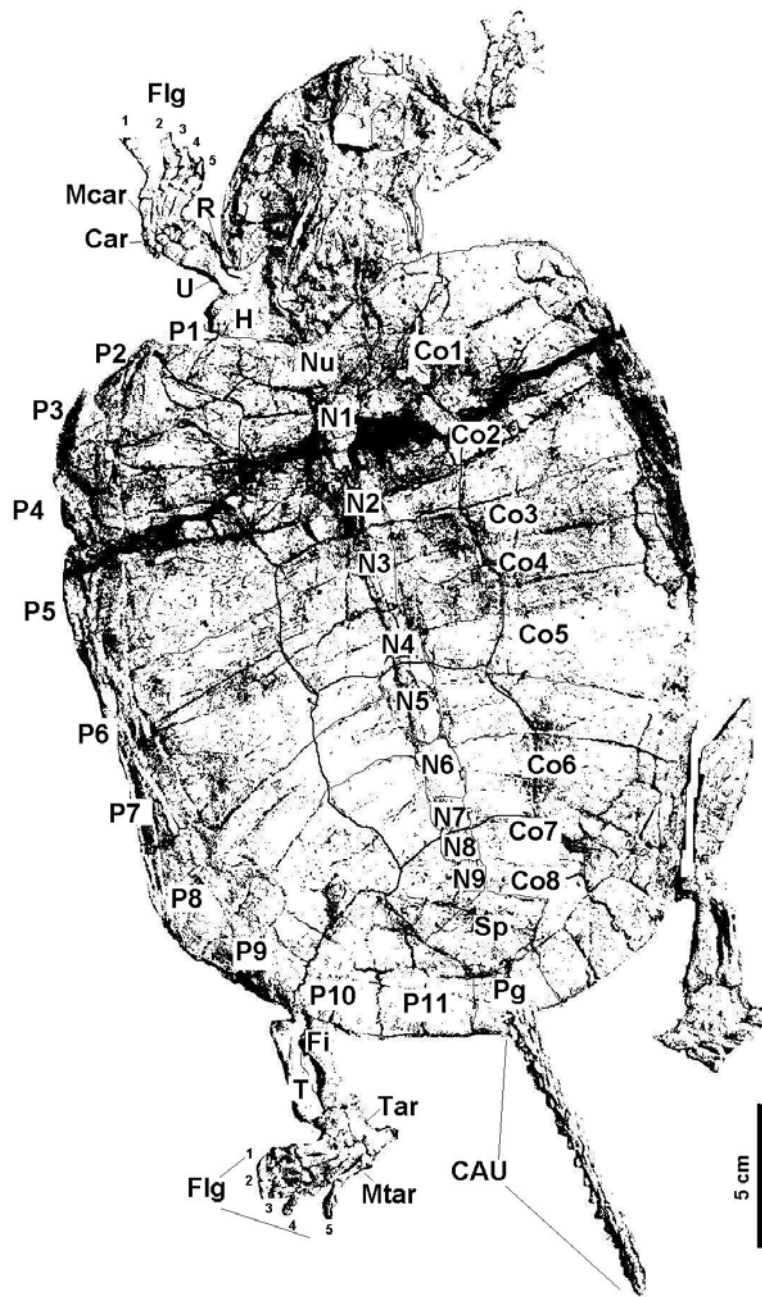


Figura 8. Detalles del ejemplar 1, carapacho vista dorsal (abreviaturas en páginas 18 y 19).

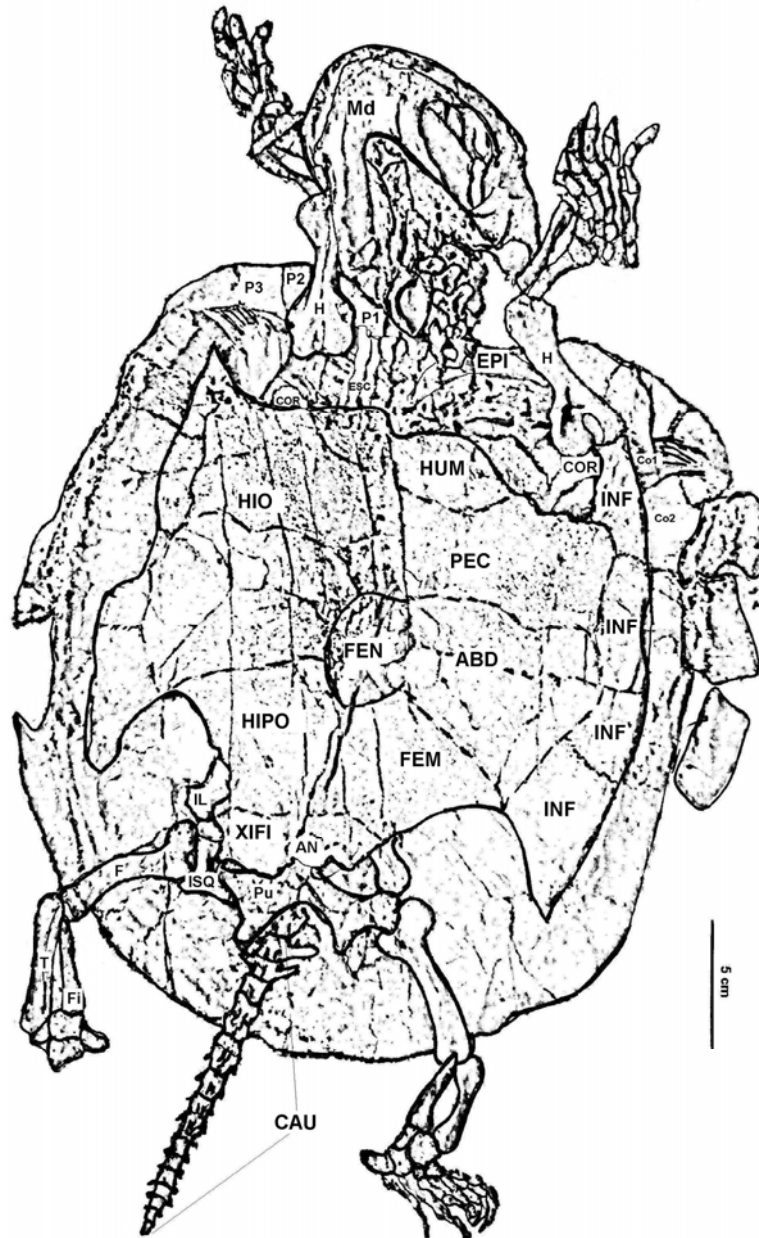


Figura 9. Detalles del ejemplar 1, plastrón vista ventral (abreviaturas en páginas 18 y 19).

Carapacho

El carapacho (Figura 10a) posee nueve placas neurales como en *Araripemys* con formas que van de la tetragonal a la hexagonal, la primera neural tiene forma pentalateral y la segunda cuadrilateral. Las placas tres a la ocho tienen forma hexalateral, la placa nueve también es

hexalateral a diferencia de *Araripemys*, la fórmula neural es entonces 5> 4< 6< 6> 6> 6> 6> 6 y las medidas para las placas aparecen en el cuadro 2.

Cuadro 2. Longitud y ancho de la serie neural de los ejemplares de Tlayúa (en mm).

Neural	Long x ancho Ejemplar 1	Long x ancho Ejemplar 2
1	20 x 18	22 x 18
2	18 x 10	19 x 12
3	34 x 15	38 x 12
4	36 x 17	39 x 20
5	30 x 15	32 x 15
6	25 x 17	30 x 17
7	24 x 18	25 x 19
8	15 x 15	15 x 15
9	13 x 15	13 x 15

La primera neural del ejemplar de Tlayúa tiene cinco contactos y difiere de otros pelomedusoides en particular de *Araripemys*. La primera neural del ejemplar de Tlayúa contacta en un punto con las primeras costales, en dos puntos con la nugal y en un punto con la segunda neural. Presenta una serie neural completa hasta la suprapigial, con forma pentalateral de tamaño mayor a la pigial que tiene una forma tetralateral.

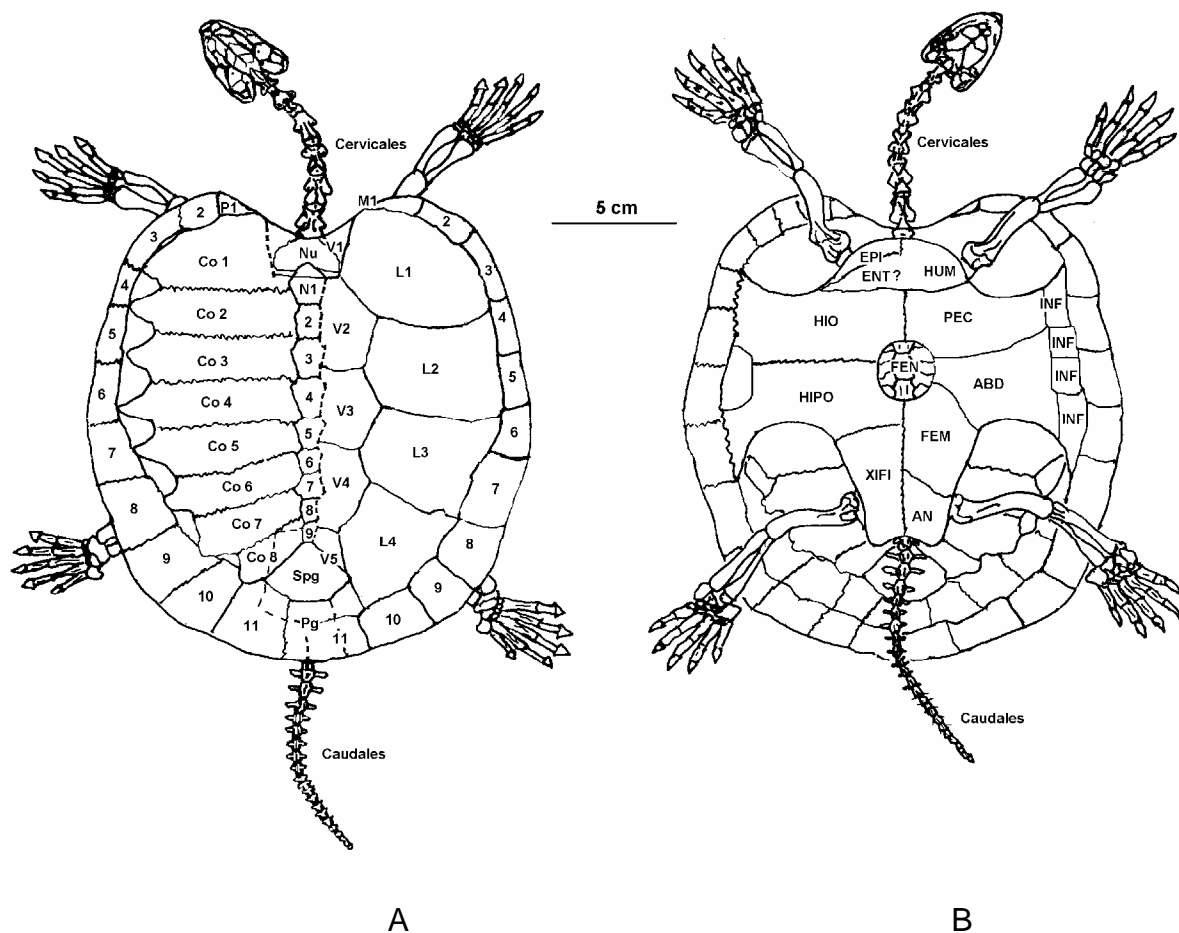


Figura 10. Reconstrucción total de las tortugas de la Formación Tlayúa. A) vista dorsal, B) vista ventral (abreviaturas en páginas 18 y 19).

La nucal presenta una sección anterior mayor que la posterior y una profunda emarginación (muesca) en la parte anterior como en *Araripemys*, pero no observada con tal profundidad en otros pleuródidos como Bothremydidae. La nucal y la primera periferal están separadas por la primera costal, la forma de la nucal difiere significativamente del resto de los pleuródidos incluyendo *Taquetochelys decorata*, un araripémido africano (Broin, 1980) y un ejemplar con afinidad a *Araripemys* del Paleoceno de Argentina (de la Fuente y de Broin, 1997). Están presentes ocho pares de placas costales, la placa dos y la placa cuatro son menos anchas posteriormente que el resto. Se presenta una serie de ventanas o fontanelas en la parte distal de las placas costales que se unen a una hendidura con las placas periferales (ver cuadro 2 para

medidas de algunas placas). Los sulcos de los escudos visibles son: cinco escudos vertebrales, cuatro laterales por cada lado, once marginales de cada lado, de las que se conservan cuatro derechas superiores, cuatro derechas inferiores y cinco escudos marginales siniestros. Tanto las placas periferales como los escudos marginales son más pequeños anteriormente que posteriormente y las primeras se reducen en tamaño con respecto de las intermedias y las últimas placas o escudos. Esta condición fue reconocida sólo en *Araripemys*. A diferencia de *Araripemys*, los ejemplares de Tlayúa carecen de ornamentación y al parecer sólo tiene algunas estrías propias del carapacho en los extremos superiores lo que quizá sean como las que se observa en *Taphrosphys* (Bothremydidae). Estas estrías bien pudieron ser también producidas por la fosilización.

Escudos: Los carapachos de los ejemplares de Tlayúa presentan las mismas características en cuanto a cantidad de escudos y forma como *Araripemys*. Se reconocen cinco escudos vertebrales de los cuales el primero llega hasta el límite anterior del carapacho, como en *Araripemys* y a diferencia del resto de los Pelomedusoides y los quelidos. Los primeros escudos marginales no llegan a unirse y reducen su tamaño en relación a los escudos marginales de la parte posterior. Existen también cuatro escudos laterales y once escudos marginales que cubren las fontanelas que posee el caparazón. La ausencia del escudo cervical o nual, es un carácter diagnóstico para los pleuródiros en general (Figura 10A).

Plastrón

El plastrón del ejemplar uno es muy diferente de los plastrones de las dos especies que forman la familia Araripemydidae (Figura 10B) y el resto de los grupos que integran la hiperfamilia Pelomedusoides. El plastrón del ejemplar 1 de Tlayúa (Cuadro 3) presenta cierta similitud a los plastrones que poseen las tortugas criptódiras *Plesiochelys etolli* (Pictet, 1857; ver Mlynarsky, 1976), *Siamochelys peninsularis* (Tong et al., 2002) y *Solnhofia parsonsi* (Joyce, 2000), todas estas tortugas del Jurásico medio con hábitos marinos.

El plastrón no es robusto. Tiene un puente amplio, a diferencia de *Araripemys* donde el puente es semiestrecho y las muescas inguinales y axilares son amplias (Figura 11). En el ejemplar 1 de Tlayúa se aprecia un plastrón muy parecido al de *Siamochelys*. Está unido al carapacho por contrafuertes tanto axilares como inguinales, lo que lo hace diferente a la mayoría de los pelomedusoides donde el carapacho y el plastrón están totalmente unidos en la zona del puente. El plastrón se compone de 9 placas, el entoplastrón y los epiplastrones, hipoplastrones, hioplastrones y xifiplastrones pareados. A diferencia del ejemplar argentino con afinidad a *Araripemys* (de la Fuente *et al.*, 1997), *Taquetochelys* (Broin, 1980), y el resto de los pelomedusoides, no posee mesoplastrones, condición similar a la encontrada en *Araripemys barretoii* y al parecer también en *Araripemys arturi*. El lóbulo anterior está muy mal preservado; sin embargo, se detecta un lóbulo anterior amplio con epiplastrones largos por las marcas conservadas. La forma del entoplastrón es desconocida. Las placas del hipoplastrón e hioplastrón son cercanamente rectangulares con una fontanela grande y ovalada entre ellas y que está casi en posición central del plastrón impidiendo el contacto en la parte media de dichas placas (Cuadro 3). El parecido con el plastrón de *Plesiochelys etolli* (Pictet, 1857; ver Mlynarsky, 1976) y *Solnhofia* es superficial ya que a diferencia de estas tortugas *P. etolli* tiene la fontanela sobre el hipoplastron y *Solnhofia* carece de epiplastron y entoplastron fuertemente osificados no representados en el registro fósil (Joyce, 2000). Al parecer el taxón de Tlayúa podría poseer otras dos fontanelas en los extremos del puente al mismo nivel de la fontanela central como en *Idiochelys* (Mlynarsky, 1976), *Siamochelys* (TF 7635-7637; Tong *et al.*, 2002) y *Solnhofia* (JM SCHA 70; Joyce, 2000).

El plastrón presenta una decoración distinta a la vista en el resto de los fósiles asociados a la familia Araripemydidae. Tiene una serie de líneas que se cruzan en los extremos y hacia el centro concentrándose y tornándose en pequeñas hendiduras como una red. Este patrón es muy diferente de las cúpulas o crestas diagnósticas de *Araripemys* y los fósiles asociados a ella, pero no de algunos trioníquidos que presentan una decoración similar como el género *Cyclanorbis* (Mlynarsky, 1976).

Escudos. Los escudos que conforman el lóbulo anterior del plastrón no se preservaron. El gular, intergular y parte de los humerales, solo se conservaron en el área donde se ubica el contacto con el escudo pectoral. El pectoral y el abdominal presentan un amplio contacto entre ellos y con cuatro escudos inframarginales que los flanquean de uno y otro lado. Al nivel de la muesca inguinal se encuentra un amplio contacto entre el abdominal y el escudo femoral que es bastante largo en tamaño. La relación con el escudo anal se conserva, pero la parte donde se ubica el escudo se halla incompleta (Figura 11).

Cuadro 3. Medidas del plastrón del ejemplar 1 de Tlayúa. Con asterisco se representan valores aproximados, debido a la calidad de la preservación.

Plastron ejemplar 1	mm
Longitud total	210
Ancho total	190
Puente	160
Fontanela central	50 x 30
Hioplastron	40
Hipoplastron	60
Mesoplastron	35
Xifiplastron	45
Lóbulo anterior	130 x 30
Lóbulo posterior	60 x 100
Sínfisis del epiplastron	20
Escudo pectoral	30
Escudo abdominal	60
Escudo femoral	45
Escudo humeral	30*
Escudo anal	30*

Esqueleto axial

Vértebras cervicales: La serie cervical de siete vértebras está completa, pero no es de fácil visualización pues se encuentran aplastadas y encimadas. El cuello tiene una extensión media comparada con el género *Araripemys* de cuello largo y los criptodios de cuello corto, muy similar a *Euraxemys* y a los pelomedusidos actuales. El atlas tiene un centro bicóncavo, es pequeño y aparentemente tiene un par de arcos atlantales. Esta segunda vértebra cervical es biconvexa; el resto de la serie tiene vértebras de tipo procélicas, es decir es similar a todos los pelomedusoides. En Chelidae donde se conoce las vértebras del cuello la quinta y octava vértebra son biconvexas.

Vértebras caudales: Las vértebras que conforman la cola del ejemplar de Tlayúa son 21 vértebras procélicas; es decir, no existen zigapófisis y sólo se unen por el *centrum* vertebral. Van reduciendo su tamaño conforme se alejan de la pelvis, característica poco vista en los fósiles de tortugas. Si se compara con los ejemplares que poseen la región caudal completa, notaremos que es más larga que la de *Araripemys* y los otros pelomedusoides. Esto quizá pueda ser un indicio de dimorfismo sexual como el observado en tortugas marinas actuales donde la cola del macho es mayor que en la hembra o una condición parecida a la de las llamadas tortugas lagarto (Chelydridae), donde tanto machos como hembras tienen la cola larga. Por desgracia la cantidad de ejemplares recolectados es mínima y en *Araripemys* donde existen una veintena de ejemplares no todos conservaron la cola.

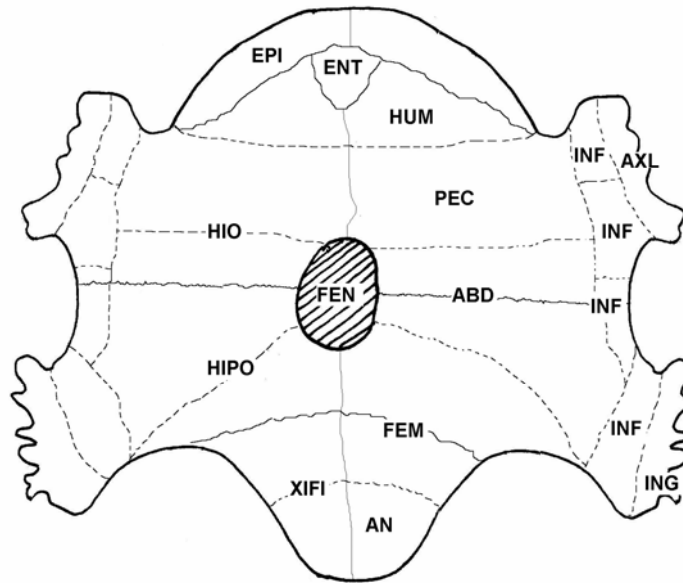


Figura 11. Reconstrucción y detalles del plastrón del ejemplar 1 y escudos; placas del lado izquierdo; escudos del lado derecho.

El ejemplar dos no pudo prepararse para observar el plastrón, porque la fragilidad de dicho ejemplar con el tratamiento a base de ácido acético dañaría el carapacho, pero las partes visibles que se describen corresponden principalmente al carapacho y partes del resto del esqueleto apendicular.

Esqueleto apendicular

La posibilidad que nos dan estos ejemplares de observar el tamaño y la forma de las extremidades es un caso particular que pocos ejemplares de tortugas poseen. La calidad de la preservación ha permitido observarlas a detalle. Las medidas de cada hueso se reportan en el cuadro 4 donde se observa que no existen diferencias radicales entre los ejemplares.

Cuadro 4. Medidas del esqueleto apendicular y la región caudal de los ejemplares de Tlayúa

Apéndices	Ejem 1 (mm)	Ejem 2 (mm)
Fémur	60	63
Humero	60	58*
Tibia	34	36
Ulna	29	34
Fibula	30	30
Radio	29	23
Mano	65	65
Pie	60	60
Cauda	152	180

Cintura pectoral: La cintura pectoral de ambos ejemplares no es visible, se tomaron algunas placas radiológicas para hacer observaciones más detalladas, pero sólo pudo observarse parte de la escápula derecha; las partes anteriores de los coracoides y la proporción de la fosa glenoidea donde se une el húmero. Es posible compararla a la de *Araripemys* que está bien conservada. Como en *Araripemys* se observa un coracoides orientado en un ángulo obtuso, es decir, a más de 90 grados con respecto al plastrón. Sin embargo, no es posible saber la contribución de estas partes en la fosa glenoidea o la forma que presentan.

Húmero. Parte de las terminaciones distales son visibles en vista dorsal del caparacho, la terminación izquierda es visible en los ejemplares. La terminación derecha está oculta bajo el cráneo, en vista ventral del carapacho se observa que el húmero derecho se halla en vista posterior y el izquierdo en vista dorsal en el ejemplar 1.

La cabeza del humero no se encuentra desplazada y el proceso medial está agrandado como en tortugas marinas. Presenta la cresta deltoidea (el proceso lateral en forma de U) donde los músculos del nado en tortugas marinas se insertan.

El proceso radial, difieren en forma del resto de los pelomedusoides y son parecidos a los de *Araripemys* y *Euraxemys*, al ser mas alto y de forma estrecha.

Radio: Los dos radios están presentes casi sin ningún daño en vista dorsal y ventral. El radio derecho se encuentra parcialmente bajo el cráneo desplazado de su posición y se conservan unidos a los carpales. La terminación distal tanto como la terminación proximal están presentes, su forma alargada es parecida al radio de tortugas de ambiente acuático.

Ulna: La ulna izquierda se ubica en vista dorsal y se encuentra fracturada hacia la parte proximal. La ulna derecha se encuentra separada del resto de la extremidad bajo el cráneo. La longitud es similar en ambos ejemplares. Las cabezas no fue posible medirlas.

Carpales: Se identificaron todos los carpales del lado izquierdo. Se conservan en buen estado los cinco carpales distales, el ulnar, el intermedio y el central que ocupan la posición superior. Son

semi aplanados y conforman una muñeca ancha y móvil con los metacarpales. Los huesos carpales están bien osificados.

Metacarpal: Se conservan los metacarpales de la mano izquierda, los de la mano derecha están revueltos con el resto de los huesos de la mano. Las medidas de los metacarpales pueden consultarse en el cuadro 5.

Cuadro 5. Medidas de carpales-falanges y tarsales-falanges del ejemplar 1 de Tlayúa

Carp-fal/ Tar-fal	Tamaño mm	Tamaño mm	Tamaño mm	Tamaño mm
1	7	40	12	39
2	12	47	16	41
3	22	43	20	40
4	16	40	20	39
5	15	30	6	45

Falanges: Se encuentran en buen estado de preservación, casi completas en ambos ejemplares. De acuerdo al número de falanges presentes poseen la fórmula 1.2.2.2.2 (Crumly y Sánchez-Villagra, 2004), es decir el dedo uno de la mano tiene sólo una falange y el resto está compuesto por dos falanges como se presenta en los miembros de la familia Araripemydidae y en algunos otros grupos de tortugas Pleurodira (Cuadro 5). Aunque las falanges no presentan un alargamiento desarrollado como en tortugas marinas pelágicas, si son similares a los que presenta la tortuga marina más antigua conocida *Santanachelys gaffneyi* (Hirayama, 1998) y tortugas del grupo de las toxoquelidias (Figura 12).

La relación entre la longitud de la mano y la longitud del pie es similar a Toxochelydidae, Ctenochelydidae y la primera Protostegidae (Kear y Lee, 2006), siendo la mano más larga que el pie. Se diferencia de *Araripemys barretoii* y *Araripemys arturi*, pues la relación de tamaños es inversa, el pie es más largo. En el extremo distal de cada falange existe una garra con forma de punta de flecha, que a diferencia de la garra vista en *Araripemys* no es alargada (Meylan, 1996).

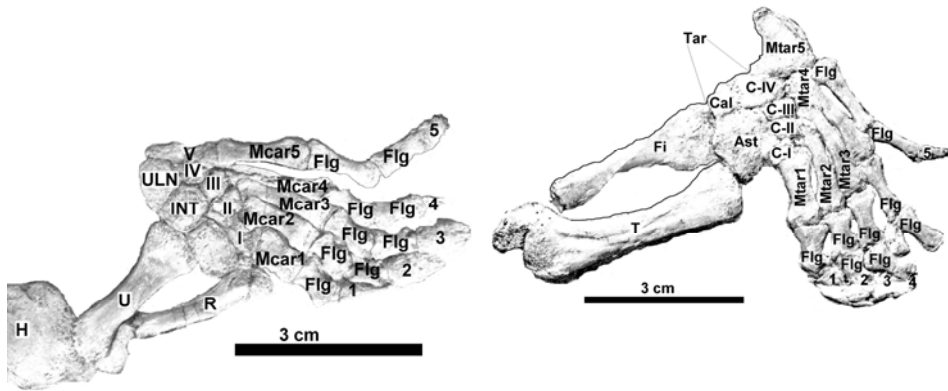


Figura 12. Pie y mano del ejemplar 1 de las tortugas de Tlayúa, puede notarse que la mano es un poco mayor al pie.

Cintura pélvica: A diferencia de la cintura escapular, la cintura pélvica se conservó excelentemente. El grado de desarticulación es mínimo y hace posible la reconstrucción de dicho conjunto de huesos. La fenestra tiroidea se halla dividida por la unión entre la parte distal del ilium y la parte proximal de la pelvis. La pelvis se encuentra suturada al carapacho, una sinapomorfía para los pleuródidos. Se identifican perfectamente los tres huesos que la conforman, tanto del lado derecho como del izquierdo, aunque el lado izquierdo es totalmente visible. La contribución que tienen los tres huesos al acetábulo y a la cintura en si, es la misma.

Pubis: Como en muchos otros fósiles de tortugas donde la cintura pélvica ha podido conservarse es un hueso triradiado. Se extiende anteroventralmente al xifiplastrón donde se encuentra ampliamente suturado. El proceso medial se extiende desde el punto de contacto hacia la línea media pero no está en contacto con el plastrón. Esta condición se describe en algunos ejemplares de *Araripemys*.

Isquion: El isquion desciende posteroventralmente al margen posterior del xifiplastrón al que se halla fuertemente saturado. Un proceso medial angosto de este elemento se extiende a lo largo del margen posterior del xifiplastrón a la línea media. Un proceso pequeño y muy fuerte se proyecta posterolateralmente desde el isquion a un punto dorsal de la terminal posterior del

xifiplastron, una condición similar se describe en aquellos pleuródidos que conservan la cintura pélvica.

Ilio: El ílio se extiende en línea recta dorsalmente desde el acetábulo y se expande dorsalmente al contacto del carapacho sobre un área amplia, como en los pleuródidos. Este carácter ha sido únicamente bien descrito en *Araripemys* (Meylan, 1996).

Fémur: Los fémures no son visibles en vista dorsal pero al comprimirse el caparazón por el peso del sedimento, se marcaron las partes proximales que se conectan con la cintura pélvica. En vista ventral los fémures se observan por completo. Son bastante largos. El trocánter mayor y menor se encuentran bien desarrollados y el cuerpo del hueso posee una curvatura como se registra en tortugas anfibias.

En el ejemplar 2 el fémur derecho tiene un faltante en la terminación distal y el fémur izquierdo no conserva el trocánter. Es poco más largo que el fémur del ejemplar 1 (Cuadro 4).

Tibias: Están completas con las dos terminaciones visibles en vista dorsal y se articulan con los tarsales. Las tibias son muy similares entre los dos ejemplares, pero en el ejemplar 1 es escasamente más larga que en el ejemplar 2.

Fíbula: La fíbula derecha está casi completamente visible, la fíbula izquierda es visible. En las terminaciones distales pueden observarse articulándose al astrágalo-calcáneo. Las terminaciones proximales están presentes. La izquierda no se conservó totalmente y la derecha se observa con una terminación reduciéndose el ancho hasta formar una punta.

Tarsales: Se identifican cada uno de los componentes de los tarsales. El hueso más grande es el calcáneo con forma piramidal. Se identifican también el cuboide, ectocuneiforme, mesocuneiforme y entocuneiforme, articulados con los metatarsales; así mismo un hueso largo y delgado, el navicular que articula con el calcáneo y astrágalo, estos huesos son semiplanos y bien osificados.

Metatarsales: Los metatarsales son largos excepto por el quinto que es pequeño y ancho. Los metatarsales derechos no están del todo conservados. Las medidas de estos huesos pueden consultarse en el cuadro 5.

Falanges: No todos los dedos conservan las falanges, falta la tercera falange del dedo 4 del pie izquierdo y todas las del pie derecho con sus respectivas garras. Del dedo dos al cinco la condición es dos falanges, el dedo uno sólo posee una falange, teniendo la última falange en todos los dedos una garra en forma de punta de flecha. Por lo tanto, la fórmula es 1-2-2-2-2. La forma semiaplanada de los tarsales proporciona una apertura de las falanges como un timón como se observa en tortugas acuáticas (Figura 12; Cuadro 5).

Análisis filogenético

El análisis filogenético comprendió una matriz de datos de 84 caracteres por 9 taxones. El análisis produjo como resultado un sólo cladograma más parsimonioso (Figura 13), con una longitud de 115 pasos, índice de consistencia (IC) = 0.7073, índice de homoplasia (IH) = 0.2927 excluyendo los caracteres no informativos, índice de retención (IR) = 0.6471 e índice de retención recalculado (IRC) = 0.5120. Los caracteres parsimoniosamente informativos son 49, los caracteres no informativos son 31 y cuatro caracteres son uniformes (16, 42, 48 y 60) por lo que el análisis no los tomó en cuenta. Se hizo una optimización pesada usando el programa WinClada (Nixon, 1999-2000), Nona 2.0 (Goloboff, 1993) y PAUP 4.0b 10 (Swofford, 1998) utilizando ACCTRAN. El cladograma obtenido es compatible con los resultados publicados por Hirayama (1991), Meylan (1996), de la Fuente (2003) y Gaffney et al. (2006), con un solo cambio importante en la topología de sus cladogramas.

Al comparar el análisis presentado en este trabajo con los resultados de los análisis previamente citados se observa que Eupleurodira es un grupo monofilético verdadero (nodo 16) compuesto por las familias Chelidae, Araripemydidae, Pelomedusidea, Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae. Al igual que en análisis previos (Hirayama, 1991; Meylan, 1996 y Gaffney *et al.*, 2006) la monofilia de los Pelomedusoides está bien sustentada (nodo 15). Los taxones Pelomedusidae, Bothremydidae y Podocnemididae (nodo 12 y 13) cambian de orden con respecto a los análisis hechos por Hirayama (1991) y Meylan (1996) pues la familia

Pelomedusidae está más cercanamente emparentada a la familia Araripemydidae. Este nuevo enfoque es también propuesto en Gaffney et al. (2006; figura 292) a partir de la revisión hecha del nuevo material de *Araripemys* de la Formación Santana en Brasil y a los géneros recientemente descritos *Euraxemys* de la misma Formación y *Dirqadim* de Kem–Kem en Marruecos, todos ellos conformando la familia Euraxemydidae. Sin embargo, estos nuevos géneros no afectan la monofilia dentro de los grupos. Como en Gaffney et al. (2006) el cladograma resultante de este trabajo presenta el agrupamiento de Bothremydidae y Podocnemididae como taxones hermanos, relacionados con Euraxemydidae. El resultado difiere del análisis de Meylan (1996) donde *Euraxemys* (en ese momento referido como FR4922) quedó como grupo hermano de *Araripemys* incluyéndolo en la familia Araripemydidae. De nuestro análisis obtuvimos que Araripemydidae (nodo 11), resulta grupo hermano de Pelomedusidae y al interior de Araripemydidae, se conforma por las tortugas de Tlayúa + el género *Araripemys* compuesto por *A. barretoii* y *A. arturi* (nodo 10). La posición filogenética de las tortugas de Tlayúa sugiere su categorización como un nuevo género porque los caracteres diagnósticos a nivel de familia son similares a *Araripemys*. En este trabajo el grupo de los Araripemydidae está soportado por las siguientes sinapomorfías: 7(0) postorbital largo, 38(1) posición de los orificios orbitales más dorsalmente, 39(0) posición del foramen posterior al canal carótido interno, 53(0) mesoplastron ausente; 63 (1) nugal con una faceta, 64(1) fontanelas carapaciales y plastrales; 65(1) muesca nugal presente; 66(1) primera costal alcanza el margen del caparazón entre nugal y periferales; 67(1) forma del caparazón; 68(1) número de placas neurales 9; 69(1) periferales anteriores inusualmente estrechas, 72(1) primer escudo vertebral hasta el margen anterior del carapacho y 73(2) escudo abdominal estrecho. El clado *Araripemys* se compone de *A. barretoii* y *A. arturi* soportado por los caracteres 61(1) sulco de la línea media del plastrón extremadamente sinuoso y 62(2) el contrafuerte inguinal alcanza únicamente a la costal cinco. El taxón de Tlayúa (nodo 6) se define a través de los siguientes caracteres autopomórficos que lo hacen diferente de *Araripemys* (nodo 10): 18 (1) proceso articular del cuadrado sale por debajo del nivel del borde lateral del cráneo; 23 (1) tubo de

Eustaquio; 45(0) carapacho con forma posterior expandida; 57(0) primera costilla torácica parcialmente reducida en tamaño; 74(0) centro cervical procelar de la segunda a la octava vértebra ausente, 84(1) fenestra tiroidea dividida por la línea media contactándose pubis e isquion; 59(0) escudos inframarginales separando los escudos plastrales y carapaciales; 83(1) serie de vértebras caudales con un centro anterior biconvexo y 70(2) ornamentación reticulada únicamente en el plastrón (Apéndice 2).

El soporte de los clados en el cladograma obtenidos por el método estadístico de Bootstrap con 10,000 repeticiones y búsqueda heurística, y el índice de soporte de ramas (o índice de Bremer) para cada nodo, se muestra en la figura 13.

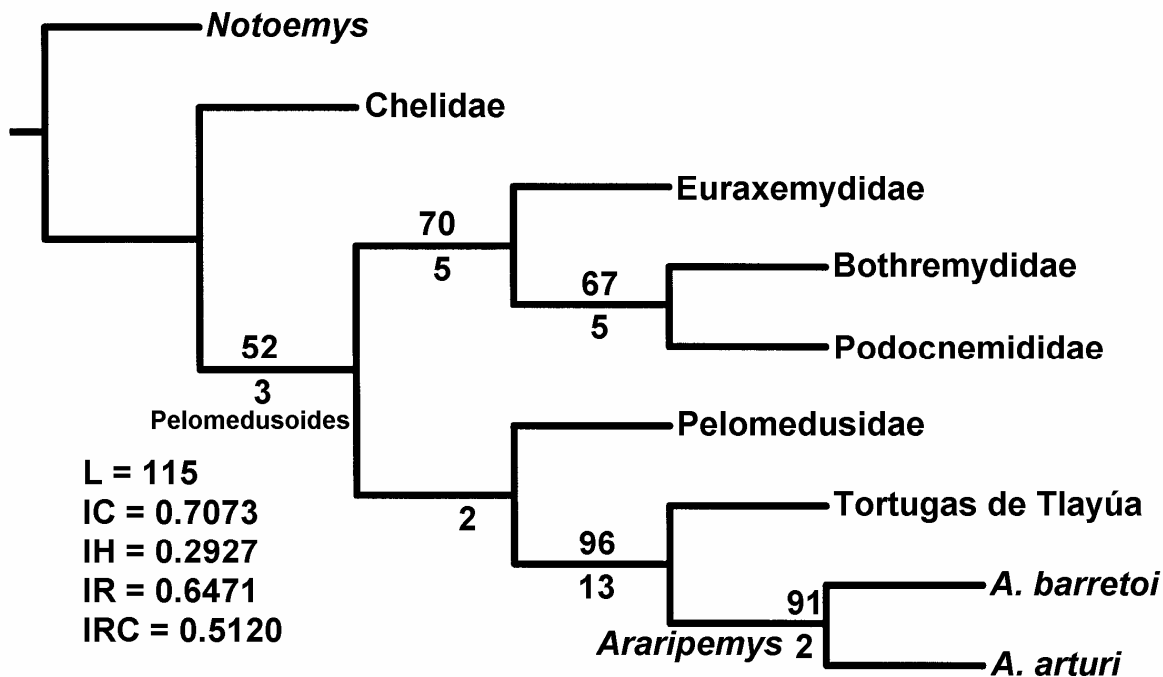


Figura 13. Análisis cladístico de Pelomedusoides a nivel de familia, enfatizando la posición que ocupa el clado con las tortugas de Tlayúa. A la izquierda los valores obtenidos del análisis. L = Longitud. IC = Índice de consistencia. IH = Índice de homoplasia. IR = Índice de retención. IRC = Índice de retención recalculado. Los nodos se representan en números pequeños, los valores del bootstrap (arriba) e índice de Bremer (abajo) se localizan sobre los nodos.

Se llevó a cabo un análisis paralelo excluyendo un taxón del que sólo se tienen datos del caparazón “*Notoemys*” retomando la idea presentada en Gaffney *et al.* (2006), para ver como se

sostienen las ramas internas. Se dejó como grupo externo solo a Chelidae. Resultaron dos cladogramas igualmente parsimoniosos (longitud 103 pasos, IC = 0.8155, IH = 0.1845, IR = 0.6833, IRC = 0.5573). En el cladograma de consenso producido (Figura 14a), la rama de Pelomedusidae se colapsó formando una tricotomía. Este cladograma es similar a los resultados previos de los distintos autores (Gaffney *et al.*, 2006; figura 289); sin embargo, al analizar cada uno de los cladogramas observamos que el primero conserva la topografía del análisis de todos los taxones, y el segundo (Figura 14b), Pelomedusidae queda como grupo hermano de Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae, siendo estos resultados consistentes con la idea de que Araripemydidae es el grupo hermano al resto de los Pelomedusoides (Gaffney *et al.*, 2006; figura 290).

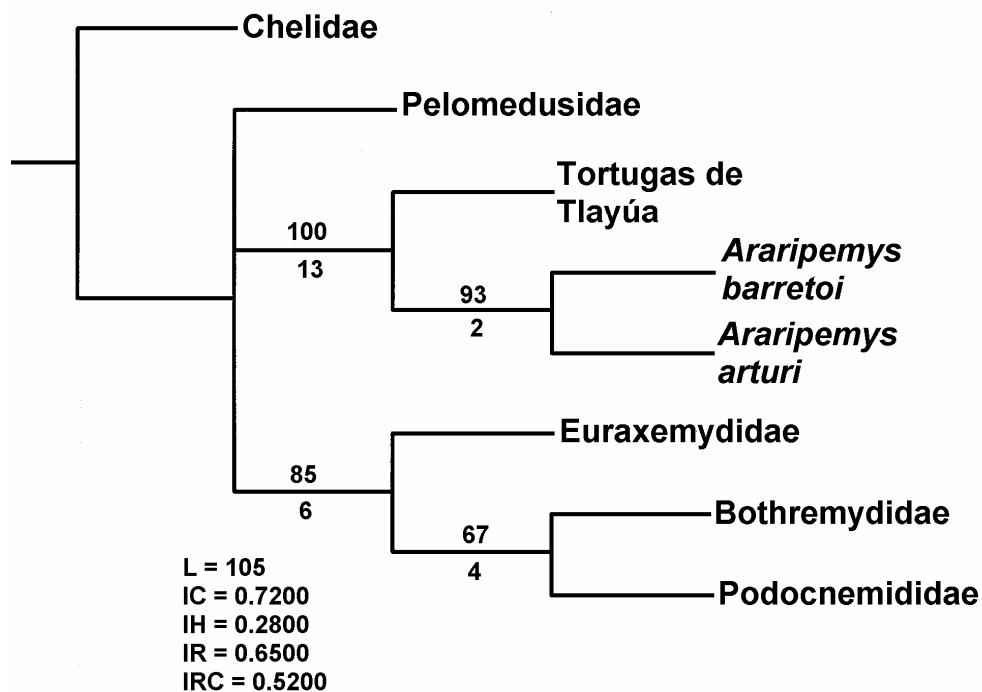
Nuevamente se obtuvieron valores altos de robustez de clados excepto para el nodo de Pelomedusidae, donde el valor del bootstrap es cero y el índice de Bremer es dos (Figura 16). Su posición es variable dentro del cladograma por lo que Pelomedusidae puede considerarse un taxón *incertae sedis*.

Se realizaron varias pruebas para evaluar la robustez del clado Araripemydidae. Tomando como base el análisis de Meylan (1996) donde se relacionó a *Araripemys* con *Euraxemys*, se forzó a Euraxemydidae a formar un clado con Araripemydidae. El resultado fue un aumento en el número de pasos del cladograma de 115 a 118 y con poca robustez de ramas (índice de Bremer = 1). Otra prueba fue eliminar a *Notoemys* y al clado Pelomedusidae (*incertae sedis*). Los valores obtenidos de robustez de ramas son muy altos, confirmando la monofilia de Araripemydidae y la relación de Euraxemydidae como grupo hermano de Podocnemidoidea, dejando atrás la idea de una relación filogenética con Araripemydidae (Figura 17).

Los porcentajes del Bootstrap y los valores del índice de Bremer en los tres análisis indican que el clado que conjunta a los ejemplares de tortugas de la Formación Tlayúa como grupo hermano del género sudamericano *Araripemys* está bien soportada. Esto permite situar a los

ejemplares de la Formación Tlayúa dentro del grupo de Araripemydidae como un género y especie nueva.

El nuevo género y especie de Tlayúa es una forma muy rara de araripémido con características del plastrón totalmente distintas del género *Araripemys*, y del resto de los géneros conocidos dentro de las familias de Pelomedusoides. El nuevo género de Tlayúa presenta como características diagnósticas: un puente plastral amplio, escudos inframarginales, el lóbulo anterior del plastrón no sobresale del carapacho, fontanela central redonda y grande y ornamentación reticulada. Sin embargo, los caracteres craneales fueron esenciales para encontrar la posición filogenética que guardan las tortugas de Tlayúa y *Araripemys* dentro de Pelomedusoides.



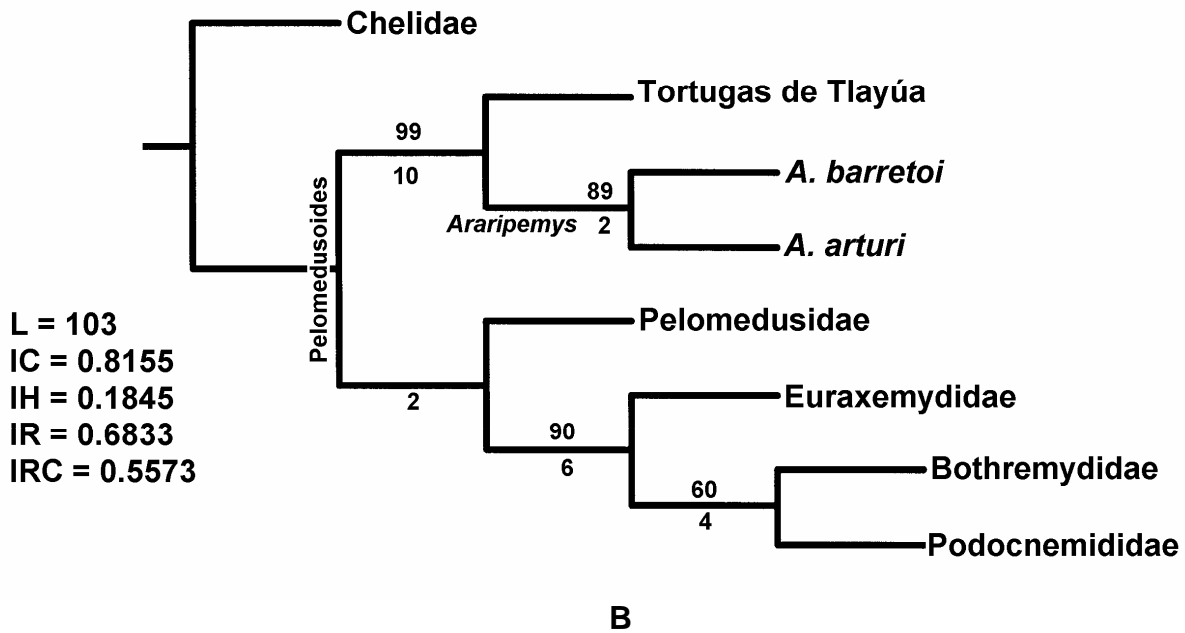


Figura 14. Análisis cladístico paralelo para confirmar la posición que ocupan las tortugas de Tlayúa en el cladograma. A) Cladograma de consenso estricto del análisis omitiendo al grupo externo "Notoemys". B) Uno de los cladogramas más parsimonioso del análisis paralelo. La posición de Pelomedusidae varía con respecto del análisis general.

Historia Paleobiogeográfica de los ejemplares de la Formación Tlayúa

En la última década se han encontrado y registrado alrededor del mundo una cantidad considerable de tortugas Pleurodira Pelomedusoides del Cretácico. Toda esta información hace posible llevar a cabo una reconstrucción histórica de la distribución que ocupaban y de los patrones de vicarianza y/o dispersión que ocurrieron. Estos eventos de movimientos de biotas se asocian a los eventos de deriva continental que sucedieron durante el Cretácico.

Aunque ambos grupos de Eupleurodira, Pelomedusoides y Chelidae tienen su registro más antiguo en Gondwana (Richard y Trebbau, 1984), difieren espacialmente en cuanto a su posible sitio de origen. El primer registro conocido para Chelidae es del sur de Gondwana (Patagonia) opuesto al registro de los Pelomedusoides hallado en el norte (Broin, 1988; Broin y de la Fuente, 1993; de la Fuente, 1993). Los quélidos se originaron en el sur del continente gondwánico (Sur de Sudamérica, Antártica y Australia). Su registro más antiguo está representado por ejemplares no

descritos, tentativamente asignados a *Prochelidella* (Lapparent de Broin y de la Fuente, 1999; 2001) del Albiano Temprano de la Formación Lahan Cura en el Norte de La Patagonia. En cambio los pelomedusoides (Araripemydidae, Pelomedusidae, Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae) se diversificaron en el norte de Gondwana (Noreste de Sudamérica y noroeste del bloque Africano (Lapparent de Broin, 1998).

El registro fósil más antiguo de Pelomedusoides es del Barremiano – Aptiano de Sudamérica de las cuencas Bahia y Reconcavo – Tucano, el cual no está definido para algún grupo en particular; pero en África, el registro fósil más antiguo de Pelomedusoides del grupo de los araripémidos es del Aptiano Tardío de Godoufaua, Nigeria; *Taquetochelys decorata* (Broin, 1980), y *Araripemys* sp. (Broin, 1980; Lapparent de Broin, 2000) de la familia Araripemydidae reconocidos sólo a partir de la ornamentación de las placas del caparazón. Otros Pelomedusoides son *Teneremys lapparenti* asociado a Podocnemididae y *Platycheloides* sp. relacionado con Pelomedusidae (Broin, 1980) los cuales indican que familias como Araripemydidae, Podocnemididae y Pelomedusidae se encontraban representadas en la fauna del Aptiano. Sin embargo, estudios basados en reloj molecular con tortugas, muestra que la edad estimada de divergencia para el grupo más antiguo de pelomedusoides (Araripemydidae) es de 176.5 millones de años, es decir, 56.5 millones más antiguo que los fósiles encontrados en Sudamérica y África, lo que remonta al grupo de Pelomedusoides al Jurásico Tardío (Near et al., 2005; Figura 2).

Para el lapso Aptiano Tardío de la Formación Crato y Aptiano Tardío – Albiano Temprano de la Formación Santana, Brasil entre los 120 y los 110 millones de años, se tiene una diversificación de los pelomedusoides. Se conocen a *Araripemys arturi* (Fielding et al., 2005); *Araripemys barretoii* (Price, 1973 ver Gaffney y Meylan, 1991; Meylan, 1996; Gaffney et al., 2006); *Brasilemys josei* (Lapparent de Broin, 2000), *Cearachelys placidoi* (Gaffney et al., 2001), *Euraxemys essweini* y en Marruecos, África se conoce a *Dirqadim schaefferi* (Gaffney et al., 2006) y *Araripemys* sp.

Cuando se revisa el registro fósil de los pleurodiros pelomedusoides en Laurasia se data a la tortuga pelomedusoide más antigua para el Santoniano de Norteamérica (Gaffney y Zangerl, 1968) *Chedighaii* (*Bothremys*) *barberi* de Alabama. La primera hipótesis propuesta para explicar su distribución se basa en la interpretación de su parentesco con Podocnemididae, suponiéndose una migración desde Sudamérica. En México el registro es escaso, pero se conocen ejemplares de "*Bothremys*" (ahora *Chedighaii*) de una posible nueva especie, del Cretácico Tardío, Campaniano de Coahuila en el norte del país (García y Reynoso, 2002; García, 2003; García, 2005 y Gaffney et al., 2006 pág. 80). Al reconstruirse su filogenia y analizar los patrones de distribución, se propuso la hipótesis de la existencia de un evento de dispersión desde Europa a Norteamérica (García, 2003 y García y Reynoso, 2005). Sin embargo, los ejemplares encontrados en la cantera Tlayúa de la Formación Tlayúa pertenecen al Cretácico Temprano, Albiano Tardío de depósitos de la región central de México, es decir, son el registro conocido más antiguo hasta el momento de Pelomedusoides en Laurasia. Estos ejemplares documentan una ampliación en la distribución de los Pelomedusoides, más allá de lo que se pensó eran sus orígenes gondwánicos. Esto es mucho tiempo antes de lo propuesto (Zangerl, 1948; Gaffney y Zangerl, 1968) y promueven la reelaboración de una hipótesis alterna sobre la historia biogeográfica para este grupo de tortugas pleurodiras.

En la reconstrucción de la historia biogeográfica de un grupo de organismos o fósiles, es necesario tener en cuenta dos procesos biogeográficos esenciales: la dispersión y la vicarianza (Zink *et al.*, 2000). Algunos de los más importantes estudios paleobiogeográficos en distintos grupos indican la presencia de un patrón fundamental, una oscilación entre episodios de vicarianza y episodios de expansión del área de distribución o dispersión a través de la historia de la vida.

La biogeografía cladista puede utilizarse en la proposición de hipótesis generales sobre la historia evolutiva de las áreas geográficas (biogeografía de áreas). Sin embargo, puede ser

empleada también en la reconstrucción de la historia biogeográfica de los organismos o de los fósiles (biogeografía de grupos).

De acuerdo a la biogeografía cladista, la hipótesis paleobiogeográfica aquí presentada, se basa en la hipótesis filogenética obtenida del análisis cladístico de los Pelomedusoides con el fin de ubicar las relaciones de afinidad del taxón de Tlayúa con respecto del resto de los taxones Pelomedusoideos. Al sustituir los taxones por las áreas geográficas se obtuvo el cladograma taxonómico de áreas donde apreciamos taxones con una amplia distribución (Figura 15). Debido a esto se necesitó resolver el cladograma y así obtener el cladograma general de áreas. Al aplicar el análisis modificado de parsimonia de Brooks se construyeron una matriz para análisis de vicarianza y una matriz para análisis de dispersión a partir de la información de los nodos y de los taxones terminales.

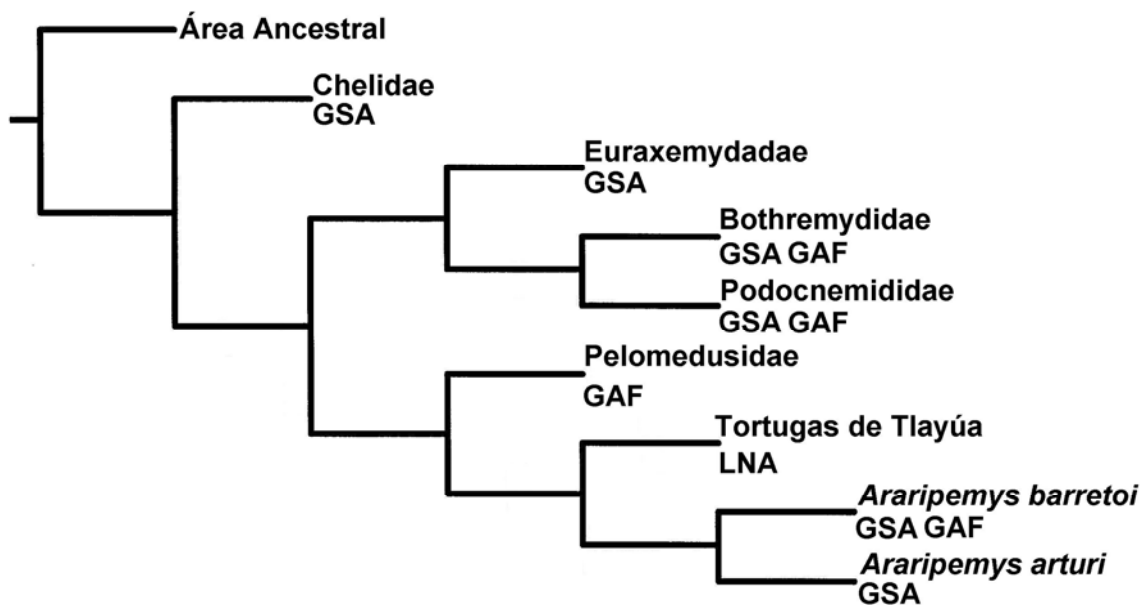


Figura 15. Cladograma taxonómico de áreas a partir del análisis cladístico de Pelomedusoides.

El cladograma resultante tanto para el análisis de vicarianza como para el análisis de dispersión presenta la misma topología (Figura 16), mostrando la separación clara de Laurasia y de Gondwana sudamericana y Gondwana africana con un bootstrap de 100%. Por lo tanto, los

grupos laurásicos son considerados taxones vicariantes, como es el caso de las tortugas de Tlayúa (Gheerbrant y Rage, 2006). Los cladogramas tienen una longitud de 24 y 20 pasos respectivamente, con IC = 1, IR = 1 e IRC = 1. Puede notarse que los valores tanto para el bootstrap (99%) como para el índice de Bremer (3) son bastante altos en el nodo correspondiente a los taxones Gondwana de Sudamérica (GSA) y Gondwana de África (GAF) en el cladograma de geo-dispersión; pero su valor disminuye en el cladograma de vicarianza donde el de bootstrap es 79% y el índice de Bremer es solo de un paso antes de que la rama se colapse. Esto sugiere que los taxones que se encontraron en GSA y GAF se distribuyeron por un evento de dispersión más que por la separación continental.

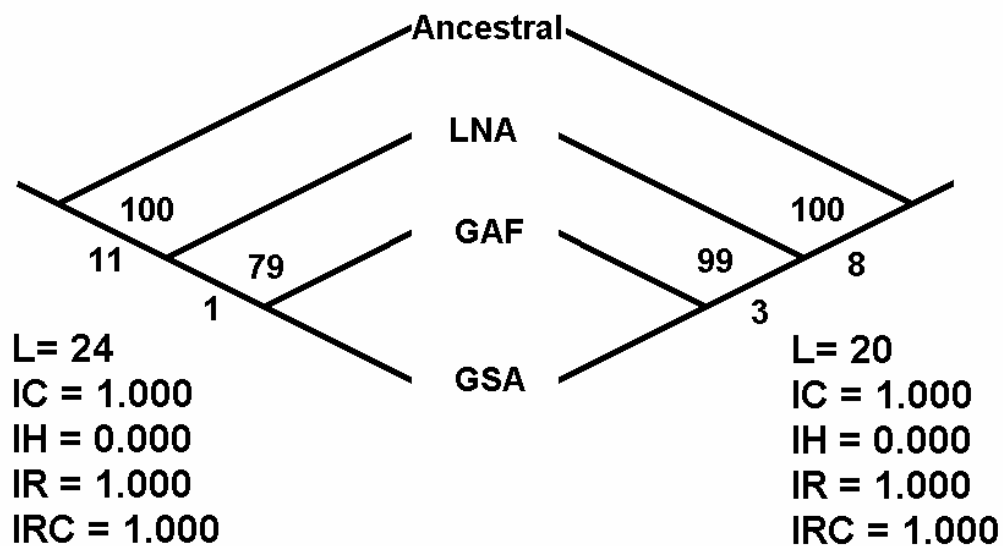


Figura 16. Cladograma general de áreas, resuelto a partir del cladograma taxonómico de áreas con el método modificado del análisis de parsimonia de Brooks para Pelomedusoides. Se muestra a la izquierda el cladograma de vicarianza y a la derecha el cladograma de geodispersión, nótese que los valores de bootstrap e índice de Bremer son mayores en el análisis de geodispersión en la parte de África (GAF) y Sudamérica (GSA).

El patrón hallado para el periodo Cretácico Temprano para las tortugas Pelomedusoides araripémidas es la separación de las biotas por vicarianza. Este mismo patrón concuerda con la tortuga Pleurodira *Notoemys* del Jurásico (Cadena y Gaffney, 2005) que fue utilizada como grupo externo y de la que se tiene registro tanto para Gondwana (*Notoemys zapotocaensis* de 135 millones de años; *Notoemys laticentralis* de 145 millones de años) como para Laurasia (*Notoemys*

oxfordensis de 156 millones de años). Sereno (1997) denota el mismo patrón de distribución con dinosaurios carcharodontosaurios y ceratosaurios, Upchurch (2002) con todo el clado de los dinosaurios y Turner (2004) en Crocodyliformes. Los mamíferos del Cretácico también muestran este patrón de vicarianza con la separación de Laurasia y Gondwana (Krause *et al.*, 1997).

Se tomaron los cladogramas taxonómicos de tortugas pelomedusoides, mamíferos, dinosaurios y cocodrilos y se sustituyeron las áreas para obtener un análisis en conjunto y construir el cladograma general de áreas utilizando el análisis modificado de parsimonia de Brooks. Este nuevo análisis muestra un patrón similar al visto en el cladograma que sustenta la hipótesis de vicarianza de las tortugas araripémidas, pero también se obtuvo del análisis de dispersión patrones de ampliación del área de distribución de tortugas, dinosaurios, cocodrilos y mamíferos (Figura 17).

Cuando correlacionamos los patrones de especiación (cladograma taxonómico) con los patrones de deriva (cladograma taxonómico de áreas) se permite conocer si un taxón es vicariante o se dispersó por sus propios medios. De la matriz de vicarianza se obtuvo un cladograma único que manifiesta el patrón de separación continental conocido en una infinidad de estudios tanto paleobiogeográficos como geológicos, que es la ruptura de la Pangea y la separación de Laurasia y de Gondwana; es decir, parte de un evento de vicarianza.

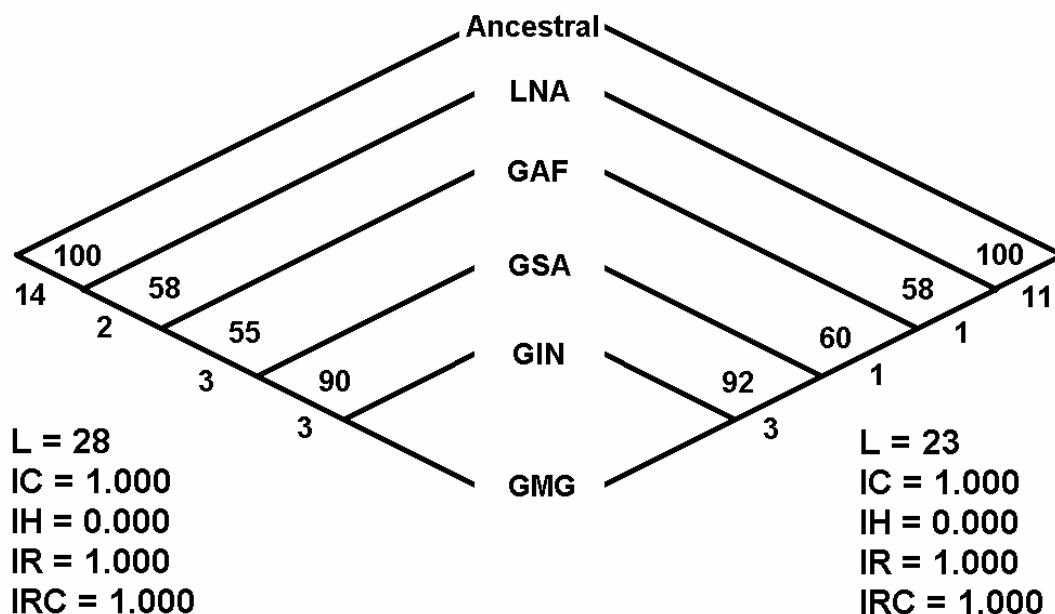


Figura 17. Comparación del cladograma de consenso obtenido del análisis de vicariación (izquierda) y uno de los cladogramas resultantes del análisis de geodispersión (derecha) utilizando el método modificado del análisis de parsimonia de Brooks. A cada extremo de los cladogramas se tienen los valores obtenidos del análisis. Sobre los nodos los valores del bootstrap (arriba) e índice de Bremer (abajo).

Por otro lado, los resultados dados por la matriz de geo-dispersión son varios cladogramas igualmente parsimoniosos de los cuales observamos que la relación entre Laurasia y Gondwana presenta el mismo patrón que en el cladograma de vicarianza. Sin embargo, la separación de las áreas que conformaron a la Gondwana no está resuelto para la parte de África y Sudamérica, pero para India y Madagascar muestran el mismo patrón de deriva continental que en el análisis de vicarianza (Figura 18). Los resultados concuerdan con la propuesta de patrones de oscilación entre episodios de vicarianza y episodios dispersión de los grupos de pelomedusoides durante el Mesozoico entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Tardío (Lieberman, 2003).

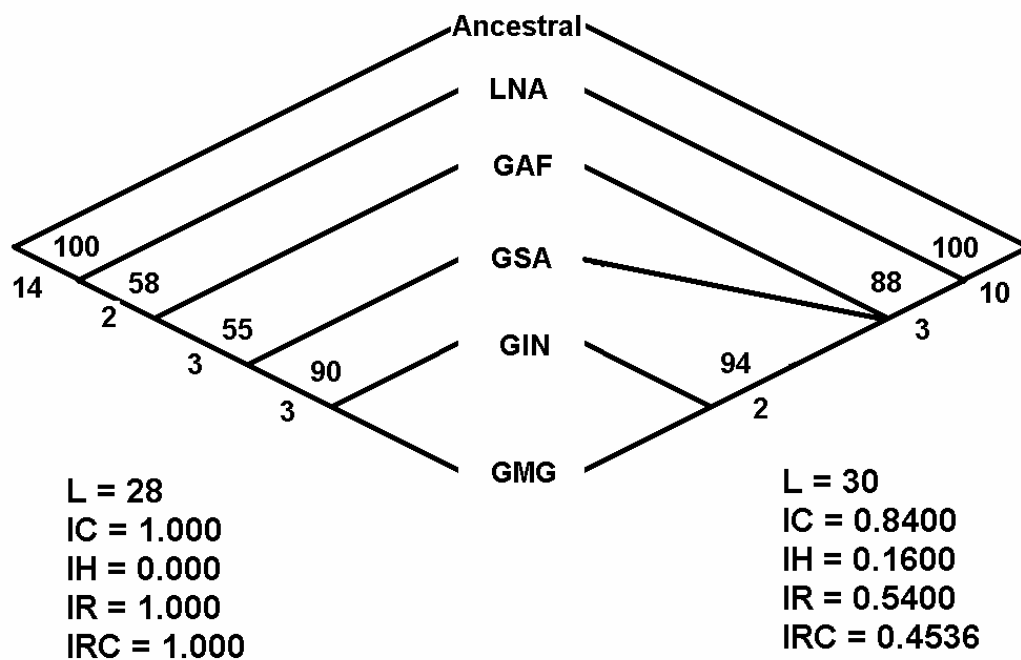


Figura 18. Comparación entre el cladograma de consenso del análisis de vicarianza y uno de los cladogramas resultantes del análisis de geo-dispersión. La no concordancia entre las áreas de GAF y GSA muestra un patrón de ampliación de área de los taxones que se distribuyen en esa región. A cada extremo de los cladogramas se tienen los valores obtenidos del análisis. Sobre los nodos los valores del bootstrap (arriba) e índice de Bremer (abajo).

El primer patrón reconocido en la historia biogeográfica de Pelomedusoides (Noonan, 2000) enfatizado en los araripémidos es la vicarianza. Durante el Jurásico Tardío con la ruptura de la Pangea, las tortugas araripémidas poblaron las aguas del mar Tethys que invadieron lo que corresponde al Golfo de México (Figura 19); sin embargo, no existe evidencia fósil de esa edad en Norteamérica.

Los análisis moleculares resultan ser en muchas ocasiones un camino complementario de la paleobiogeografía. Estudios con eventos de divergencia genética de los taxones basados en la evolución que presentan los genes y los productos de los genes (reloj molecular) fueron comúnmente asociados a episodios de vicarianza derivados de la fragmentación continental. Cuando se correlacionan los datos proporcionados en Near et al. (2005) en relación a los eventos de divergencia de las tortugas, se puede asociar las edades de divergencia propuesta para el grupo de los pelomedusoides araripémidos (176.62 millones de años), con eventos de vicarianza con el rompimiento de la Pangea. Estos datos son apoyo fundamental en la reconstrucción paleobiogeográfica. Al usar a los fósiles de araripémidos conocidos hasta el momento con sus edades relativas y las edades calculadas con datos moleculares, se puede evaluar la diferencia en millones de años (Cuadro 2, Near et al., 2005) entre ambas edades. Así, se puede evaluar el patrón desde varios puntos de vista y proponer las hipótesis más congruentes a las hipótesis filogenéticas.

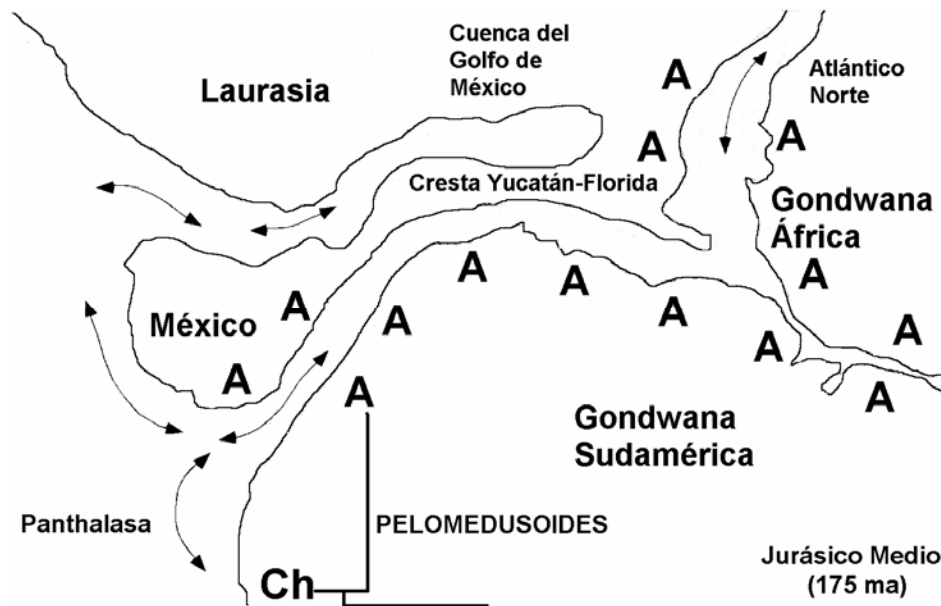


Figura 19. Patrón biogeográfico ancestral encontrado en Pelomedusoides (A. Araripemydidae) basándonos en datos del análisis cladístico y biogeográfico obtenido y en datos del reloj molecular de Near et al. (2005). Se muestra un proceso de dispersión del taxón Araripemydidae por las costas del que fue el mar de Tethys. Grupos Ch. Chelidae y A. Araripemydidae (mapa tomado de Iturralde, 2004).

La historia biogeográfica continua con la expansión del área de distribución de los araripémidos durante el Jurásico Tardío y su separación del grupo Pelomedusidae conocido únicamente para África. Esta área se encuentra alrededor de las costas del norte de Gondwana y el sur de Laurasia. El episodio de vicarianza (Figura 20) involucra la invasión total del mar de Tethys que separa a Laurasia de Gondwana sudamericana y africana dejando aislado al grupo de tortugas de Tlayúa de los grupos sudamericanos y africanos, al formarse una amplia barrera llamada protocaribe. La figura 21 muestra la distribución de los grupos de Araripemydidae del Cretácico Temprano Aptiano hace 120 millones de años donde los grupos de la Gondwana se hayan bien diferenciados: *Taquetochelys* en África y *Araripemys* en las dos áreas. Como efecto de dispersión tenemos especies simpátricas en Gondwana y por alopatria evoluciona en Laurasia el taxón correspondiente al nuevo género de Tlayúa. Durante el Albiano (entre 110 y 105 millones de años) Araripemydidae se distribuyó en algunas áreas alrededor del mar de Tethys. Una única población laurásica se encontraba separada por el mar Caribe y por el Atlántico. Otra población quedó aislada en África de una población sudamericana (Figura 22). Las oscilaciones de

vicarianza y geo-dispersión de los taxones se documentan en estudios por diversos autores: dinosaurios ceratópsidos, carnosaurios y mamíferos multituberculados del Cretácico, así como crocodyliformes y placentados del Paleoceno y Eoceno Temprano (Krause *et al.* 1997; Mc Kenna, 1975; 1983; Sereno, 1997; 1999).

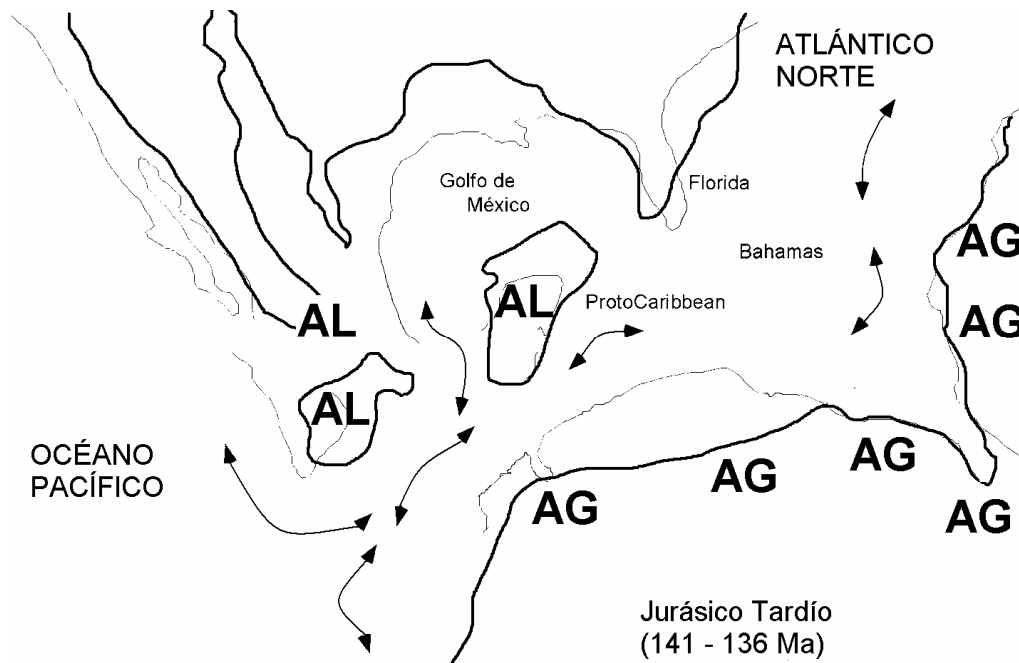


Figura 20. Patrón biogeográfico de Pelomedusoides araripémidos durante el Jurásico Tardío, se observa que Araripemydidae se diferencia en taxones vicariantes tortugas de Tlayúa (AL) en Laurasia y Araripemys (AG) en Gondwana (mapa tomado de Iturralde, 2004).

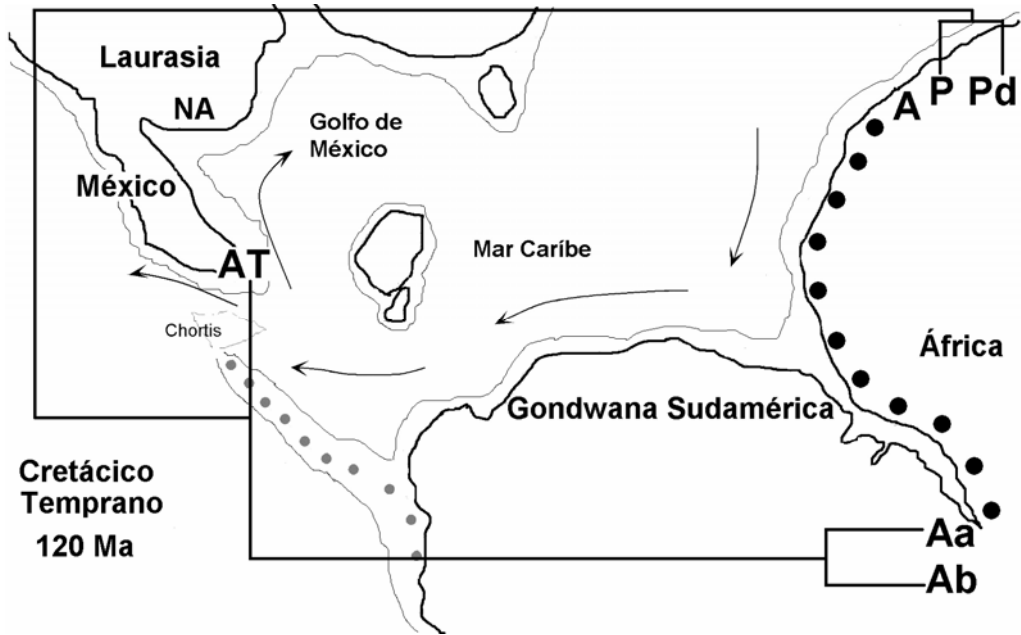
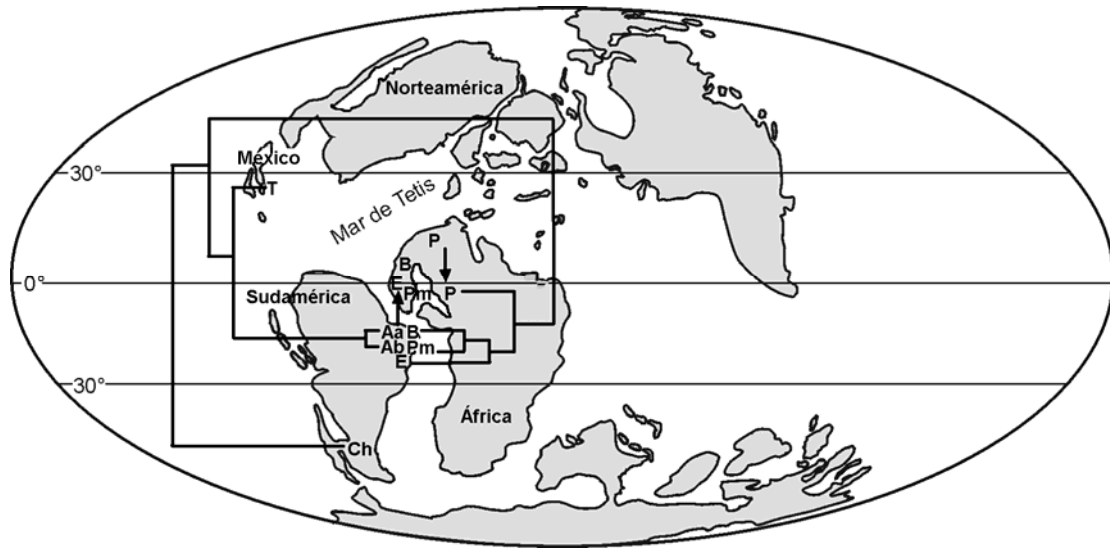


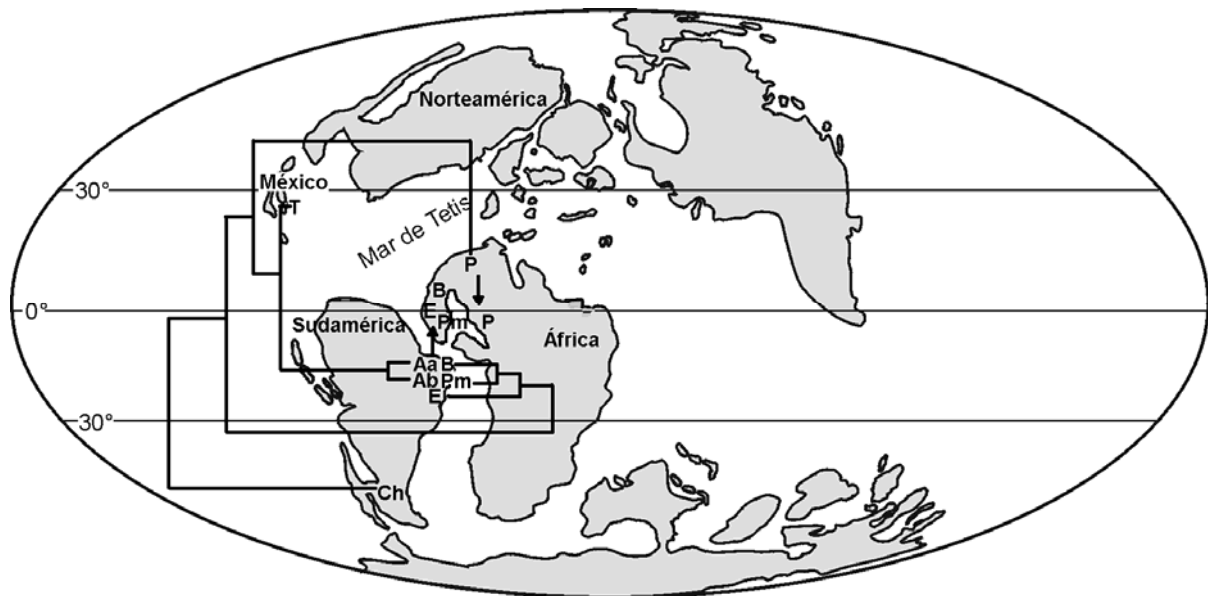
Figura 21. Distribución de Araripe mydidae durante el Cretácico Temprano hace 120 m a. *Araripe mydys* especie por simpatria en un área de distribución amplia formando *A. arturi* (Aa) y *A. barretoii* (Ab) en GSA además de Marruecos GAF. Se diferencia por alopatría de las tortugas de Tlayúa (AT). Pelomedusidae (P) y Podocnemidoidea (Pd) (mapa tomado de Iturralde, 2004).

Después de este periodo no hay registro de Araripe mydidae en ningún área del planeta

(Figura 23), hasta el Paleoceno de Argentina donde se descubrió un fósil con una posible asociación a *Araripe mydys*.



A



B

Figura 22. Distribución de Pelomedusoides durante el final del Cretácico Temprano hace 105 m a. Obsérvese que las tortugas de Tlayúa (T) son un taxón totalmente diferente de *Araripemys* (Ab; no se conoce registro de *A. arturi*) por un lado y por otro surgen nuevas familias como B Bothremydidae, Pm Podocnemididae y E Euraxemydidae. En los mapas A y B se representa la posición variable de Pelomedusidae dentro del análisis filogenético (mapa tomado de Reynoso, 1998).

El nuevo taxón laurásico de tortugas araripémidas de Tlayúa, puede ser considerado como un relicto de un primer linaje Araripemydidae que se distribuyó entre la parte sur de Laurasia y la parte norte-noreste de Gondwana a finales del Jurásico y principios del Cretácico, siendo estos fósiles el único registro de Araripemydidae Pelomedusoides en Laurasia para el Cretácico Temprano. La presencia de elementos gondwánicos en los depósitos de Tlayúa, son apoyados por una variedad de otros taxones, tanto peces como vertebrados terrestres (Reynoso, 1998; Reynoso, 2000; Reynoso y Callison, 2000 y Alvarado Ortega, 2005) con patrones que pueden ser tanto vicariantes como de dispersión.

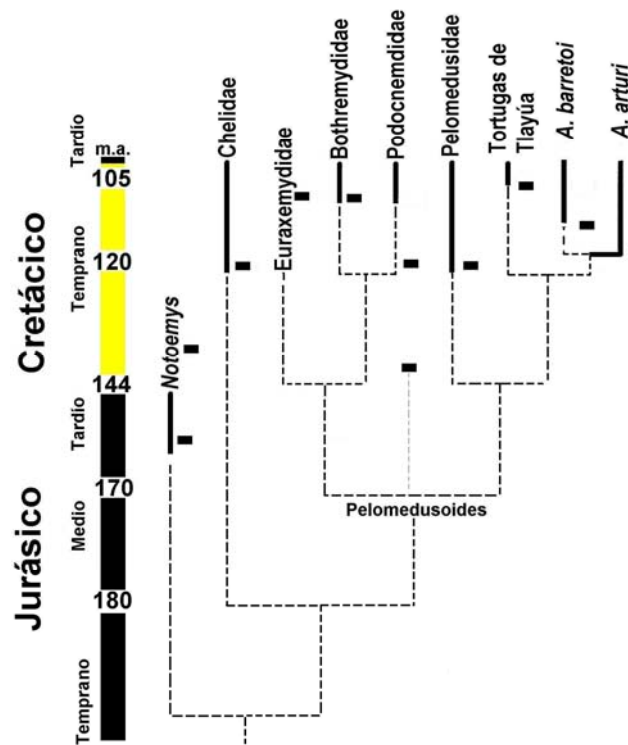


Figura 23. Relaciones filogenéticas de las familias de Pelomedusoides a través del tiempo. Los puntos dentro del árbol, representan los primeros hallazgos de los distintos taxones de Eupleurodira.

Forma de vida

Los pelomedusoides araripémidos, pelomedúsidos, podocnémidos y botrémidos se han descrito como tortugas tanto de agua dulce como de litoral, un ambiente inusual para las tortugas actuales, ya que sus fósiles se han encontrado en sedimentos de tipo marino de aguas poco profundas. Para euraxémidos no se ha establecido aún su hábito. En principio diferenciar a las tortugas con hábitos marinos de las tortugas costeras fósiles y de agua dulce resulta sencillo si nos avocamos a la proporción que guardan las falanges y la inmovilidad de los carpales en las extremidades delanteras modificadas como aletas. Las tortugas actualmente catalogadas como marinas presentan las falanges alargadas, aplanadas y fijas. Estos elementos proporcionan aumento de la velocidad y resistencia del nado; es decir, las extremidades superiores transformadas en palas facilitan un nado vigoroso. Con respecto de las tortugas fósiles costeras Plesiochelyidae (Billon-Bruyat, et al., 2005), Toxochelyidae (Mlynarsky, 1976) y de agua dulce, éstas poseen manos

pequeñas con falanges cortas y movibles, el nado no es vigoroso y su velocidad y resistencia son bajas. Las tortugas de Tlayúa poseen manos de este tipo.

Sin embargo, la primera tortuga Protostegidae a pesar de no presentar aletas es parte de una familia integrada por tortugas totalmente marinas (Hirayama, 1998) Así la característica antes evaluada (posesión de aletas) resulta insuficiente para diferenciar a las tortugas propiamente marinas de las costeras y de las de agua dulce. Debido a esto necesitamos nuevas características que nos ayuden a ese propósito.

A través del estudio de la relación entre cambio de forma y tamaño (alometría) y diferencias taxonómicas en la cintura escapular de las tortugas, se ha inferido que las diferencias ecológicas pueden corresponder a diferencias funcionales en los patrones de locomoción. La cintura escapular tiene un rol determinante en la propulsión de las extremidades delanteras, en tortugas marinas, de agua dulce y terrestres.

Las longitudes y orientaciones relativas de los tres elementos (prolongación escapular, coracoides y proceso acromial) están directamente ligados a la forma del caparazón. En tortugas terrestres la posición vertical de la prolongación escapular está correlacionada con un caparazón domado. En tortugas de agua dulce que permanecen totalmente en el agua, la prolongación es corta y con mayor inclinación asociado con un coracoides largo y un caparazón muy aplanado y ancho que forma un ángulo agudo entre la prolongación escapular y el proceso acromial. En tortugas marinas el ángulo es obtuso y poseen un caparazón semi-domado a aplanado.

En las tortugas de Tlayúa donde es observable parte de la cintura escapular, el coracoides es muy similar al de tortugas marinas y la escapula parece formar un ángulo obtuso con el proceso acromial, lo cual sugeriría, que los ejemplares de Tlayúa tuvieron una anatomía similar con respecto a las extremidades delanteras que las tortugas marinas. Sin embargo, en las tortugas de Tlayúa la capacidad de nado aparentemente no estaba bien desarrollada para poder introducirse en mares profundos como lo hacen las tortugas totalmente marinas en la actualidad. Pero su

parecido con la primera tortuga considerada como marina nos permite evaluar la posibilidad de que ocuparan un ambiente similar.

Otras características que asemejan a las tortugas de Tlayúa con tortugas descritas como marinas es la posesión de un caparazón aplanado, superligero e hidrodinámico, un trocánter del fémur que tiene una superficie característica para la inserción de los músculos de la natación. Para Hirayama (1998), Henry Gee (1998), Billon-Bruyat et al. (2005) y Kear y Lee (2006) actualmente la glándula de sal, separa claramente a las tortugas marinas (pelágicas) de las no marinas. La función de dicho órgano es regular el contenido de sal en el organismo siendo un claro indicativo de un hábito marino. En las tortugas actuales las especies que ocupan ambientes dulceacuícolas no tienen glándula de la sal y el foramen interorbital donde se aloja dicho órgano es muy pequeño. Por el contrario las tortugas de ambientes marinos con glándulas de la sal, poseen un foramen interorbital grande.

En el registro fósil, el tamaño del foramen interorbital permite inferir su presencia. En la primera Protostegidae (Hirayama, 1998) el foramen interorbital es tan grande como en las actuales Chelonioidae. De acuerdo a Hirayama (1998) esta ejemplar fósil posiblemente la tenía. En *Plesiochelys* y otros fósiles de tortugas asociadas a un ambiente marino cercano a la costa, poseen un foramen de tamaño intermedio entre las tortugas propiamente marinas y las dulceacuícolas por lo tanto, existe la posibilidad de haber poseído una glándula de la sal. En las tortugas de Tlayúa, la calidad de la preservación de los cráneos no nos permite asegurar su verdadero tamaño. No obstante, la reconstrucción en tres dimensiones revela un foramen similar al observado en *Plesiochelys*, así que hay una probabilidad que esta glándula también pudiera presentarse en los ejemplares de Tlayúa

Una característica conjunta de las tortugas de Tlayúa con plesioquelidias (*Plesiochelys*, *Idiochelys*), macrobaenidas (*Sinemys*, Danilov et al., 2006), selmacryptodiras (*Siamochelys*; Tong et al., 2002 o *Solnhofia*; Joyce, 2000) y botrémidas (Gaffney y Zangerl, 1968; Broin, 1988 y Gaffney et al., 2006) es su caparazón con un tipo de ornamentación similar al de otros ejemplares

catalogados como costeros. Una característica indirecta para conocer el hábito de las tortugas fósiles de Tlayúa es a través de la composición litológica de los sedimentos donde se encontró. Aparentemente las tortugas de Tlayua se preservaron si señal de transporte, lo que podría indicar que murieron en su habitat. La asociación de las tortugas con otros organismos como peces e invertebrados propiamente marinos (equinodermos, amonites, etc.) indicaría un hábito marino. Sin embargo, la asociación con otros vertebrados como cocodrilos y esfenodontes posiblemente semiacuáticos (Reynoso, 2000) y con animales claramente terrestres (lagartijas y otros esfenodontes) sin evidencia de acarreo, indicaría un ambiente probablemente relacionado a la zona costera, siendo el hábito de estos ejemplares de Tlayúa semiacuático. La dependencia del mar de las tortugas de Tlayúa es quizá como en otros reptiles tanto fósiles como actuales, puramente alimenticia. Aunque los ejemplares de Tlayúa poseen algunas características propias de tortugas marinas, la gran mayoría de características es con tortugas reconocidas como costeras (Gaffney y Zangerl, 1968, Hirayama, 1998, Joyce, 2000).

Tipo de alimentación

Los estudios de forma, función y ecología en tortugas hechos por Claude et al. (2004) muestran patrones distintivos en la geometría del cráneo de las tortugas asociado al hábito alimenticio. Características del cráneo como tamaño, ancho, emarginaciones temporales, la posición de los orbitales, y la superficie de trituración permiten conocer el posible tipo de alimentación. Con respecto del género *Bothremys*, Gaffney y Zangerl (1968) indicaron una dieta a base de organismos con exoesqueleto. Los datos empleados por Claude et al. (2004) el tipo de alimentación de *Bothremys* se sostiene más firmemente. Un cráneo ancho con la parte anterior baja y una superficie de trituración amplia, con una emarginación larga, indica un tipo de alimentación conchifaga. Haciendo una comparación similar de la forma del cráneo de los ejemplares de Tlayúa, estos concuerdan con un hábito acuático y una dieta no durofaga. Se observa un cráneo alargado, bajo en la parte anterior, con emarginaciones largas y una cresta

suproccipital de tamaño medio en comparación con los conchifrageos que es angosta. La superficie de trituración delgada que forma un ángulo agudo con maxilares largos y no muy altos indicativos de una alimentación carnívora u omnívora. Esto se deduce de la fuerza de la mordida ejercida por la mandíbula para cortar o triturar. En la sección posterior del cráneo, la cresta supraoccipital produce una palanca, donde se insertan los músculos que abren y cierran la mandíbula, la inserción muscular y la superficie de trituración son directamente proporcionales a la fuerza que ejerce la mandíbula. Las tortugas de Tlayúa producirían una fuerza muy pequeña de acuerdo a las características del cráneo que poseen.

Cuando observamos a las tortugas acuáticas carnívoras y omnívoras sabemos que las primeras cuentan con un mecanismo compensatorio de succión (Van Damme y Aerts, 1997) representado por un aparato hiodeo bien desarrollado y una lengua corta como en Chelydridae, algunos podocnémidos, pelomedusos, etc. En los fósiles de Tlayúa es imposible conocer el tamaño de la lengua, pero el aparato hiodeo está bien desarrollado, lo que nos hace suponer que el tipo de alimentación es carnívora coincidiendo con el ambiente en donde se desarrolló y la abundancia de peces encontrados en Tlayúa.

Conclusiones

En la actualidad los pleurodiros están clasificados en tres familias Chelidae, Podocnemidae y Pelomedusidae; sin embargo, a lo largo de la última década se han hallado y reevaluado una gran variedad de pleurodiros fósiles que integran nuevas familias o que retoman algunas ya existentes.

Los dos ejemplares de tortugas fósiles de la Formación Tlayúa se han determinado como un nuevo género y especie. Es el registro más antiguo de Pleurodira Pelomedusoides para México y para Norteamérica pertenecientes a la familia Araripemydidae de la que únicamente se conocían ejemplares para Sudamérica y África.

Los ejemplares son considerados como nuevo género y especie con base a las siguientes autopomorfías: un proceso articular del cuadrado que sale del nivel del borde del cráneo, carapacho expandido posteriormente, no existe contacto entre el escudo pectoral y el mesoplastron, primera costilla torácica reducida en tamaño y ligada lateralmente a la segunda costilla, la tercera y octava vértebra cervical sin centro procélico, fenestra tiroidea no dividida, escudos inframarginales presentes y serie de vértebras caudales con un centro anterior biconvexo.

El análisis filogenético indica que Pelomedusoides es un grupo monofilético compuesto por Araripemydidae, Pelomedusidae, Euraxemydidae, Bothremydidae y Podocnemididae. Así mismo, Araripemydidae es un grupo monofilético ligado filogenéticamente con el grupo africano Pelomedusidae (determinado con base en los resultados como un grupo *incertae sedis*) y compuesto por los ejemplares de Tlayúa y el género *Araripemys* como grupos hermanos. Sin embargo, existe una gran controversia con respecto de taxones que pudieran modificar las relaciones por su condición incompleta.

La presencia de Pelomedusoides en Norteamérica es más antigua de lo anteriormente conocido y representado. El nuevo registro de Tlayúa amplía el rango de distribución de la

familia Araripemydidae al hemisferio norte. Habla de una colonización previa de Norteamérica producida por un evento muy antiguo de vicarianza.

La historia paleobiogeográfica del grupo de quelonios del cual derivan las tortugas de Tlayúa comienza con una amplia distribución de un taxón de Pelomedusoides a finales del Jurásico y principios del Cretácico Temprano que abarcaba parte del norte de la Gondwana y el sur de Laurasia (Figura 19). Datos moleculares derivados del análisis de divergencia entre especies de tortugas indican tiempos de ancestría común, y la existencia de más taxones que con el mismo patrón biogeográfico hace la hipótesis posible.

La evidencia filogenética y el análisis biogeográfico muestran que el origen del nuevo género de la familia Araripemydidae apunta a Laurasia contraponiéndose al origen y migración del norte de la Gondwana sudamericana como se ha observado con otros taxones (Alvarado- Ortega, 2005). El uso de fósiles para descubrir patrones de distribución ocultos en la biota reciente es de alto valor para Pleurodira.

Se desconoce actualmente si Araripemydidae, con pocos fósiles reconocidos alrededor del mundo, logró sobrevivir los cambios en el planeta durante el Mesozoico, pues a partir del Cretácico Tardío no hay registro de la familia. Probablemente, el grupo fue sustituido por otros pelomedusoides que iban evolucionando en el Cretácico Tardío, pues su desaparición se correlaciona con un incremento en el hallazgo de tortugas Bothremydidae, Pelomedusidae, Podocnemididae y los Criptódiras tanto de agua dulce como marinos.

La identificación de las tortugas de Tlayúa permitirá a futuro evaluar el nuevo material que se vaya obteniendo de la Formación Tlayúa. Como se ha expuesto en todos los estudios referentes a este lugar, el sitio, tiene una riqueza en especies fósiles de una variedad enorme de grupos taxonómicos. Este estudio permitirá valorar la importancia en la conservación a nivel mundial de las especies que pertenecen a clados antiguos y poco diversificados en la actualidad, pero que fueron muy diversos en el pasado, como los pleuródiras.

Literatura Citada

- Alvarado-Ortega, J., 2005. Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Tesis de Doctorado. UNAM. 302 pp.
- Applegate, S. P. 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodriguez, Puebla. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1(1): 40-54.
- Applegate, S. P. 1992. A new genus and species of pycnodont, *Tepexichthys aranguthyorum* from the Cretaceous (Albian) of central México, Tepexi de Rodriguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 10(2): 164-178.
- Benammi, M., J. Urrutia-Fucugauchi y J. Alvarado-Ortega. 2003. Magnetic polarity stratigraphy of the "Mexican Solnhofen", the Tlayúa Formation near Tepexi de Rodriguez, state of Puebla, México. Reunion Annual 2003 de la Unión Geofísica Mexicana. Puerto Vallarta, Jalisco. Libro de resúmenes, p. 56.
- Besse J. y V. Courtillot, 1991. Revised and synthetic apparent wander paths of the African, Eurasian, North American and Indian plates, and true polar wander since 200 ma, *Journal of Geophysic Research*, 96 (B3): 4029–4050.
- Billon-Bruyat, J. P. C. Lécuyer, F. Martineau y J. M. Mazin, 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europa: implications for the ecology of fish, turtles and crocodilians. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 216: 359-375.
- Broin, F. de, 1980. Les tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger); aperçu sur la paléobiogéographie des Pelomedusidae (Pleurodira) *Mémoires de la Société géologique de la France*. 139: 39-46.
- Broin, F. de, 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersión géographique des tortees pleurodires à partir du Crétécé. *Studia Paleocheloniologica*. 2:103-142.

- Broin, F. de y M. de la Fuente, 2003. Les tortues fossiles d'Argentine : Synthèse. *Annales de Paléontologie*, 79: 169-232.
- Cabral-Perdomo, M. A. y S. P. Applegate 1993. Primer reporte del registro más austral de pterosaurios (Archosauria: Pterodactiloidea) del Cretácico de Norteamérica. IV Congreso Nacional de Paleontología, Libro de resúmenes, p. 24.
- Cadena Rueda E. A. y E. S. Gaffney, 2005. *Notoemys zapatocaensis*, a New Side-Necked Turtle (Pleurodira: Platychelyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates*, 3470: 1-20.
- Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1(1): 159-160.
- Claude, J., P. Pritchard, H. Tong, E. Paaradis y J. C. Affray, 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometrical morphometric assessment. *Systematic Biology* 53(6): 937-952.
- Cope, E. D. 1864. On the limits a relations of the raniformes. *Proceedings of the Academy Natural Science, Philadelphia* 16: 181-183.
- Cope, E. D. 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton expedition to Equator and the upper Amazon, with notes and other species. *Proceedings of the Academy Natural Science, Philadelphia* 20: 96-140.
- Crumly, C. R. y M. R. Sánchez-Villagra, 2004. Patterns of Variation in the Phalangeal Formulae of Land Tortoises (Testudinidae): Developmental Constraint, Size, and Phylogenetic History. *Journal of Experimental Zoology* 302B: 134-146.
- Danilov, I. G. y V. B. Sukhanov, 2006. A basal eucryptodiran turtle *Sinemys efremovi* (= *Wuguia efremovi*) from the early Cretaceous of China. *Acta Palaeontologica Polonica* 51(1): 105-110.

- De la Fuente, M. S. 2003. Two new Pleurodiran Turtles from The Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Palaeontology* 77(3): 559-575.
- De la Fuente, M. S. y F. de Lapparent de Broin. 1997. An *Araripemys*-like Decorated Pleurodire Turtle in the Paleocene of Northwestern Argentina. *Geobios* 30(2): 235-242.
- Depecker, M., C. Berge, X. Penin y S. Renous, 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii) *Journal of Anatomy* 208: 35-45.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y S. P. Applegate, 1996. A Paleocological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa Quarries, near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México. Pp. 249-322 in G. Arratia y G. Viohl (eds), *Mesozoic Fishes. Systematics and Paleontology*. Verlag Dr. Friedrich Pfiel, München, Germany.
- Fernández-Becerra, S. 1985. Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Cantera Tlayúa, Petróleos Mexicanos, Sup. Gral. Distr. Expl. Petrolera, Zona Centro-Poza Rica*, 31 p.
- Fernández, M. S. y de la Fuente M. S., 1994. Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: The oldest Gondwanian pleurodiran turtle. *Neue jahrbaren geologie und Paläontologie abhandlung* 193(1): 81-105.
- Fielding, S., D.M. Martill y D. Naish. 2005. Solnhofen – style soft – tissue preservation in a new species of turtle from Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of North – East Brazil. *Palaeontology* 48(6): 1301–1310.
- Gaffney, E. S., 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164: 65-375.
- Gaffney, E. S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 194: 1–263.
- Gaffney, E. S. y R. Zangerl, 1968. A revision of the chelonian genus *Bothremys* (Pleurodira: Pelomedusidae). *Fieldiana Geology* 16: 193-239.

- Gaffney, E. S. y P. Meylan, 1988. A phylogeny of turtles. *in*: The Phylogeny and Classification of Tetrapods, p. 157-219. Benton, M. J. (ed.) Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Clarendon Press Oxford.
- Gaffney, E. S. y P. Meylan, 1991. Primitive Pelomedusid Turtle. In Santana Fossils: an Illustrated Atlas, p. 335-339. Maisey, J. G. (ed.) TFH Publications, inc., Neptune City, New Jersey.
- Gaffney, E. S., D. de Almeida Campos y R. Hirayama, 2001. *Cearachelys*, a New side-Necked Turtle (Pleurodira: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil American Museum Novitates 3319: 1-20.
- Gaffney, E. S., H. Tong y P. Meylan, 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. Bulletin of the American Museum of Natural History. 300: 1-700.
- García, R. 2003. Descripción de dos caparazones de tortugas (Pleurodira, *Bothremys*) del Cretácico superior de Coahuila Formación Cerro del Pueblo. Tesis de Licenciatura, UNAM. 98 pp.
- García, R. y V. H. Reynoso. 2002. The southernmost record of the turtle *Bothremys* (Testudine: Pleurodira) in the Cerro del Pueblo Formation, near Saltillo, Coahuila, México. Journal of Vertebrate Paleontology Suplemento 22(3): 56A.
- García, R. y V. H. Reynoso. 2005. Filogénia de las tortugas Bothremydidae (Pleurodira): una explicación alterna a su historia biogeográfica. Libro de resúmenes, V Congreso Latinoamericano de Herpetología. Cuernavaca, Morelos, México. 126 pp.
- García, R. y V. H. Reynoso. 2006. Nuevo género de tortugas pleuródiras de la Formación Tlayúa, Puebla y su importancia en la biogeografía de los pelomedusoides. Memorias del X Congreso Nacional de Paleontología. Ciudad de México, UNAM p. 39.
- Gee, H. 1998. Palaeontology: The eyes have it. Nature, 392 (6677): 651.

- Gheerbrant, E. y J. C. Rage. 2006. Paleobiogeography of Africa. How distinct from Gondwana and Laurasia? *Paleogeography, Paleoclimatology and Paleoecology*, 241: 224-246.
- Goloboff, P. A: 1993 Nona, version 2.0. Computer program and manual distributed by the autor.
- Grande, L. y W. E. Bemis, 1998. A comprehensive phylogenetic study of Amiid (Amiidae) based on fishes comparative skeletal anatomy: An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Society of Vertebral Paleontology, Memoir 4, Supplement to Journal of Vertebrate Paleontology*. 8(1): 690.
- Hirayama, R. 1991. Phylogenetic relationship of *Araripemys* (Araripemydidae; Pleurodira, Testudinata). Abstract of the 1st Regular Meeting of the Palaeontological Society of Japan, pp.23.
- Hirayama, R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392: 705-708.
- Iverson, J. B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Green Nature Books, Homestead, 363 pp.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2004. La paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica: Cretácico a Eoceno Superior, www.redciencia.cu/cdorigen/arca/pgegr.htm.
- Joyce, W. G. 2000. The first complete skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) from the Upper Jurassic of Germany and its taxonomic implications. *Journal Paleontology* 74(4): 684-700.
- Kashiyama, Y., D. E. Fastovsky, S. Rutherford, J. King y M. Montellano. 2003. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México), *Cretaceous Research* 24:407-431.
- Kear, B. P. y M. S. Y. Lee. 2005. A primitive protostegid from Australia and early sea turtle evolution. *Biology Letters*, 2: 116-119.

- Kischlat, E. E. 1990. Some osteological aspect of *Araripemys barretoii* Price, 1973 (Chelonii, Pleurodira, Araripemydidae) Atas do I Simposio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nord Crato, p. 387-400.
- Krompecher T. 1981. Experimental evaluation of rigor mortis. V. Effect of various temperatures on the evolution of rigor mortis. *Forensic Science International*. 17:19–26.
- Krause, D. W., G. V. R. Prasad, W. von Koenigswald, A. Sahni y F. E. Grine, 1997. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals. *Nature* 390: 504-507.
- Lambkin, C. L., M. S. Y. Lee, S. L. Winterton y D. K. Yeates, 2002. Partitioned Bremer support and multiple trees. *Cladistics* 18: 436-444.
- Lapparent de Broin, F. de, 2000. African chelonians from the Jurassic to the present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontology African*: 36: 43-82.
- Lapparent de Broin, F. de, 2000. The oldest podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceará State, and its environment. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 9: 43-95.
- Lapparent de Broin, F. de y M. S. de la Fuente, 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Académie des Sciences de París*, 333: 463-470.
- Lapparent de Broin, F. de, y C. Werner, 1998. New late Cretaceous turtle from the Western Desert Egypt. *Annales de Paléontologie*: 84(2): 131-214.
- Leidy, J. 1865. Memoir of the extinct reptiles of the Cretaceous Formation of the United States. *Smithsonian Contributions* 14: 1-35.
- Lieberman, B. S. 2003. Paleobiogeography: The relevance of fossils to Biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 51-69.
- Linnaeus, C. 1758. *Sistema Naturae*. Holmiae 1: 1-824.

- Malpica–Cruz, R., J. Pantoja–Alor y G. Galguera-Rosas. 1989. Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Simposium Regional de México, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Memorias, 3: 53-56.
- Maddison, D. R. y W. P. Maddison, 2001. MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 4.03 PPC Associates Siver Sutherland Massachuset, USA.
- Martill, D. 1989. A new Solnhofen in México: *Geology Today*, 5: 25-28.
- McKenna, M.C., 1975. Fossil mammals and Early Eocene North Atlantic land continuity. *Annals of Missuori Botanical Garden* 62: 335-353.
- McKenna M.C. 1983. Holocene land mass rearrangement, cosmic events, and Cenozoic terrestrial organisms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 40:459–489.
- Meylan, P. A. 1996. Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of the Vertebrate Paleontology*, 16(1): 20-33.
- Meylan, P. y E. S. Gaffney, 1991. *Araripemys* Price, 1973. *in*, *Santana Fossils: an Illustrated Atlas*, p. 326-334. Maisey, J. G. (ed.) TFH Publications, inc., Neptune, N. J.
- Mlynarsky, M. 1976. Testudines. *In*, *Handbuch der Paläontologie Teil 7*, p. 1-129. Kuhn, O. (ed.) Gustav Fischer Verlag, Stuttgart- New York.
- Near, T. J., P. A. Meylan y H. B. Shaffer, 2005. Assesing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: An example using turtles. *The American Naturalist* 165(2): 137-146.
- Nixon, K. N. 1999-2000. WINCLADA. Beta versión. Program and documentation.
- Noonan, B. 2000. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *Journal of Biogeography* 27: 1245-1249.

- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 9(2): 156-176.
- Pritchard, P.C.H. y Trebbau, P. 1984. The Turtles of Venezuela. Contributions in Herpetology 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Fundación de internados rurales, Caracas Venezuela
- Price, L. 1973. Quelônio Amphichelydia do Cretacéo Inferior do Nordeste do Brazil. Revista Brasileira de Geociência 3: 84-96.
- Reynoso, V. H., 1998. *Huehuecuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 353: 477-500.
- Reynoso, V. H., 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayúa Formation (Albian), Central México. Journal Paleontology 74(1): 133-148.
- Reynoso, H. V., 2006. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously birds). In, Studies on Mexican Paleontology. Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, Ma. Del C., Montellano, M., Cevallos y Quiroz, S. (eds.) Springer, the Netherlands.
- Reynoso, V. H., M. A. Cabral-Perdomo y J. Clark, 2000. The reptiles of the Tlayúa Formation. In: Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central México. Field Guide, 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology. Espinosa-Arrubarrena, L. Montellano Ballesteros, M. and Applegate, S. P. (coordinators), Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Reynoso, V. H. y G. Callison, 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, Mexico. Zoological Journal of the Linnean Society 130: 183-212.
- Schumacher, G.-H. 1972. Die Kopf- und Halsregion der Leder-schildkröte *Dermochelys coriacea* (Linnaeus 1766). Abhandlung Akademie von Wissenschaften, 1–60.

- Seibertz, E. y B. E. Buitrón. 1987a. Paleontología y Estratigrafía de los *Neohibolites* del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, Mexico). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1:285-299.
- Sereno, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth Planet Science* 25: 435-489.
- Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2143.
- Shaffer, B. H.; P Meylan y M. L. Mc Knight. 1997. Test of turtle phylogeny: Molecular, morphological, and Paleontological Approaches. *Systematic Biology*, 46(2): 235-268.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Version 4.0 b
Laboratory of Molecular Systematic, Smithsonian Institution
- Tong, H. E., E. Buffetaut y V. Suteethorn, 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* 139(6): 687-697.
- Tong, H., E. Gaffney y E. Buffetaut, 1998. *Foxemys*, A new side-necked turtle (Bothremydidae: Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France. *American Museum Novitates*. 3251: 1-19.
- Turner, A. H. 2004 Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 2003–2009.
- Upchurch, P., C. A. Hunn y D. B. Norman, 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 613-621.
- Zangerl, R. 1948. Vertebrate fauna of the Selma Formation: The pleurodiran turtles. *Fieldiana Geology, Memoirs* 3. 1-56.
- Zangerl, R., 1969. The turtle shell. in: *Biology of the reptilian* vol. 1, p. 311-339. C. Gans (eds.), Academic Press New York.

Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago y F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 497-503.

Apéndice 1

Lista de caracteres y estados de carácter (en paréntesis) utilizados para la construcción de la matriz de datos, para la realización del análisis filogenético.

a (Antunes y Broin, 1988); b (Boulenger, 1889); c (Shaffer et al., 1997); d (de la Fuente, 2003); e (Gaffney y Zangerl, 1968); f (Gaffney, 1979b); g (Gaffney y Meylan, 1988); h (Gaffney, 1990); i (Gaffney et al., 2002); j (Gaffney et al, 2006); k (García y Reynoso, 2006); l (Meylan y Gaffney, 1991); m (Meylan, 1996), n (Price, 1973); o (Schumacher, 1973).

1. Emarginación del cráneo: la emarginación posterior del cráneo extendiéndose anteroventralmente (0), la emarginación lateral del cráneo extendiéndose dorsoposteriormente (1) ^g
2. Hueso nasal: presente (0), ausente (1) ^f
3. Contacto Parietal-yugal: ausente (0), presente (1) ^d
4. Cuadratoyugal: presente (0), ausente (1) ^f
5. Contacto Parietal-cuadratoyugal: ausente (0), presente (1) ^g
6. Contacto Yugal-cuadratoyugal: ausente (0), presente (1) ^m
7. Postorbital largo: presente (0), corto, sin contacto parietal-yugal (1), corto, con contacto parietal-yugal (2) ^m
8. Vomer: presente y fuertemente desarrollado (0), reducido o ausente (1) ^g
Modificado ^m
9. Vomer reducido a la parte anterior del intercoanal: ausente (0), presente (1) ^m Modificado ^d
10. Alargamiento del canal carótido: ausente (0), presente (1) ^o

11. Proótico cubierto por el pterigoide: ausente (0), presente (1) ^m
12. Contacto Cuadrado – basiesfenoide por detrás del proótico: ausente (0), presente (1) ^g
13. Contacto cuadrado –basioccipital: ausente (0), presente (1) ^a
14. Basiesfenoide: largo y extendido sobre el pterigoide hacia el palatino (0), únicamente extendido entre parte del pterigoide (1) ^d
15. Alargamiento dorsoanterior del foramen en la fosa podocnemidoidea: ausente (0), presente (1) ^d
16. Canal estapedial abierto anteriormente: ausente (0), presente (1) ^g
17. Unión entre el foramen carótido interno posterior y el foramen facialis en la cara media ventral del proótico: ausente (0), presente (1) ^d
18. Proceso articular (*Processus articularis*) del cuadrado sale por debajo del nivel del borde lateral del cráneo: ausente (0), presente (1) ^m
19. Elongación del cráneo entre el orbital y la cavidad timpánica (*cavum timpanii*): ausente (0), presente (1) ^d
20. Proceso troclearis pterigoideo (*Processus trochlearis pterygoideii*) en ángulo recto con el eje del cráneo: ausente (0), presente (1) ^g
21. Borde posterior del pterigoide extendiéndose hacia el cuadrado. ausente (0), presente (1) ^m
22. Hueco postótico (*Antrum postoticum*): Largo (0), moderado (1), muy pequeño o ausente (2) ^g
23. Tubo de eustaquio: en la incisura columelar auris (*incisura columelea auris*) (0), separado de la incisura columelea auris (1) ^e
24. incisura columelar auris: abierta (0), cerrada (1) ^m

25. Alas pterigoideas desarrolladas prolongándose por encima de la fosa podocnemidoidea: ausente (0), presente (1) ^d
26. Amplia reducción del techo del alargamiento del canal carótido:
ausente (0), presente (1) ^d
27. Fosa podocnemidoidea en el área proótica: ausente (0), presente (1) ^d
28. Chorda timpani (cuerda timpánica) penetrando el proceso retroarticular:
no (0), presente (1) ^m
29. Postorbital expuesto posteriormente por la emarginación temporal:
ausente (0), presente (1) ^f
30. Contacto maxilar- cuadratoyugal: ausente (0), presente (1) ^h
31. Contacto vomer-pterigoide: presente (0), ausente (1) ^g
32. Yugal expuesto en la superficie de trituración: expuesto (0), no expuesto (1) ^m
33. Frontales separados de los nasales: no (0), parcialmente o completamente (1) ^m
34. Exooccipital expuesto dorsalmente en el foramen mágnium: ausente (0), presente (1)
35. Parietales muy pequeños: ausente (0), presente (1)
36. Fosa precolumelar: ausente o muy pequeña (0), presente somera (1), presente profunda (2) ^f
37. Distancia entre los orbitales: larga (0), corta(1)
38. Posición de los orbitales: ubicados más lateralmente (0), ubicados más dorsalmente (1) ^j

39. Posición del foramen posterior al canal carótido interno: en proótico (0), en pterigoide y basiesfenoide (1), en pterigoide y cuadrado (2), en pterigoide, basiesfenoide y cuadrado (3), en cuadrado (4) ^m
40. Proceso ventral del exoccipital: ausente (0), presente (1) ⁱ
41. Sutura en la sinfisis mandibular: ausente (0), presente (1)
42. Hueso esplenial: presente (0), ausente (1) ^f
43. Proceso retroarticular (*processus retroarticularis*) del desarrollo articular por detrás de la faceta articular de la mandíbula: no visible dorsalmente (0), pequeña (1), larga (2) ^d
44. Carapacho corto y ancho: presente (0), ausente (1) ^d
45. Carapacho con forma posterior punteada o expandida: presente (0), ausente (1) ^d
46. Hueso nugal: ancho > largo (0), ancho > o = largo (1), ancho < largo (2) ^d
47. Escudo pectoral en contacto con el mesoplastron: presente (0), No (1), intervienen las bisagras ^m
48. Escudo pectoral en contacto con el entoplastron: ausente (0), presente (1) ^m
49. Escudo pectoral en contacto con el epiplastron: ausente (0), presente (1) ^m
50. Serie de huesos neurales: Irregular (0), regular (1) ^d
51. Serie neural completa hasta la suprapigial: presente (0), ausente (1) ^m
52. Escudo cervical presente con un ancho > largo (0), presente con ancho > = o < largo (1), ausente (2) ^b modificado ^c
53. Mesoplastrones: lateral cuneiforme (0), ausente (1), lateral redondeado (2), en contacto con la línea media (3) ^g modificado ^d

54. Pequeños escudos humerales con un amplio sulco humeropectoral anterior de la longitud media del entoplastron: ausente (0), presente (1)^d
55. Proceso isquiatico posterior: presente (0), ausente (1)^d
56. Puente plastral elongado: ausente (0), presente (1)^d
57. Primera costilla toracica.- Parcialmente reducida en tamaño y ligada lateralmente a la costilla 2 (0), muy reducida en tamaño delgada y ligada medialmente a la costilla 2 (1)^h
58. Tunel costo-vertebral: ancho y con una reducción del ancho de la luz posteriormente (0), anchura reduciéndose a todo lo largo del tunel (1)ⁱ
59. Escudos inframarginales separan escudos plastrales y carapaciales: presente (0), ausente (1)
60. Entoplastron en forma de V: ausente (0), presente (1)ⁱ
61. Sulco de la línea media del plastron: relativamente recto (0), extremadamente sinuoso (1)^m
62. Contafuerte plastral inguinal: no alcanza las costales (0), alcanza a las costales 5 y 6 (1), alcanza únicamente la costal 5 (2)^d
63. Nucal con faceta: ausente (0), una sola faceta (1), doble faceta (2)ⁱ
64. Fontanelas carapaciales y plastrales: ausente (0), presente (1)ⁿ
65. Muesca nucal: ausente (0), presente (1)ⁱ
66. Primera costal alcanza el margen del caparazón entre nucal y periferales: ausente (0), presente (1)ⁱ
67. Forma del caparazón: moderadamente domado (0), aplanado (1)ⁱ
68. Numero de neurales: hasta 8 placas (0), más de 8 placas (1)^m
modificado^k

69. Periferales anteriores inusualmente estrechas: ausente (0), presente (1) ⁱ
70. Tipo de ornamentación que presenta el caparazón: Topes (0), fosos (1), reticulado (2), estrías y polígonos (3), dentado (4), granulado (5) ^k
71. Fontanelas plastrales: ausentes (0), Presentes más de una (1), presente al menos una (2) ^k
72. Primer escudo vertebral hasta el margen anterior del carapacho: ausente, primer escudo marginal metido en línea media (0), presente (1) ^j
73. Escudo abdominal estrecho: sulco de la línea media abdominal de igual o excede a la longitud del anal (0), longitud de la línea media del abdominal menor que la longitud del anal (1), abdominal abierto (2) ^j
74. Centro (*Centrum*) cervical procelar de la segunda a la octava vértebra: ausente (0), presente (1) ^g
75. Centro cervical con los cóndilos posteriores formando una silla de montar: ausente (0), presente (1) ^d
76. Proceso pedicelar relacionándose con las postzigoapófisis: ausente (0), presente (1) ^m
77. Apófisis transversas del centro de la vértebra cervical: en posición central anterior (0), en posición central de la longitud media del centro (1) ^g
78. Posición horizontal del eje de las prezigoapofisis: presente (0), ausente (1) ^m
79. Octava vértebra cervical biconvexa: ausente (0), presente (1) ^g

80. Vértebras cervicales y torácicas: unidas en centro (*centrum*) y zigapofisis (0), únicamente zigapofisis (1) ^m
81. (Meylan, 1996) Segunda vértebra cervical biconvexa: ausente (0), presente (1) ^m
82. Vértebras cervicales: Más cortas que las torácicas (0), más largas que las torácicas (1)
83. Serie de vértebras caudales con un centro (*centrum*) anterior biconvexo: ausente (0), presente (1)
84. Fenestra tiroidea dividida por la línea media contactándose pubis e isquiión: presente (0), ausente (1) ^c

Apéndice 2

Matrices de datos de taxones y áreas

Matriz de datos taxonómicos (dimensiones): Número de caracteres = 84;

Símbolos = 0 1 2 3 4; caracter desconocido = ?; doble estado de caracter entre parentesis.

Notoemys

?????????0000?0000??100000???00000000000?00000000??1?1?0?0?
?10?0?11??000000000????0

Chelidae

100100100000000000000000(01)000000111(012)(01)01(01)1(012)0101100
110?(01)01100000?011111100000100100200(01)(01)

Pelomedusidae

01000111?000000010000001000100112(12)001122010111011101001000
00010000010000000010021000

Bothremydidae

010001(01)01001111101100(12)1(01)0011211120001122011111011??1?
?11?0010?0000?(12)?000000(14)00(02)(01234)(1234)(01)(01)

Araripemys

0100010??00000000000000000010011100010210001110111010?100111
0100011201111111131121012

Euraxemydidae

01001110100001000?10010000011111201010201?1?110121?000100001
010000020100000010012101

Tortugas de Tlayúa

01000101??000000010000100000??100100102100001001111100000?01
010000011111111122121012

Podocnemididae

0110112(01)111111100001110110111(01)112(012)1(01)11220111111111
00001000000100000100000000300(012)0100

A.arturi

01????0????????????????????????????11?000???1??0????????????1??11?
??0????2??1????111?????2

Matrices de datos biogeográficos para geo-dispersión y vicarianza. Número de caracteres del analisis total =19;

Símbolos = 0 1 2; caracter desconocido=?

Geo-dispersión

Grupo externo 00000000000000000000
Madagascar ???11111121?????????
India ???11111121?????????
África 1111100100011121111
Sudamérica 1111110122012221110
Laurasia 1201000????12121100
Vicarianza

Gpo externo 00000000000000000000
Madagascar ???111121121?????????
India ???111121121?????????
África 1221121120001122211
Sudamérica 1221112122202222210
Laurasia 12112111????2122200

Matrices de datos biogeográficos para geo-dispersión y vicarianza. Número de caracteres del análisis parcial para las tortugas pelomedusoides = 15; símbolos = 0 1 2; caracter desconocido = ?

GE = grupo externo, NA = Norteamérica, SA = Sudamérica y AF = África.

Vicarianza

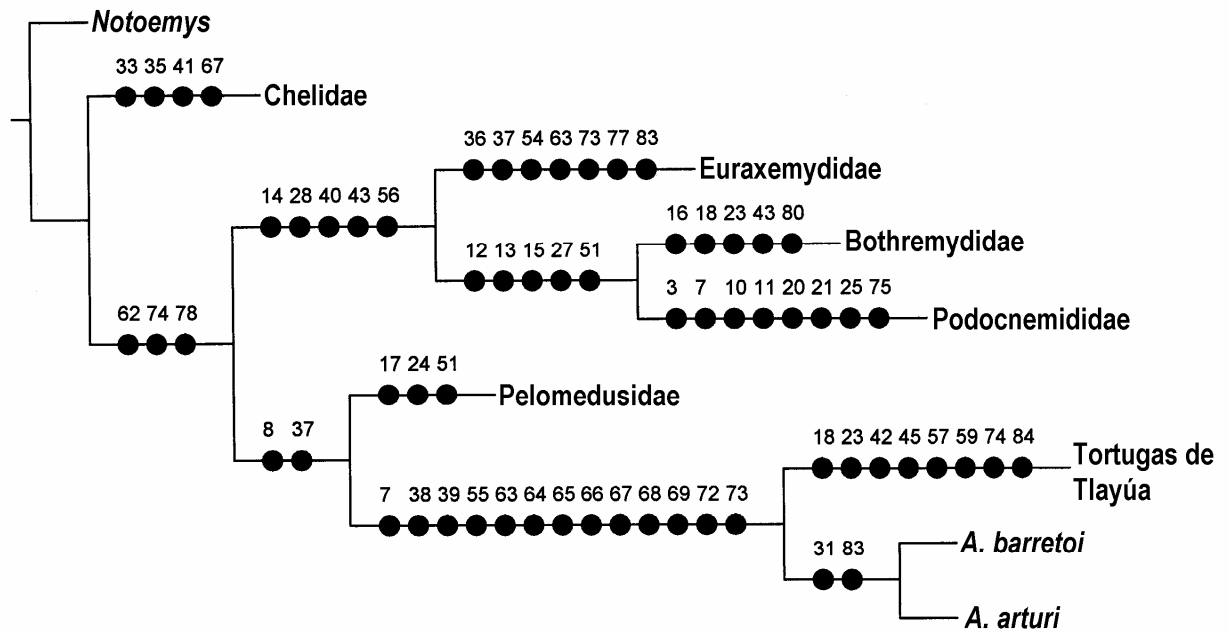
GE 0000000000000000
NA 111111100112100
SA 211212120110211
AF 301112112210110

Geo-dispersión

GE 0000000000000000
NA 11010100012000
SA 11211120010122
AF 02011021120110

Apéndice 3

Caracteres y estados de carácter para cada nodo del análisis, representados en el cladograma resultante utilizando el programa WinClada.



Apéndice 4

Clasificación de las tortugas de Tlayúa

Orden Testudines (Linnaeus, 1758)

La monofilia de las tortugas no es cuestionada, los taxones que se incluyen dentro de este orden poseen las siguientes sinapomorfías:

1. Caparazón compuesto por un carapacho formado por huesos costales fusionados a las costillas, huesos neurales fusionados a la columna vertebral (vértebras torácicas) y huesos marginales y un plastrón formado por interclavícula, clavícula y de tres a cinco pares de huesos saturados: carapacho y plastrón se articulan en un margen lateral.

2. Cuadrado cóncavo.
3. El escamoso limitado en la media dorsal de la mejilla.
4. Cuadratoyugal y cuadrado relativamente largo.
5. Hueso ótico, directamente homólogo con el de antracosaurios.
6. Ausencia de postparietales, así que la fenestra posttemporal esta bordeada únicamente por parietales y supratemporal dorsalmente.
7. Hueso lagrimal pequeño o ausente.
8. Maxilar, premaxilar y dentario con una superficie triturante.
9. Abertura parietal ausente.
10. Columela sólida, como vara, fuera del foramen
11. Postfrontal ausente.

suborden Casichelydia (Gaffney, 1975)

La posesión común de caracteres avanzados en todas las tortugas excepto *Proganochelys* (Gaffney y Meylan 1988).

1. Conducto y hueso lagrimal ausente.
2. Articulación basipterigoidea fusionada.
3. Vómer único.
4. Oído medio con pared ventral y lateral.
5. Proceso paroccipital del opistótico ligeramente suturado al cráneo.

infraorden Pleurodira (Cope, 1864)

1. Tendón aductor principal con nódulo cartilaginoso articulado en una superficie troclear formada por un proceso lateral del pterigoides.
2. Cuadrado con un proceso ventral extendido medialmente al cráneo, bajo el espacio cuadratocraneal.
 3. Rama hiomandibular del nervio facial tendido al exterior del canal cavernoso.
 4. Pelvis suturada al carapacho y plastron.
 5. Foramen palatal posterior detrás del orbital.
 6. Epipterigoideo ausente.

Nanorden Eupleurodira (Gaffney, 1988)

1. Escudo supramarginal ausente.

Hiperfamilia Pelomedusoides Cope, 1868

1. Hueso nasal ausente.
2. Prefontales en la línea media.
3. Escudo cervical (o nuczal) ausente.

4. Segunda vértebra cervical biconvexa, de la tercera a la octava cervicales procelada.
5. Bajo número de cromosomas (analizado en Pelomedusidae y Podocnemidae).

Familia Araripemydidae (Price, 1972)

1. Incisura columelar auris abierta.
2. Emarginación temporal bien desarrollada.
3. Foramen posterior al canal carótido interno formado por el pterigoide, basiesfenoide y proótico.
4. Superficie de trituración moderadamente expandida.
5. Cóndilo occipital formado por el exoccipital y basioccipital

Género *Araripemys* (Leidy, 1865)

1. Hueso extensivo en la pared posterior de la columela, separándolo del tubo de eustaquio.
2. Antropostótico muy pequeño.
3. Vomer reducido.
4. Escudo pectoral en contacto con el entoplastron.

Gen. et sp. nov de Tlayúa

1. Huesos inframarginales.
2. Ornamentación reticulada únicamente en el plastrón.
3. Fenestra tiroidea dividida por la línea media contactándose pubis e isquion.
4. Serie de vertebras caudales con un centro anterior biconvexo

Apéndice 5

Fósiles de tortugas cretácicas colectadas en México (Reynoso, 2006).

Taxón	Localidad	Referencia	Material	Época	Piso	Formación
Ejemplar 1	Puebla	Reynoso <i>et al.</i> , 2000	Completo	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Tortuga sp.indet.	Puebla	Reynoso <i>et al.</i> , 2000	Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Ejemplar 2	Puebla	García y Reynoso, 2006	Completo	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Tortuga sp.indet.	Puebla		Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Tortuga sp.indet.	Puebla		Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Tortuga sp. indet.	Baja California Norte	Lillegraven, 1976		Cretácico Tardío	Campaniano	El Gallo
Tortuga sp. indet.	Coahuila	Hernández <i>et al.</i> 1995	Molde interno de cráneo.	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
Tortuga sp. Indet.	Nuevo León	Blanco-Piñón <i>et al.</i> , 1998		Cretácico Tardío	Tunuciano-Conociano	Agua nueva
Tortuga sp. indet.	Chih.uahua	Montellano Ballesteros <i>et al.</i> 2000		Cretácico Tardío	Campaniano Maestrichtiano posiblemente	Aguja y Javelina
Tortuga sp. Indet.	Coahuila	Montellano Ballesteros <i>et al.</i> 2000		Cretácico Tardío	Campaniano Maestrichtiano	Aguja y Javelina
Chelonia	Coahuila	Westgat <i>et al.</i> 2000		Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Chrysemys Compsemys victa</i>	Coahuila.	Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz, 1998	2 neural, 2 costal, fragmentos hipoplstron	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
cf. <i>Haplochelys</i>	Coahuila	Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz, 1998	8 neural, 2 placas costales, placa periferales, plastron	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
Kinosternoidea	Coahuila	Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz, 1998 Everth <i>et al.</i> , 2003	Placa neural, 4 costales, 9 periferales, 2 pigial 5 fragmento plastron	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Kinosternon</i>	Hidalgo	Battstrom, 1955		Terciario		Tula
<i>Naomichelys</i>	Baja California Norte	Rodríguez de la Rosa <i>et al.</i> , 2000	Fragmento costales, y 4 plastron	Cretácico Tardío	Campaniano	El Gallo
<i>Protochelydra</i>	Coahuila	Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz, 1998.	Placa periferal	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo

Apéndice 5 (continuación)

Taxón	Localidad	Referencia	Material	Época	Piso	Formación
Rastro de chelonio	Coahuila	Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998		Cretácico Tardío	Campaniano	
Trionichydae	Coahuila	Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz, 1998	3 neurales 3 costales, fragmentos de carapacho, plastrón, y fémur derecho	Cretácico Tardío		Cerro del Pueblo
<i>Bothremys sp.</i>	Coahuila	García y-Reynoso, 2002	Caparazón completo	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
Trionichydae	Sonora	Lucas y González-León, 1996		Cretácico Tardío	Campaniano Maestrichtiano	Corral de Enmedio, Gpc Cabollana
Trionichydae	Sonora	Lucas y González-León, 1996		Cretácico Tardío	Campaniano Maestrichtiano,	Corral de Enmedio, Gpc Cabollana
Trionix sp.	Coahuila	Aguilera, 1896 Aguilera, 1907		Cretácico Tardío	Turoniano Temprano	
Tortuga sp indet.	Chihuahua	Westgat et al. 2000.		Cretácico Tardío	Campaniano	Aguja y Javelina
<i>Gopherus</i>	Guanajuato	Mooser, 1972		Paleo- geno	Eoceno	
<i>Gopherus donlaloii</i>	Tamaulipas	Reynoso et al., 2004	Caparazón, apéndices	Neogeno	Pleistoceno	Villagrán
<i>Gopherus sp.</i>	Chihuahua	Battstrom, 1955 Castillo et al., 1996; Millar et al., 2002		Terciario		Rincón de la concha

Apéndice 6

Cronoestratigrafía del registro fósil mundial del suborden pleurodira por región geográfica.

	Norteamérica	Sudamérica	Europa	África	Asia	Oceanía
Reciente/ Pleistoceno		<i>Podocnemis</i> <i>Pelthocephalus</i> <i>Hydromedusa</i>		<i>Pelusios</i> <i>Pelomedusa</i> <i>Chelus</i> <i>Chelodina</i> <i>Platemys</i>		<i>Chelodina</i> <i>Pseudoemydura</i> <i>Emydura</i>
Plioceno		<i>Stupendemys</i>			<i>Sternothaorus</i>	
Mioceno	<i>Bothremys?</i>			<i>Stereogenys</i> <i>Sternothaorus</i> <i>Podocnemis</i>	<i>Carteremys</i> <i>Stereogenys</i> <i>Rhinemys</i>	
Oligoceno			<i>Paralichelys</i>			
Eoceno			<i>Taphrosphys</i> <i>Bantochelys</i> <i>Eusarkia</i> <i>Neochelys</i> <i>Polystendes</i>	<i>Pelomedusa</i> <i>Sternothaorus</i> <i>Taphrosphys</i> <i>Podocnemis</i>		
Paleoceno		<i>Taphrosphys</i> <i>Dacquemys</i> <i>Naiadochelys</i> <i>Yaminuachelys</i> <i>cf. Araripemys</i>	<i>Taphrosphys</i> <i>Podocnemis</i> <i>Elochelys</i>	<i>Phosphatochelys</i>		<i>Chelus</i>
Cretácico Tardío	<i>Naiadochelys</i> <i>Bothremys</i> <i>Taphrosphys</i> <i>Amblypeza</i> <i>Chedighaii</i>	<i>Apodichelys</i> <i>Roxochelys</i> <i>Prochelidella</i> <i>Portezueloemys</i>	<i>Rosasia</i> <i>Pygmacochelys</i> <i>Sankuchemys</i> <i>Polysternon</i> <i>Foxemys</i> <i>Taphrosphys</i> <i>Elochelys</i>	<i>Apertotemporalis</i> <i>Nigeremys</i> <i>Sokotochelys</i> <i>Zolhafa</i> <i>Arenila</i> <i>Dirqadim</i> <i>Azzabaremys</i> <i>Taphrosphys</i>	<i>Bothremys</i> <i>Kumardemys</i>	
Cretácico Temprano	Araripemydidae gen. nov.	<i>Araripemys</i> <i>Cearachelys</i> <i>Brasilemys</i> <i>Euraxemys</i> <i>Protochelidella</i>		<i>Tenemys</i> <i>Araripemys</i> <i>Taquetochelys</i> <i>Galianemys</i>		<i>Chelycarapookus</i>
Jurásico Tardío	<i>Notoemys</i>	<i>Notoemys</i>	<i>Platichelys</i>			
Triásico Tardío			<i>Proterochersis</i>			