



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

TAXONOMÍA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL MESOZOICO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA.
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA.
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ.
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. MAYO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 GEOLOGÍA

TAXONOMÍA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL MESOZOICO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA.
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA.
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ.
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. MAYO, 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/379/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que, en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **14 de marzo de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL** con número de cuenta **89192207** con la tesis titulada **"TAXONOMÍA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL MESOZOICO DE MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. FRANK RAÚL GÍO ARGÁEZ
Vocal: DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA
Vocal: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Vocal: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
Secretario: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 22 de abril de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM., por el apoyo brindado durante el tiempo requerido en mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico recibido como becario durante el periodo 2017-1 2020-2. Número de CVU/Becario 545282.

Al Programa de Apoyo a la Investigación Innovación Tecnológica Dirección General de Asuntos del Personal Académico (UNAM), proyectos:

- DGAPA-PAPIIT IN 111209 “Microvertebrados cretácicos del Rosario, Baja California, México (2009-2010).
- DGAPA-PAPIIT IN 104506 “Paleontología y estratigrafía del Cretácico Tardío del área de El Rosario, Baja California, México (2006-2007).
- DGAPA-PAPIIT IN 100913 “Microvertebrados de la formación El Gallo (Cretácico tardío, Campaniano) Baja California, México (2013-2015).
- DGAPA-PAPIIT IN 103616 “Microvertebrados de la formación El Gallo y algunos aspectos paleoambientales con base en isótopos estables de C y O (2016-2018).
- DGAPA-PAPIIT IN 202802 “Cretácico Tardío continental del Norte de los Estados de Coahuila and Chihuahua”.
- DGAPA-PAPIIT IN 110920

Además del soporte financiero proporcionado por National Geographic Society nombrado: “Exploring for the Late Cretaceous vertebrate in the Northern Coahuila and Chihuahua”, otorgado a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros (2000-2005).

A los miembros del comité tutor:

- Dr. Jesús Alvarado Ortega.
- Dr. Oscar Alberto Flores Villela.
- Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer a cada uno de los coautores de los artículos que forman esta tesis de doctorado:

Dra. Juliana Sterli; Dr. Donald B. Brinkman; Dr. Adán Pérez García; Dra. Marisol Montellano Ballesteros y Dr. Jesús Alvarado Ortega.

También quiero dar las gracias a la M. en C. María Luisa Chavarría Arellano por ser parte importante de cada uno de los artículos publicados, mediante sus aportaciones y consejos durante el trabajo descriptivo, además se su aportación durante la toma de fotografías de cada uno de los ejemplares fósiles publicados y la edición que realizó de las mismas fotografías.

Por otra parte, también quiero agradecer a Héctor Porras Múzquiz por ser parte del equipo de coautores de la mayoría de los artículos publicados, pero sobre todo por su confianza y apoyo durante las distintas visitas realizadas a la colección del Museo Paleontológico de Múzquiz, en el estado de Coahuila, México.

Por último, deseo darle las gracias a cada una de las personas con las cuáles tuve la fortuna de coincidir en el Instituto de Geología.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
ANTECEDENTES.....	3
Literatura citada.....	7
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	10
Literatura citada.....	15
OBJETIVOS.....	18
MARCO GEOLÓGICO.....	19
Literatura citada.....	30
MATERIAL Y MÉTODO.....	32
Prospección y colecta.....	33
Preparación.....	34
El caparazón de las tortugas como objeto de estudio.....	34
Literatura citada.....	37
CAPÍTULO I (ARTÍCULO DE REQUISITO)	
The first record of <i>Desmatochelys</i> cf. <i>D. lowii</i> from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila, Mexico.....	38

CAPÍTULO II

Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*.....47

CAPÍTULO III

Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation,
Baja California, Mexico.....58

CAPÍTULO IV

Nonmarine turtles from the Aguja Formation Late-Cretaceous (Campanian) of
Chihuahua Mexico.....65

CAPÍTULO V

A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian)
of Coahuila, Mexico.....75

DISCUSIÓN.....83

Literatura citada.....91

CONCLUSIONES.....94

Literatura citada.....100

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Mapa de México donde se presentan los estados donde se ha colectado material de tortugas mesozoicas.....12
- Figura 2:** Mapa de México donde se presentan las formaciones donde se realizaron los trabajos de prospección, colecta y estudio de los fósiles objeto de esta tesis doctoral.....19
- Figura 3:** Ubicación de la localidad Llano Yosobé, en el estado de Oaxaca, donde se recolecto el material de *Notoemys tlaxiacoensis*.....21
- Figura 4:** Fotografía de la localidad llano Yosobé, en el estado de Oaxaca.....21
- Figura 5:** A: Ubicación de El Rosario (Baja California). B: Localidades de la Formación El Gallo donde se recolectaron los fragmentos de caparazón de tortuga.....22
- Figura 6:** Fotografías de la Formación el Gallo (Cretácico Superior, Campaniano), en donde se observan los sedimentos que contienen los micro y macro vertebrados.....23
- Figura 7:** A: Ubicación del estado de Coahuila. B: Mapa de Coahuila donde se muestra la Cantera de San Carlos donde el ejemplar de cf. *Desmatochelys lowii* fue recolectada.....24
- Figura 8:** Cantera San Carlos, perteneciente a la Formación Austin (Cretácico Superior, Campaniano).....25
- Figura 9:** Cantera San Carlos, perteneciente a la Formación Austin (Cretácico Superior, Campaniano).....26

Figura 10: A: Ubicación del estado de Chihuahua. B: Localidades donde se recolectaron los fragmentos de caparazón de tortuga.....27

Figura 11: Formación Aguja (Cretácico Superior, Campaniano).....27

Figura 12: A: Ubicación del estado de Coahuila. B: Localidad Don Evaristo donde fue recolectada *Palauchelys montellanoi*.....28

Figura 13: Tajo a cielo abierto, que corresponde a la mina de carbón Don Evaristo, donde fue recolectada *Palauchelys montellanoi*.....29

Figura 14: A: Placas óseas y escudos córneos del carapacho.....35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Registro de tortugas mesozoicas publicadas formalmente en México hasta el año 2016.....6

Tabla 2: Registro de tortugas mesozoicas publicadas formalmente en México hasta el año 2021.....99

RESUMEN

Los estudios morfológicos y moleculares muestran que las tortugas son diápsidos estrechamente relacionados con los Archosauromorpha. Las formas basales (Testudinata) se conocen principalmente para el Triásico Superior y el Jurásico Inferior. Las verdaderas tortugas (Testudines) aparecieron por el Jurásico Medio, y desde entonces el linaje ha sobrevivido y evolucionado mundialmente, experimentado una elevada diversidad, lo que les ha permitido adaptarse a ambientes diversos. Las tortugas son un clado de reptiles con un plan corporal característico, el cual de manera común conocemos como caparazón, el cual está compuesto por el carapacho (área dorsal) y plastrón (área ventral). Antes de este estudio, el registro de Testudines durante el Mesozoico en México estaba restringido al Cretácico; pero con los recientes descubrimientos su registro se ha extendido desde el Jurásico Superior (Kimmeridgiano). A pesar de ser escasos los fósiles de Testudines éstos son representativos de la diversidad marina y terrestre durante el Mesozoico, además de que las localidades de México resultan un punto importante en los patrones biogeográficos de estos organismos. El registro fósil de tortugas mesozoicas en México es importante por sus implicaciones taxonómicas y biogeográficas. Las localidades paleontológicas más sureñas de América del Norte se ubican en México, por lo que el contenido fósil es importante para establecer patrones latitudinales de distribución. En México, el registro fósil de tortugas es conocido en varias formaciones del Mesozoico, incluidas Sabinal, Oaxaca; Tlayúa, Puebla; Agua Nueva, Nuevo León; Corral de Enmedio y Packard Shale, Sonora; Aguja, Austin, Cañón del Tule, Cerro del Pueblo, Eagle Ford, Indidura y Olmos, Coahuila; Aguja, Javelina, y San Carlos, Chihuahua; El Gallo, Baja California; y Ocozocoautla, Chiapas. Hasta la fecha sólo se han descrito cuatro nuevas especies de tortugas mesozoicas para México: *Notoemys tlaxiacoensis* de la Formación Sabinal (Jurásico Superior) Oaxaca; *Yelmochelys rosarioae* de la Formación Cerro del Pueblo (Cretácico Superior) Coahuila; *Mexichelys coahuilaensis* de la Formación Cerro del Pueblo (Cretácico Superior) Coahuila y *Palauchelys montellanoi* de la Formación Olmos (Cretácico Superior) Coahuila. El objetivo de esta tesis es analizar la riqueza de las tortugas mesozoicas de México. Para ello, se analizaron todos los materiales disponibles provenientes de diferentes formaciones mesozoicas. El registro mexicano está compuesto por abundante material, el cual en su mayoría es inédito.

ABSTRACT

Morphological and molecular studies show that turtles are diapsids closely related to Archosauromorpha. Basal forms (Testudinata) are mainly known for the Late Triassic and Early Jurassic. The true turtles (Testudines) appeared by the Middle Jurassic, and since then the lineage has survive and evolved worldwide, experienced a high diversity, which has allowed them to adapt to diverse environments. Turtles are a clade of reptiles with a characteristic bauplan, which we commonly known as carapace, which is composed of the carapace (dorsal area) and plastron (ventral area). Before this study, the record of Testudines during the Mesozoic in Mexico was restricted to the Cretaceous, recent discoveries pulled de Mesozoic record to the Upper Jurassic (Kimmeridgian). Although scarce these fossils of Testudines are representative of the marine and terrestrial diversity during Mesozoic and the Mexican localities represent important spots in the biogeographic pattern of these organisms. The Mesozoic fossil record of turtles from Mexico is important regarding their taxonomical and biogeographical implications. The paleontological localities more southern in North America are located in Mexico, so fossil content is a milestone for establishing latitudinal patterns of distribution. In Mexico, turtles are known from several Mesozoic formations, including Sabinal, Oaxaca; Tlayúa, Puebla; Agua Nueva, Nuevo León; Corral de Enmedio and Packard Shale, Sonora; Aguja, Austin, Cañón del Tule, Cerro del Pueblo, Eagle Ford, Indidura and Olmos, Coahuila; Aguja, Javelina, and San Carlos, Chihuahua; El Gallo, Baja California; and Ocozocoautla, Chiapas. Until now, only four new species of Mesozoic turtles have been described for Mexico: *Notoemys tlaxiacoensis*, from the Sabinal Formation (Upper Jurassic) Oaxaca; *Yelmochelys rosarioae*, from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous) Coahuila; *Mexichelys coahuilaensis*, from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous) Coahuila and *Palauchelys montellanoi*, from the Olmos Formation (Upper Cretaceous) Coahuila. The aim of this thesis is to analyze the richness record of Mesozoic turtles from Mexico. For this purpose, all available materials from different Mesozoic formations were analyzed. The Mexican record is made up of abundant material, mostly unpublished.

ANTECEDENTES

Los reportes formales de tortugas mesozoicas para México históricamente han sido poco relevantes, esto se debe en muchas ocasiones a lo escaso y fragmentado del material, además de ser un grupo de poco interés en los estudios paleontológicos, de ahí que usualmente los materiales que se colectaban recibían poca atención, como consecuencia su riqueza era poco conocida (López-Conde, 2016).

Aguilera (1896) realizó el primer reporte de una tortuga fósil en el estado de Coahuila, del Cretácico Superior (Turoniano) la cuál fue asignada a una tortuga *Trionyx* indeterminada. A partir de ese momento los trabajos elaborados que hicieron uso de fósiles de tortugas fueron esporádicos, existiendo un vacío por décadas donde no se dieron a conocer reportes formales de tortugas fósiles.

La mayoría de las alusiones al registro fósil de tortugas corresponden a reportes aislados que incluyen resúmenes de congresos (Eberth et al., 2003); artículos donde no son el grupo principal de estudio y usualmente son mencionadas en listados y tesis de licenciatura y maestría (García, 2003, 2008, Herrera-Flores, 2007). A pesar de que estos reportes son escasos y no formales, han sido de suma importancia ya que se fortaleció el conocimiento de este grupo y de su diversidad tanto terrestre como marina.

En 1998, Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz realizaron un estudio taxonómico de distintos elementos óseos de vertebrados donde se dio a conocer la riqueza en la localidad El Pelillal ubicada en la Formación Cerro del Pueblo en Coahuila, donde se describe la riqueza de organismos recolectados en esta localidad, donde se incluyeron por primera vez el reporte de varios grupos de tortugas fósiles del Cretácico Superior de México.

Entre los años 2005-2016, el principal investigador en dar a conocer diferentes registros de tortugas fósiles mexicanas fue el Dr. Brinkman, quien dio a conocer la riqueza de tortugas provenientes de distintas localidades dentro de la Formación Cerro del Pueblo en Coahuila, con estos materiales colectados dio a conocer nuevas especies, ampliando de esta manera el conocimiento de tortugas fósiles del mesozoico de México (p.e. Brinkman and Rodríguez de la Rosa, 2006; Brinkman et al., 2009; 2016);

en un capítulo de libro Brinkman (2014), dio a conocer a la comunidad científica sus estudios realizados durante el periodo de tiempo que trabajo en México, de ahí que las aportaciones realizadas por el Dr. Brinkman son de suma importancia para el conocimiento paleontológico de este grupo el cuál era prácticamente desconocido en México.

Recientemente, se han incrementado las publicaciones donde este grupo de vertebrados mesozoicos son el principal objeto de estudio y debido a estos nuevos esfuerzos se ha podido dar a conocer una riqueza mayor de la antes conocida tanto de tortugas terrestres como marinas (López-Conde et al., 2017a; 2017b; 2018a; 2019; 2020; 2021).

Con el estudio de los materiales fósiles de tortugas colectados en las formaciones Aguja, Austin, El Gallo, Olmos y Sabinal se ha incrementado de manera importante el conocimiento de las tortugas del Cretácico Superior y se ha ampliado el conocimiento del grupo y de sus relaciones biogeográficas. En otras formaciones únicamente existen menciones de materiales colectados y asignados a tortugas, sin que hayan sido descritos formalmente, por lo que esta información no es accesible para la comunidad científica. Por lo que resulta importante el estudio adecuado de los nuevos ejemplares fósiles y las conclusiones tanto morfológicas, biogeográficas y de relaciones filogenéticas que se obtengan posterior a su estudio.

De las formaciones donde existe el reporte no formal de materiales fósiles asignados a tortugas, es el caso de la Formación Eagle Ford (Cretácico Superior, Turoniano), donde existe el reporte de dos tortugas marinas colectadas que se encuentran resguardadas en el Museo Paleontológico de Múzquiz, en Coahuila, estos ejemplares actualmente están siendo estudiados. Con estos nuevos ejemplares se ampliaría el registro de tortugas marinas en México, un grupo que hasta la fecha era poco conocido (López-Conde et al., 2018b). También está el caso de las formaciones Corral de Enmedio y Lutita Packard (Cretácico Superior, Campaniano), ambas formaciones ubicadas en el estado de Sonora, donde también se conoce el reporte de una importante asociación de fragmentos de caparazón de tortugas de distintos taxones los cuáles hasta la fecha no han sido estudiados a detalle.

Hasta antes de este proyecto de doctorado los únicos reportes formales de tortugas mesozoicas de México se habían realizado con materiales colectados en las formaciones Cerro del Pueblo (Rodríguez-

de la Rosa y Cevallos-Ferriz., 1998), El Gallo (Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca., 2000) y Sabinal (López-Conde et al., 2017a; 2017b). Estos trabajos dieron a conocer información importante de un grupo de vertebrados que hasta antes de estas publicaciones no eran el centro de atención de los investigadores nacionales.

En el caso de la Formación El Gallo (Cretácico, Superior, Campaniano), que históricamente sólo se tenía el reporte *Naomichelys speciosa* (Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca, 2000). Pero en estudios recientes, se ha logrado reconocer la existencia de otros taxones de tortugas que ayudaron a ampliar el conocimiento de vertebrados de esta formación (López-Conde et al., 2018a).

Para la Formación Sabinal (Jurásico Superior, Kimmerigdiano), se tiene la reciente descripción de *Notoemys tlaxiacoensis* (López-Conde et al., 2017a), que hasta la fecha es la tortuga más antigua de México. Además, se han logrado ubicar otros materiales que de forma tentativa se han asignado a la misma especie, pero también se cuenta con otros elementos óseos que podrían pertenecer a otra tortuga del Jurásico Superior de México (López-Conde y Alvarado-Ortega, 2017b).

Para la Formación Cerro del Pueblo, se tienen los estudios más amplios de testudines mexicanos, contando con los estudios realizados por Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998); Brinkman y Rodríguez de la Rosa (2006) y Brinkman et al. (2009; 2016) donde se describieron nuevas especies, además de dar a conocer la riqueza de tortugas en distintas localidades de la Formación Cerro del Pueblo.

El resultado de los distintos reportes realizados para tortugas del Mesozoico de México se resume en la tabla 1, dichos reportes abarcan hasta el año 2016, son veintiséis registros que hasta esa fecha se habían realizado, incluyendo el registro de sólo dos especies nuevas para México hasta ese momento: *Mexichelys coahuilensis* (Brinkman et al., 2009 y Parham y Pyenson, 2010) y *Yelmochelys rosarioae* (Brinkman et al., 2016).

Tabla 1: Registro de tortugas mesozoicas publicadas formalmente en México hasta el año 2016. (Modificado de López-Conde et al., 2020).

Taxón	Estado	Edad	Formación	Referencia
cf. Araripemydidae	Puebla	Albian	Tlayúa	Reynoso et al. (2000)
Tortuga indeterminada	Nuevo León	Turonian	Agua Nueva	Ifrim (2006)
Trionychidae indet.	Coahuila	Turonian	Indidura	Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Coahuila	Turonian	Cerro del Pueblo	Aguilera (1896)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campanian	San Carlos	Brinkman (2014)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campanian	Javelina	Brinkman (2014)
<i>Naomichelys speciosa</i>	Baja California	Campanian	El Gallo	Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca (2000)
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Corral de Enmedio	Lucas et al. (1995)
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Packard	Lucas et al. (1995)
<i>Mexichelys coahuilensis</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2009), Parham y Pyenson (2010)
cf. <i>Bothremys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. <i>Chedighaii</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
<i>Compsemys victa</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Neurankylus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Chelydridae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Adocus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2016)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman et al. (2016)
cf. Trionychidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998)
cf. Chelydridae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman (2014)
Tortuga indeterminada.	Chiapas	Maastrichtian	Ocozocoautla	Carbot-Chanonaet al. (2013)

Literatura citada

- Aguilera, J. 1896. Bosquejo Geológico de México. Instituto Geológico de México, Boletín 4-6: 1-270.
- Brinkman, D.B., Rodríguez de la Rosa, R.A., 2006. Nonmarine turtles from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 35, 229–233.
- Brinkman, D., Aquillón-Martínez, M.C., De León-Dávila, C.A., Jamniczky, H., Eberth, D.A., Colbert, M., 2009. *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal cheloniid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. *PaleoBios* 28, 76–88.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the Mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Brinkman, D.B., Aguillon-Martinez, M.C., Hutchison, J.H., Brown, C.M., 2016. *Yelmochelys rosarioae* gen. et sp. nov., a stem kinosternid (Testudines; Kinosternidae) from the Late Cretaceous of Coahuila. 33. *ucmp_paleobios_30601* *PaleoBios*, Mexico.
- Carbot-Chanona, G., Than-Marchese, B., 2013. Presencia de *Enchodus* (Osteichthyes: aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (CretácicoTardío) de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*. 63, 8–16.
- Eberth, D., Sampson, S., Rodríguez-De la Rosa, R.A., Aguillón-Martínez, M.C., Brinkman, D.B., López-Espinoza, J. 2003. Las Aguilas: An unusually rich Campanian-age vertebrate locality in Southern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 23, No. 3, Supplement. Abstracts of Papers. pp. 47.
- García, R., 2003. Descripción de dos caparazones de tortugas fósiles del Cretácico Superior de Coahuila, Formación Cerro del Pueblo. Facultad de Ciencias UNAM: Tesis Licenciatura, 106p.
- García, R., 2008. Descripción, filogenia y biogeografía de un taxón nuevo de tortuga Pleurodiras de la Formación Tlayúa, Puebla, México (Cretácico Temprano). Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 105p.

- Herrera-Flores, J.A. 2007. Descripción de dos especímenes de *Toxochelys* sp. (Chelonioida, Chaloniidae), del Cretácico Tardío de Coahuila México. Benemérita Universidad de Puebla. Escuela de Biología, 85p.
- Ifrim, C., 2006. The Fossil Lagerstätte at Vallecillo. In: North-eastern Mexico: Pelagic Plattenkalks Related to Cenomanian-Turonian Boundary Anoxia. University of Karlsruhe. Ph.D, dissertation. University of Karlsruhe, Germany, pp. 151.
- López-Conde, O.A. 2016. Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 81 p.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017a. A new platychelyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca. Mexico: Papers in Palaeontology 3 (2), 161–174.
- López-Conde, O.A. y Alvarado-Ortega, J. 2017b. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México, pag 80 en Paleontología Mexicana, número especial 2. Universidad Nacional Autónoma de México. XV Congreso Nacional de Paleontología.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018a. Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. Journal of South American Earth Sciences 88, 693–699.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., Porras- Múzquiz, H., 2018b. The first records of Protostegidae in Mexico (late Cretaceous). In: 78th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, pp. 170 Albuquerque, New Mexico, USA.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., Porras- Múzquiz, H., 2019. The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila. J. S. Am. Earth Sci. 94. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>
- López-Conde, O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., 2020. Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico. Journal of South American Earth Sciences, 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>

- López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2021. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. *Cretaceous Research*. Volume 119. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>
- Lucas, S.G., Kues, B.S., Gonzalez-Leon, C.M., 1995. Paleontology of the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora. In: Jacques-Ayala, C., Gonzalez-Leon, C.M., Roldan-Quintana, J. (Eds.), *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas*. Geological Society of America Special paper 301, Boulder, Colorado, pp. 143–215.
- Parham, J., Pyenson, N., 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *J. Paleontol.* 84 (2), 231–247.
- Reynoso, V., Cabral-Perdomo, M., Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayua Formation. In: Espinosa-Arrubarrena, J., Montellano-Ballesteros, M., Applegate, S. (Eds.), *Guide Book of the Field Trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*. *Avances en Investigación*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106–110.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Cevallos-Ferriz, S., 1998. Vertebrates of the El Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 18 (4), 751–764.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Aranda-Manteca, F., 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados en la Formación El Gallo, (Campaniano Tardío) del estado de Baja California. In: VII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 65.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las tortugas son un grupo de reptiles altamente especializados y diversificado que se originó en el Triásico Superior hace 220 millones de años, y que a partir de ese momento han pasado por un importante proceso de radiación y han ocupado tanto los ambientes terrestres, dulceacuícola, costeros y marinos. Las tortugas con relación a otros reptiles son inconfundibles, debido a que tienen muchas novedades evolutivas que caracterizan al grupo, la más evidente es la presencia de un caparazón que protege gran parte o la totalidad del cuerpo, dicho caparazón está formado por placas óseas y escudos córneos (Pérez-García, 2012). La naturaleza de este grupo de organismos nunca se ha puesto en duda; sin embargo, ha sido identificado bajo diferentes nombres científicos. Esta situación confusa en la taxonomía de las tortugas se debe, por un lado, al incremento de los datos sobre la diversidad específica, morfológica y funcional de las tortugas recientes y al inevitable incremento en el número de fósiles recuperados (López-Conde, 2016). Se han planteado numerosas hipótesis sobre su origen; algunos autores basándose en datos moleculares y en estudios morfológicos mencionan que las tortugas son reptiles diápsidos, y proponiendo su posición como grupo hermano de los Lepidosauria (Li et al., 2009) o Archosauria (Hugall et al., 2007). Laurin y Reisz, 1995) (Lee, 1997) (Gauthier et al., 1988).

Se han realizado numerosos trabajos que analizan mediante estudios filogenéticos, la evolución de este grupo y las relaciones de parentesco entre linajes con representantes actuales y extintos. Gaffney (1975), realizó un trabajo de sistemática filogenética, basándose en datos morfológicos. Joyce (2007), propone un nuevo análisis filogenético donde se emplean especies como taxones terminales y tanto el número de caracteres como de taxones considerados es mayor que el incluido en los análisis realizados por Gaffney (Pérez-García, 2012).

El conocimiento sobre la diversidad de tortugas que se presenta en el registro mesozoico en México históricamente ha sido limitado por lo que no existe comparación con los estudios realizados previamente en América del Norte, América del Sur y Europa, esto debido a que son pocos y recientes los estudios realizados haciendo uso el registro fósil de tortugas mesozoicas, por lo que resultan importantes los nuevos descubrimientos y descripciones que se están realizando en donde se ha dado a conocer la

riqueza de tortugas y la asignación de nuevas especies, con lo que se ha incrementado el conocimiento de este grupo.

En la mayoría de las localidades cretácicas de México, se ha registrado una importante cantidad de elementos que han sido asignados a tortugas. Estos hallazgos son relevantes debido a que aportan información biogeográfica, debido a que México cuenta con las localidades más sureñas de América del Norte durante el Mesozoico, por lo que dichas localidades resultan importantes para el establecimiento de patrones latitudinales de distribución (Brinkman, 2014).

Hasta hace unos años, el registro más antiguo del mesozoico de tortugas fósiles de México estaba restringido únicamente para el Cretácico Inferior (Albiano) (Reynoso, 2006 y Brinkman, 2014). Recientemente, el registro mesozoico se ha ampliado al Jurásico Superior, en la Formación Sabinal en Oaxaca. (López-Conde et al., 2015a; 2016). *Notoemys tlaxiacoensis* (López-Conde et al., 2017a) además de ampliar el alcance estratigráfico de este grupo taxonómico para México, se incrementó la diversidad y la distribución biogeográfica de la Familia Platycheilyidae a lo largo del corredor hispánico y de acuerdo con el registro fósil este grupo de tortugas tuvo su origen en América. Para el Cretácico Inferior (Albiano) el registro mexicano de tortugas proviene de una sola localidad, conocida como La cantera Tlayúa, ubicada en el estado de Puebla, México, estas tortugas están representadas por esqueletos articulados de al menos dos taxones, a pesar de la presencia de estos especímenes articulados, sus relaciones taxonómicas y filogenéticas siguen siendo hasta la fecha desconocidas (Reynoso et al., 2000).

Para el Cretácico Superior, las tortugas fósiles se han recolectado ampliamente en localidades del Norte de México, encontrándose presentes en las formaciones Corral de Enmedio y Lutita Packard del Grupo Cabullona, en Sonora (Lucas et al., 1995). La Formación Agua Nueva es conocida por las descripciones recientes de una gran diversidad de organismos marinos, desafortunadamente existen los reportes de tortugas colectadas que hasta la fecha se mantienen como ejemplares indeterminados. En el estado de Coahuila las formaciones Aguja, Austin, Cerro del pueblo, Cañón del Tule, Olmos y Javelina son importantes debido a los estudios que se han realizado con el material de tortugas cretácicas. Para el estado de Chihuahua se ha reportado restos de tortugas de las formaciones Aguja y San Carlos (Brinkman, 2014). Además, en Baja California en la Formación El Gallo se han colectado fragmentos de tortugas (Romo de Vivar, 2011 y Alcántara-García, 2016). Hasta la fecha sólo se conoce restos de tortugas

maastrichtianas de la Formación Ocozocoautla, la cual representa ser la formación más sureña de México (Brinkman, 2014).

Resumiendo, los estados de donde se ha colectado material fósil de tortugas del Mesozoico de México son, Oaxaca (Formación Sabinal, Jurásico Superior, Kimmeridgiano); Puebla (Formación Tlayua, Cretácico Inferior, Albiano); Nuevo León (Formación Agua Nueva, Cretácico Superior, Turoniano); Coahuila (formaciones Aguja, Austin, Cerro del Pueblo, Eagle Ford, y Olmos, Cretácico Superior, Turoniano-Campaniano); Sonora (formaciones Corral de Enmedio y Lutita Packard, Cretácico Superior, Campaniano); Chihuahua (formaciones Aguja y San Carlos, Cretácico Superior, Conaciano-Maastrichtiano); Baja California (Campaniano) y Chiapas (Maastrichtiano) (Fig. 1) (López-Conde, 2016).

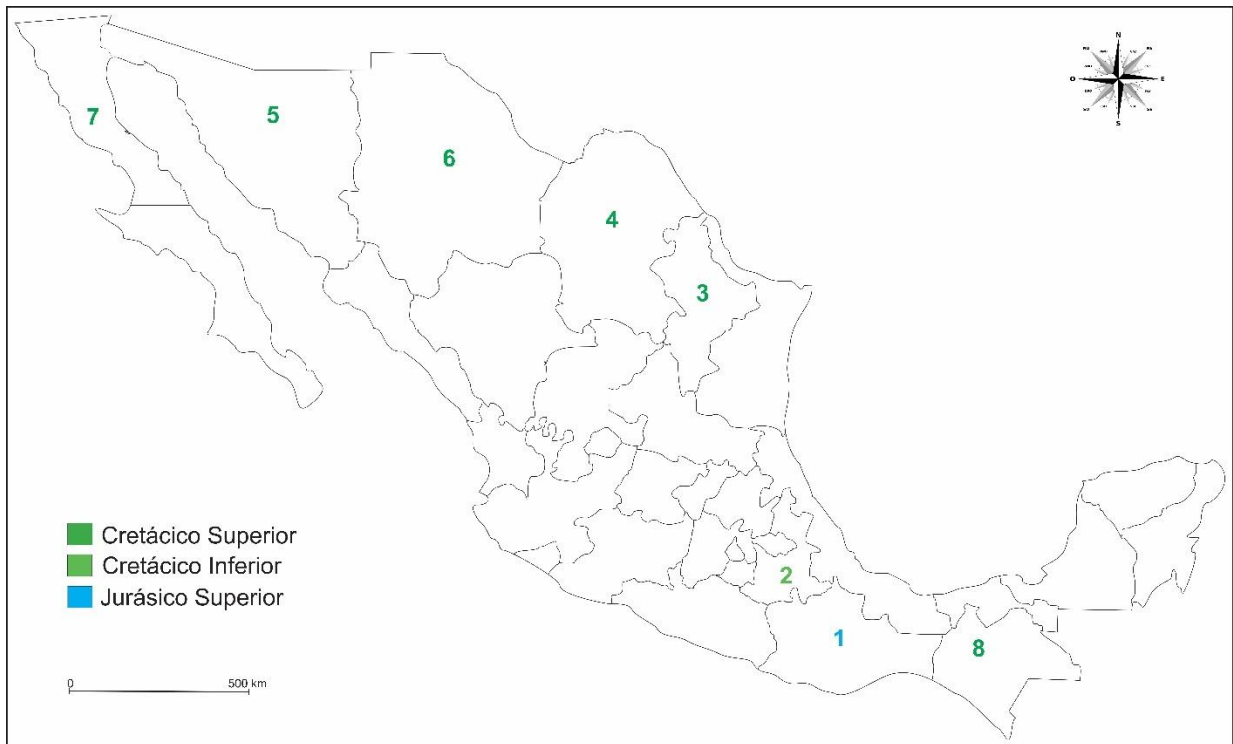


Figura 1: Mapa de México donde se presentan los estados donde se ha colectado material de tortugas mesozoicas. 1. Estado de Oaxaca; 2. Estado de Puebla; 3. Estado de Nuevo León; 4. Estado de Coahuila; 5. Estado de Sonora; 6. Estado de Chihuahua; 7. Estado de Baja California y 8. Estado de Chiapas.

Generalmente, gran parte del material recolectado está constituido por fragmentos aislados del caparazón, este material aporta poca información útil para estudios filogenéticos, pero es de importancia para los estudios taxonómicos, debido a que incluso con fragmentos del caparazón se puede identificar generalmente hasta nivel de familia y en algunas ocasiones hasta especie, esto debido a la ornamentación observada en la superficie del caparazón, que resulta característica en muchos grupos de tortugas. En otros casos es posible trabajar con ejemplares mejor conservados con lo cual se pueden establecer relaciones filogenéticas y con base a ello nombrar nuevas especies.

A pesar de ser pocos los informes formales de tortugas mesozoicas, éstos han sido representativos de la diversidad marina y terrestre existente durante el Mesozoico en México. Además de documentar los patrones de diversidad, distribución y sus relaciones con las faunas de América del Norte, América del Sur y Europa (López-Conde y Alvarado-Ortega, 2017).

A lo largo del estudio histórico del registro fósil de tortugas, sólo cuatro han sido descritas como nuevas especies para el Mesozoico de México: *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman et al., 2009; Parham y Pyenson, 2010); *Yelmochelys rosarioae* (Brinkman et al., 2016); *Notoemys tlaxiacoensis* (López-Conde et al., 2017a) y *Palauchelys montellanoi* (López-Conde et al., 2021). Por lo que el nivel de conocimiento, diversidad, paleobiología, paleobiogeografía y relaciones filogenéticas aún se encuentran en una fase inicial.

La mayoría de los estudios donde se han mencionado la presencia de tortugas fósiles, estas no constituían el objetivo principal del trabajo. De hecho, actualmente gran parte del registro permanece inédito, a pesar de ser uno de los grupos de vertebrados mejor representado en los yacimientos mesozoicos. A pesar de no ser frecuentes el recolectar ejemplares completos, es común encontrar fragmentos aislados de las placas óseas del caparazón, las cuáles aportan información relevante.

Debido a la disposición geográfica de México a lo largo del Mesozoico, es importante destacar la presencia de grupos taxonómicos de tuvieron como origen Laurasia o Gondwana, estos taxones representados en el registro fósil corresponderían a tortugas de ambientes continentales, ambientes transicionales y ambientes marinos.

La importancia de esta tesis doctoral consiste en realizar un detallado estudio morfológico de cada uno de los ejemplares colectados en distintas localidades mesozoicas, y con la información obtenida ampliar su conocimiento taxonómico, ecológico, biogeográfico y sistemático de las tortugas que habitaron México durante el Mesozoico. Con el conocimiento de los nuevos ejemplares se ha ampliado el alcance estratigráfico, se han llenado espacios vacíos en el registro y renovando el conocimiento de la riqueza todo esto debido a las nuevas descripciones formales que se han estado realizando con estos nuevos materiales fósiles.

Literatura citada

- Alcántara-García, D., 2016. Microvertebrados cretácicos de la localidad Fiesta de Huesos, El Rosario, Baja California, México. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 86 pp.
- Brinkman, D., Aquillón-Martínez, M.C., De León-Dávila, C.A., Jamniczky, H., Eberth, D.A., Colbert, M., 2009. *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal cheloniid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. *PaleoBios* 28, 76–88.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the Mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Brinkman, D.B., Aguillón-Martínez, M.C., Hutchison, J.H., Brown, C.M., 2016. *Yelmochelys rosarioae* gen. et sp. nov., a stem kinosternid (Testudines; Kinosternidae) from the Late Cretaceous of Coahuila, Mexico. 33. ucmp_paleobios_30601 *PaleoBios*.
- Gauthier, J., Kluge, A.G., Rowe, T., 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Gaffney, E.S., 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 155:389–436.
- Hugall, A.F., Foster, R., Lee, M.S.Y., 2007. Calibration choice, rate smoothing, and the pattern of tetrapod diversification according to the lon nuclear gene RAG-1. *Systematic Biology* 56:543-563.
- Joyce, W.G., 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Yale Peabody Museum*, 48:3–102.
- Laurin, M., Reisz, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:165-223.
- Lee, M.S.Y., 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120: 197-280.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O., Wang, L.T., Zhao, J., 2009. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.

- López-Conde, O.A.; Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015. The oldest record of Turtles in Mexico (Late Jurassic, Sabinal Formation, Oaxaca). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35:167.
- López-Conde, O.A., 2016. Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 81 p.
- López-Conde, O.A.; Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2017a. A new platycheilyd turtle (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers in Palaeontology*. Volume 3, Pages: 161-174.
- López-Conde, O.A., Alvarado-Ortega, J., 2017b. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México, pag 80 en *Paleontología Mexicana*, número especial 2. Universidad Nacional Autónoma de México. XV Congreso Nacional de Paleontología.
- López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2020b. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. *Cretaceous Research*. Volume 119. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>
- Lucas, S.G., Kues, B.S., González-León., C.M., 1995. Paleontology of the Upper Cretaceous, Cabullona Group, northeastern Sonora, in Jacques-Ayala, C., González-León, C.M y Roldan-Quintana, J (eds), *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent-Areas: Boulder, Colorado, Geological Society of America, Special Paper 301*.
- Parham, J., Pyenson, N., 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the interactive evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *Journal of Paleontology*. 84 (2): 231–247. <https://doi.org/10.1666/09-077R.1>
- Pérez-García, A., 2012. Las tortugas Mesozoicas de la península Ibérica. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Geológicas. Departamento de Paleontología. Tesis Doctoral, 184 p.
- Reynoso, V. H., Cabral-Perdomo, M.A., Clark, J. M., 2000. The reptiles of the Tlayúa Formation; pp 106-110 in Espinosa-Arrubarrena, L., Montellano-Ballesteros, M. y Applegate, S. P. (eds), *Guidebook of the field trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Avances en investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Special Publication*.

Reynoso, V.H., 2006. Research on Fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds), 209–231 p. in: Cevallos-Ferriz SR, Montellano-Ballesteros M, Nyborg TG, Perrillia, MDC, Quiroz-Barroso SA (eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics in Geobiology, Volume 24*, Springer.

Romo de Vivar, P.R., 2011. *Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario, Baja California, México*. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 157 pp.

OBJETIVOS

- **Objetivo general:**
 - Determinar la identidad taxonómica de las tortugas fósiles mesozoicas de México, además de analizar las relaciones paleobiogeográficas y paleoambientales que influyeron directamente en su distribución.

- **Objetivos particulares:**
 - Describir la anatomía conservada de las tortugas Mesozoicas de México.
 - Determinar si las tortugas Mesozoicas de México pertenecen a nuevos taxones.
 - Analizar las implicaciones biogeográficas de las tortugas descritas y su relación con organismos tanto de América del Norte, América del Sur y Europa.

MARCO GEOLÓGICO

Las localidades mesozoicas donde se recolectaron los ejemplares fósiles tienen diferentes temporalidades, la localidad más antigua corresponde a la Formación Sabinal del Jurásico Superior (Kimmeridgiano), esta localidad se ubica en las proximidades de Tlaxiaco, Oaxaca. La mayoría de los fósiles colectados y estudiados corresponden a localidades del Cretácico Superior siendo localidades ubicadas en las formaciones El Gallo en Baja California; Aguja en Chihuahua; Austin y Olmos en Coahuila (Fig 2).

Actualmente, se están trabajando otros materiales fósiles colectados en las formaciones Aguja y San Carlos en Chihuahua; Austin y Eagle Ford en Coahuila; Corral de Enmedio en Sonora; Ocozocoautla en Chiapas y Sabinal en Oaxaca (Fig. 2).

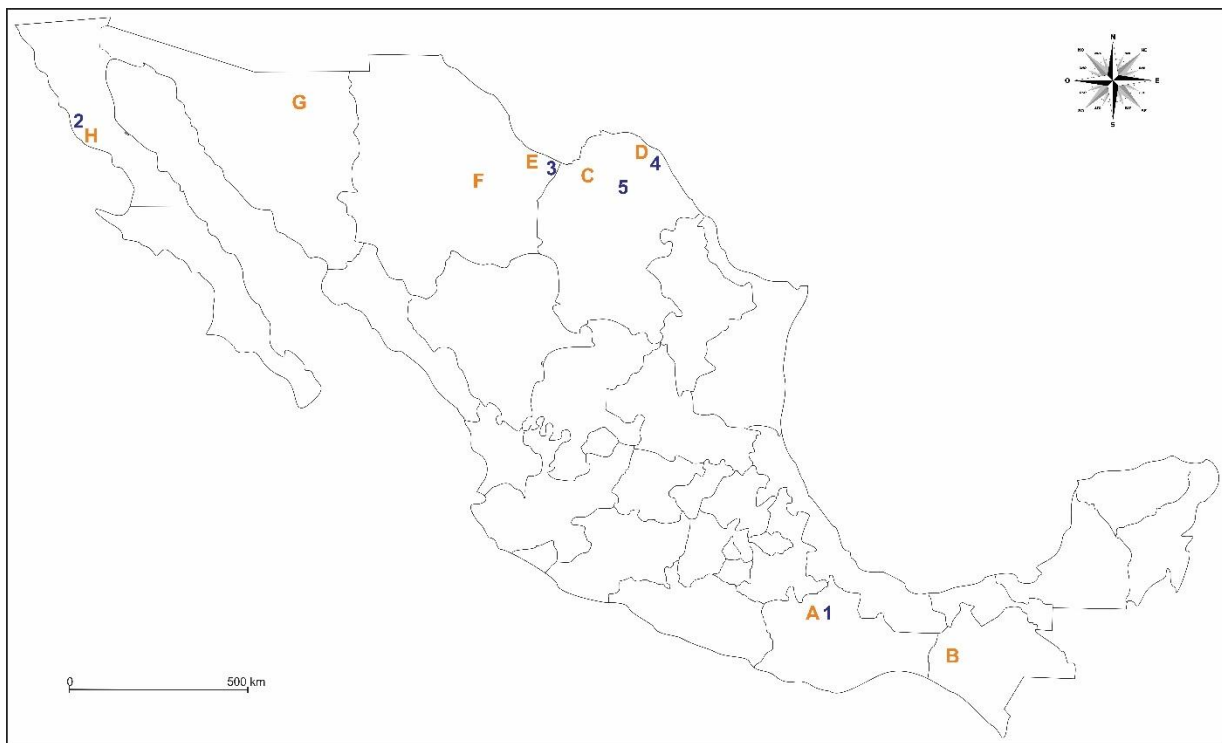


Figura 2: Mapa de México donde se presentan las formaciones donde se realizaron los trabajos de prospección, colecta y estudio de los fósiles objeto de esta tesis doctoral. 1. Formación Sabinal (Oaxaca); 2. Formación El Gallo (Baja California); 3. Formación Aguja (Chihuahua); 4. Formación Austin (Coahuila) y 5. Formación Olmos (Coahuila). Las letras representan las formaciones donde se ha colectado nuevos materiales de tortugas mesozoicas que actualmente se encuentran resguardados e iniciando su estudio. A. Formación Sabinal (Oaxaca); B. Formación Ocozocoautla (Chiapas); C. Formación Eagle Ford (Coahuila); D. Formación Austin (Coahuila); E. Formación Aguja (Chihuahua); F. Formación San Carlos (Chihuahua); G. Formación Corral de Enmedio (Sonora); H. Formación “El Gallo” (Baja California).

A continuación, se hace una breve descripción de las formaciones donde se ha prospectado, colectado y descrito los fósiles de tortugas que han tenido como resultado cada uno de los artículos que comprenden esta tesis doctoral.

Formación Sabinal: Meneses-Rocha et al. (1994), describe a la Formación Sabinal como una secuencia de lutitas bituminosas pertenecientes al Jurásico Superior (Kimmeridgiano). Llano Yosobé (Fig. 3 y 4) es la localidad donde se recolectaron los materiales fósiles estudiados, esta localidad se ubica a las afueras del pueblo de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca, estas lutitas bituminosas contienen abundantes concreciones calcáreas con amonites, ostrácodos y plantas principalmente. López-Ticha (1969), estimó la edad de la Formación Sabinal basado en la asociación de amonites.

Llano Yosobé se ha convertido en un hito en el estudio de los vertebrados fósiles del Jurásico Superior de México, debido a que ha resultado la localidad más fructífera de esta edad, además que ha sido un área de importancia para la comprensión del intercambio faunístico de vertebrados marinos a lo largo del corredor hispánico, que utilizaban este naciente corredor para ocupar nuevos nichos ecológicos principalmente en las américas (Barrientos-Lara et al., 2015, 2016, 2018; Barrientos-Lara y Alvarado Ortega 2019; Cantalice et al., 2018; López-Conde et al., 2017).

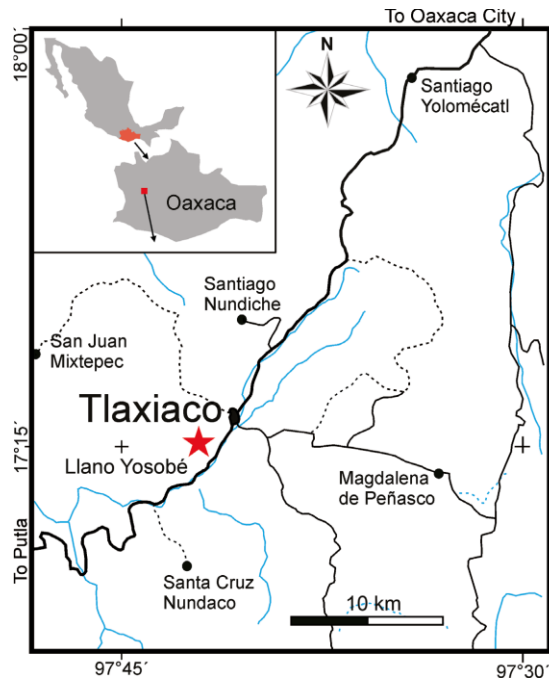


Figura 3: Ubicación de la localidad Llano Yosobé, en el estado de Oaxaca, donde se recolecto el material de *Notoemys tlaxiacoensis*.



Figura 4: Fotografía de la localidad llano Yosobé, en el estado de Oaxaca.

Formación El Gallo: Kilmer (1963) dividió esta formación en tres miembros nombrados La Escarpa, El Disecado, y El Castillo. La edad de esta formación ha sido determinada haciendo uso de isótopos de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ que han sido obtenidos de cuatro tobas de riolita de los miembros La Escarpa y El Disecado, los resultados asignan a esta formación una edad de Campaniano superior, además esta formación es el principal afloramiento de rocas no marinas del Cretácico en el borde del Pacífico de América del Norte (Renne et al., 1991).

Fastovsky et al (2020), mencionan que la parte superior del Miembro El Disecado de la formación El Gallo, Baja California, México, fue depositada posiblemente en la parte distal de un abanico subaéreo de forma episódica y bajo una alta energía, siendo sus rasgos más característicos canales de ríos trezados y depósitos de flujos de escombros. Los vertebrados fósiles preservados en esta parte del Miembro El Disecado son casi exclusivamente alóctonos, se conservan como clastos aislados desarticulados en equivalente hidráulico en el sistema fluvial trezado. Una asociación de microvertebrados relativamente diversa se conserva; los componentes más grandes son, en primer lugar, los dinosaurios y en segundo, las tortugas. Fósiles no tetrápodos son relativamente raros, reflejando probablemente la ausencia de agua permanente en este ambiente de depósito.

Los fragmentos de caparazón de tortugas estudiados en este trabajo fueron colectados en el Miembro El Disecado y más específicamente de las localidades Fiesta de Huesos, Motherload, OK, ROS 51, y Tortugario (Fig. 5).

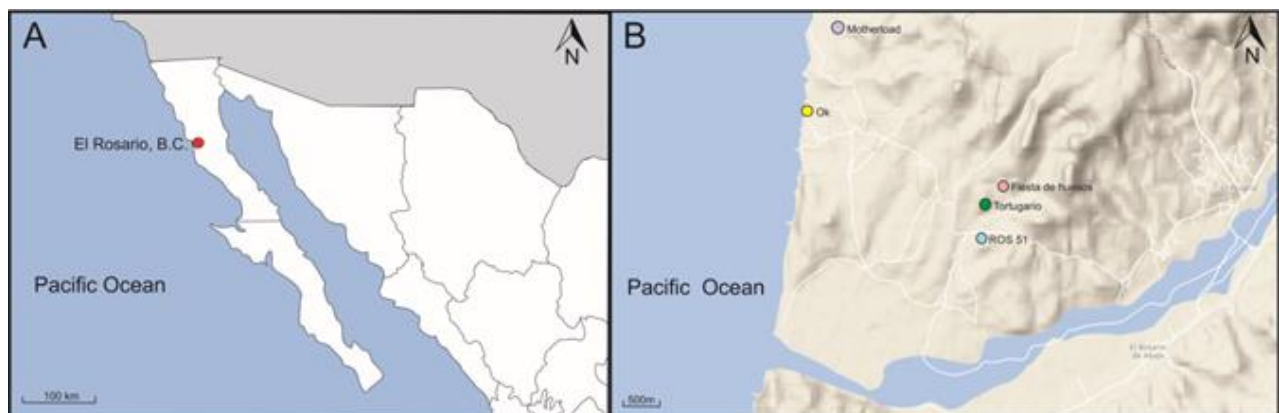


Figura 5: A: Ubicación de El Rosario (Baja California). B: Localidades de la Formación El Gallo donde se recolectaron los fragmentos de caparazón de tortuga.

Además, Fastovsky et al (2020), mencionan que la parte superior del Miembro El Disecado de la formación El Gallo, Baja California, México, conserva una asociación fósil rica en microvertebrados y macrovertebrados, troncos silicificados, restos macroscópicos de plantas, y polen. En estos mismos sedimentos se recolectaron una importante cantidad de fragmentos de caparazón de tortuga, los cuáles fueron estudiados detalladamente (Fig. 6).



Figura 6: Fotografías de la Formación el Gallo (Cretácico Superior, Campaniano), en donde se observan los sedimentos que contienen los micro y macro vertebrados. Entre los macrovertebrados se encuentran los fragmentos de caparazón de tortuga recolectados en las distintas localidades de esta formación.

Formación Austin: El nombre de la caliza Austin fue aplicado por primera vez por Shumard (1860) para describir una unidad de roca de arcilla calcárea que aflora en los alrededores de Austin, Texas, Estados Unidos de América. Esta formación fue dividida en cuatro unidades por Taff (1892), de abajo hacia arriba son: Austin inferior, capa arenosa, capa Aucella y caliza marga calcárea.

Los fósiles se obtienen del miembro superior, pero hasta la fecha existen pocos estudios sobre esta unidad, y no se cuenta con un consenso general para estas divisiones tanto en México y Texas. La mayoría de los estudios que se han realizado en el al noroeste de México se han referido a esta unidad como indiferenciada y como la Formación Austin (Carrasco, 1969).

En un estudio estratigráfico realizado por Carrasco (1969) en Jiménez, Coahuila (Fig. 7), la Formación Austin se dividió en dos miembros: La Dessau y La Tecolotes, ambos miembros pertenecientes al Campaniano inferior, esto basado en la presencia de los ammonites *Scaphites hippocrepis* y *Delawarella delawarensis*.

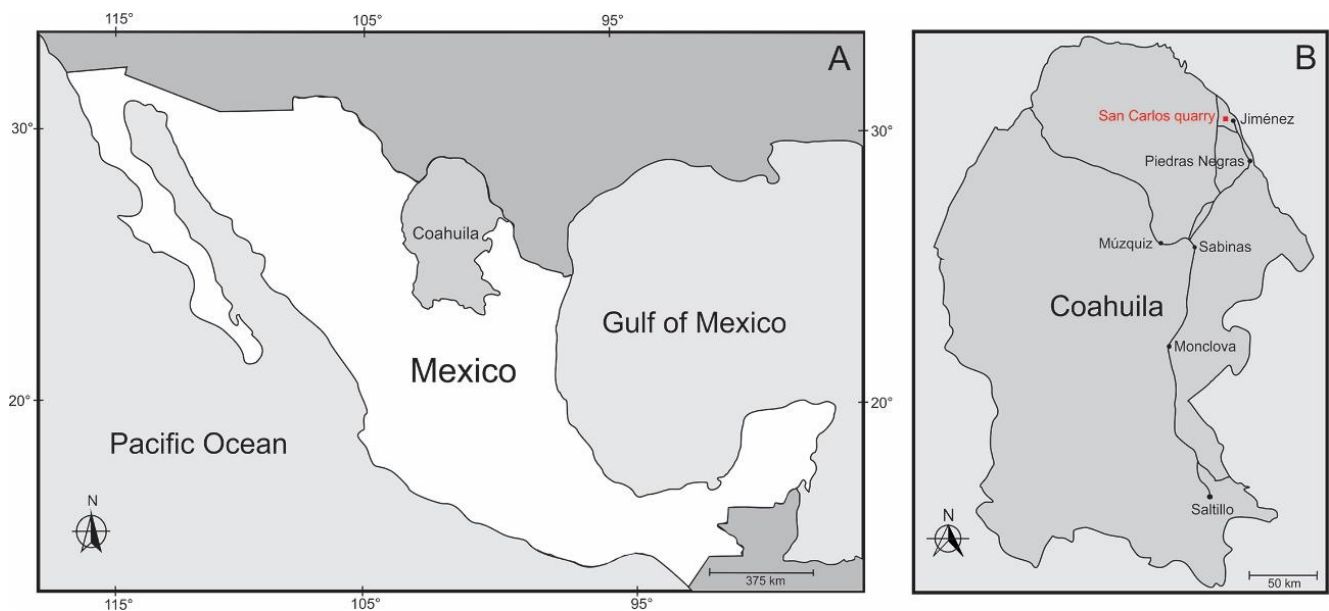


Figura 7: A: Ubicación del estado de Coahuila. B: Mapa de Coahuila donde se muestra la Cantera de San Carlos donde el ejemplar de cf. *Desmatochelys lowii* fue recolectada.

De manera histórica, en la cantera San Carlos (Cretácico Superior, Campaniano) (Fig. 8 y 9), se han recuperado numerosos restos de peces, dientes de tiburón, bivalvos, cangrejos y erizos de mar, entre otros (Silva-Martínez et al., 2014). Hace algunos años, en esta misma cantera, se colectó el primer ejemplar de una tortuga marina para México. Actualmente, se siguen recuperando más ejemplares que han sido de manera provisional a tortugas.



Figura 8: Cantera San Carlos, perteneciente a la Formación Austin (Cretácico Superior, Campaniano), donde se recolectó a cf. *Desmatochelys lowii*.



Figura 9: Cantera San Carlos, perteneciente a la Formación Austin (Cretácico Superior, Campaniano), donde se recolectó a cf. *Desmatochelys lowii*.

Formación Aguja: Esta formación está constituida por rocas sedimentarias del Cretácico Superior que afloran en los estados de Texas, Coahuila y Chihuahua. La litología de los estratos terrestres es una intercalación de areniscas y arcillas. Los fósiles de vertebrados se han colectado casi exclusivamente en las capas subyacentes a los depósitos piroclásticos de 77 a 73 Ma (Befus et al., 2008) y en los lechos suprayacentes que producen ammonites (*Scaphites hippocrepis*), que corresponde a la biozona que tiene una edad estimada de 82 Ma., la que corresponde al Campaniano.

Los fragmentos de caparazón son relativamente comunes en la Formación Aguja y para este estudio los fragmentos de caparazón se obtuvieron de tres localidades al norte del Estado de Chihuahua: Altares, Dueto Miseria y Las Garzas (Fig. 10 y 11).

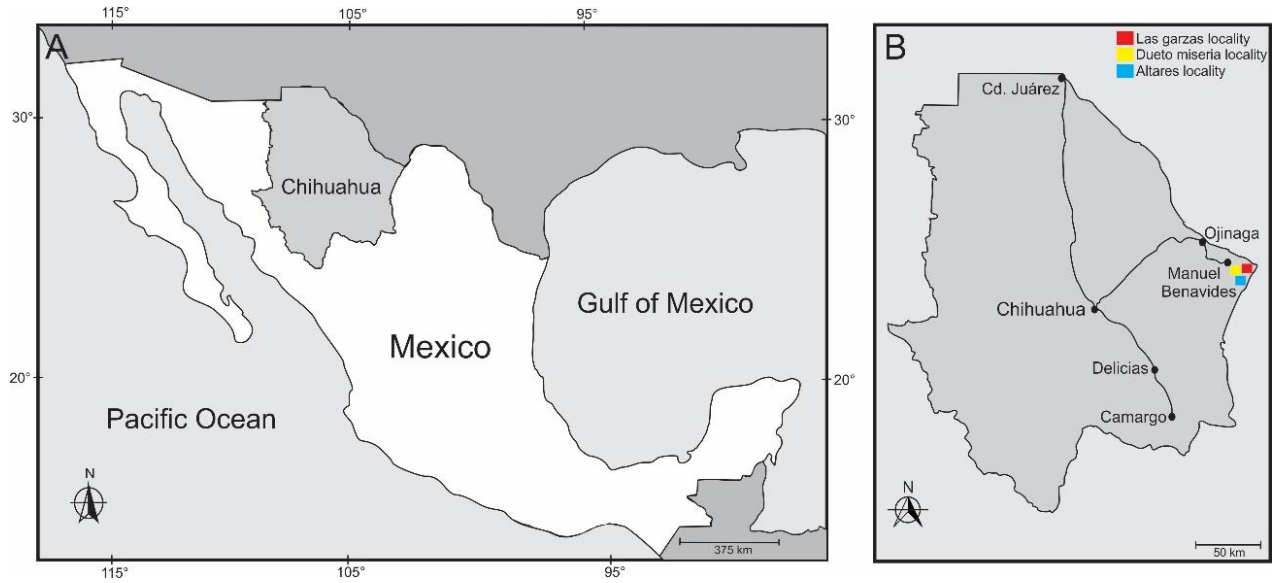


Figura 10: A: Ubicación del estado de Chihuahua. B: Localidades donde se recolectaron los fragmentos de caparazón de tortuga.



Figura 11: Formación Aguja (Cretácico Superior, Campaniano).

Formación Olmos: Esta formación geológica, es importante desde el punto de vista económico debido a la extracción de carbón, además de contener una importante y diversa flora fósil que es quizás la más importante del Cretácico en México (Weber, 1972; Estrada-Ruiz et al., 2007). La Formación Olmos ha sido fechada recientemente por medio de circones detríticos colectados en areniscas de la litofacies B, y se le asignó una edad de Campaniano superior (Centeno-González et al., 2019).

Palauchelys montellanoi, corresponde a una nueva tortuga colectada en la región carbonífera de Coahuila, cerca de la localidad de Palaú, perteneciente al Municipio de Melchor Múzquiz, en una mina de carbón denominada Don Evaristo (Fig. 12 y 13).

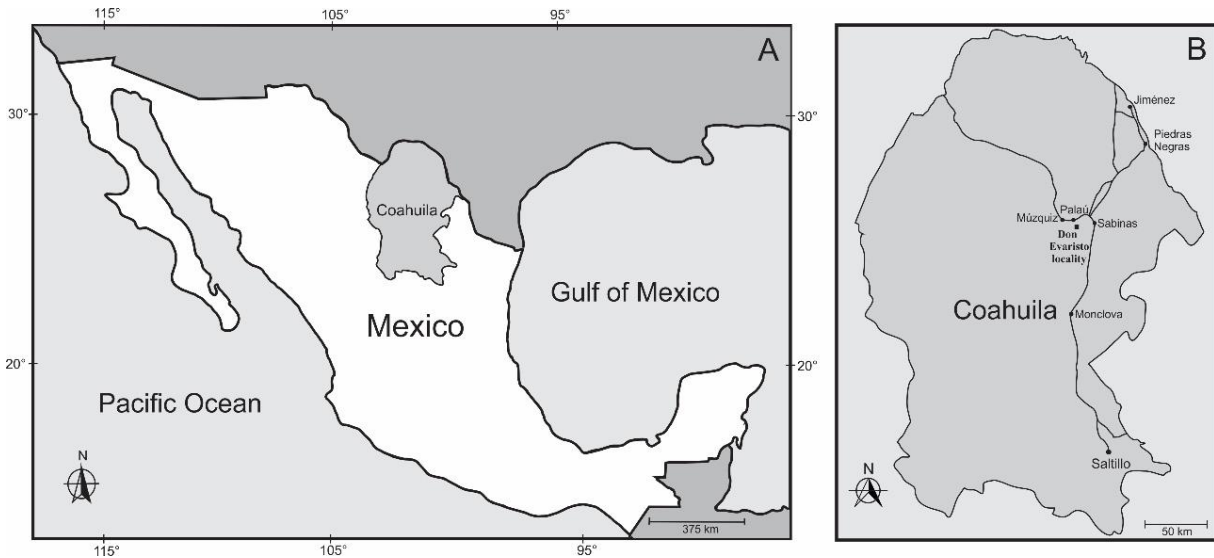


Figura 12: A: Ubicación del estado de Coahuila. B: Localidad Don Evaristo donde fue recolectada *Palauchelys montellanoi*.



Figura 13: Tajo a cielo abierto, que corresponde a la mina de carbón Don Evaristo, donde fue recolectada *Palauchelys montellanoi*.

Con este breve repaso de las formaciones geológicas donde los ejemplares fósiles fueron colectados, nos podemos dar cuenta que la mayor riqueza de tortugas fósiles en México a lo largo del Mesozoico se encontraría en sedimentos pertenecientes al Cretácico Superior, esto se puede deber a muchos factores y entre ellos es el mejor conocimiento de las localidades cretácicas mexicanas en donde se han realizado una importante cantidad de proyectos paleontológicos y donde de manera secundaria se han colectado restos fósiles de tortugas.

Las localidades jurásicas están en menor medida estudiadas y en muchas de ellas la presencia de vertebrados ha sido nula, siendo por mucho la localidad jurásica de Llano Yosobé en Oaxaca, donde se ha obtenido la mejor asociación de vertebrados fósiles marinos del Jurásico Superior.

Por lo que resulta importante el mantener estudios de prospección y colecta de manera intensiva y extensiva en las distintas localidades mesozoicas de México para recuperar más ejemplares y así mejorar el conocimiento de las distintas faunas tanto marinas como continentales del Mesozoico a lo largo del territorio nacional.

Literatura citada

- Barrientos-Lara, J.I., Fernández, M.S., Alvarado-Ortega, J., 2015, Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32, 293-304.
- Barrientos-Lara, J.I., Herrera, Y.M., Fernández, S., Alvarado-Ortega, J., 2016, Occurrence of *Torvoneustes* (Crocodylomorpha, Metriorhynchidae) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19, 415–424.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., Fernández, M.S., 2018, The Marine Crocodile *Maledictosuchus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) from the Kimmeridgian Deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, Southern Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1478419.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., 2019. Restos mandibulares de un cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) del Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, volumen 8, número 1, p. 65-73.
- Befus, K.S., Hanson, R.E., Lehman, T.M., Griffin, W.R., 2008. Cretaceous basaltic phreatomagmatic volcanism in west Texas: maar complex at pena mountain, Big Bend national Park, Texas. *J. Volcanol. Geoth. Res.* 173, 245–264.
- Cantalice, K.M., Alvarado-Ortega, J., Brito, P.M., 2018, On the occurrence of *Vinctifer ferrusquiai* sp. nov. (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) in the Kimmeridgian (Late Jurassic) deposits near Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 35, núm. 2, p. 179-187.
- Carrasco, B.V., 1969. Amonitas del Campaniano Inferior del Norte de Coahuila. *Soc. Geol. Mex.* 30 (2), 144–151.
- Centeno-González, N.K., Porras-Múzquiz, H., Estrada-Ruiz, E., 2019. A new fossil genus of angiosperm leaf from the Olmos Formation (upper Campanian), of northern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 91, 80-87.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007. Fossil woods from the Late Campanian-Early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145, 123-133.

- Fastovsky, D., Montellano-Ballesteros, M., Fricke, H.C., Ramezani, J., Tsukui, K., Wilson, G.P., Hall, P., Hernandez-Rivera, R., Alvarez, G., 2020. Paleoenvironments, taphonomy, and stable isotopic content of the terrestrial, fossil-vertebrate-bearing sequence of the El Disecado Member, El Gallo Formation, Upper Cretaceous, Baja California, México. *Geosphere*, v. 16, no. 4, p. 991–1011, <https://doi.org/10.1130/GES02207>
- Kilmer, F., 1963. *Cretaceous and Cenozoic Stratigraphy and Paleontology, El Rosario area*. Tesis doctoral. Berkeley, University of Berkeley, USA.
- López-Conde, O.A.; Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2017a. A new platycheilyd turtle (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers in Palaeontology*. Volume 3, Pages: 161-174.
- López-Ticha, D., 1969. Evaluación petrolífera de la cuenca de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca, Estado de Oaxaca. Seminario sobre explotación petrolera, mesa redonda 6. Problemas de explotación en áreas posiblemente petrolíferas de la República Mexicana. Instituto Mexicano del Petróleo, México.
- Meneses-Rocha, J.J.; Monroy-Adueloo, M.A.; Gómez-Chavarría, J.C.; 1994. Bosquejo paleogeográfico y tectónico del sur de México durante el Mesozoico. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 44 (2), 18–45.
- Renne, P., Fulford, M., Busby-Spera, C., 1991. High resolution chronostratigraphy on the late Cretaceous el Gallo formation, Baja California, México. *Geophysical Research Letters* 18, 459–462.
- Shumard, B.F., 1860. Descriptions of new Cretaceous fossils from Texas. *Trans. Acad. Sci. St. Louis* 1, 590–610.
- Silva-Martínez, L.E., Blanco-Piñón, A., León-González, J.A., 2014. Equinoideos del Cretácico Tardío del Norte de Coahuila, México. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 66 (2), 377–395.
- Taff, B.J., 1892. Reports on the cretaceous area north of the Colorado river. *Annu. Rep. Geol. Surv. Texas* 3, 267–379.
- Weber, R., 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 33, 5-19.

MATERIAL Y MÉTODO

Los materiales de tortugas mesozoicas recolectadas, preparadas, descritas y publicadas se obtuvieron de diferentes formaciones la mayoría de ellas ubicadas al norte del país. El ejemplar más antiguo estudiado en esta tesis corresponde a *Notoemys tlaxiaconesis* (López-Conde et al., 2017a, 2017b) del Jurásico Superior (Kimmeridgiano) de la Formación Sabinal.

La mayoría de los ejemplares corresponden al estado de Coahuila, pero de distintas localidades, tal es el caso de la primera tortuga marina descrita para México colectada en la cantera San Carlos de la Formación Austin del Cretácico Superior (Campaniano) la cual fue nombrada como *Desmatochelys* cf. *D. lowii* (López-Conde et al., 2019) con ello ampliando el registro de este grupo de tortugas marinas a lo largo del Mar Interior de América del Norte. Además, actualmente se están describiendo otras dos nuevas tortugas marinas que se han asignado tentativamente a la Familia Protostegidae, las cuáles fueron colectadas en la Formación Austin, Cretácico Superior (Turoniano) (López-Conde et al., 2018a).

Recientemente, se ha descrito una nueva tortuga Bothremydini, la cual fue nombrada *Palauchelys montellanoi* (López-Conde et al., 2021), este ejemplar fue colectada dentro de una mina de carbón llamada Don Evaristo, esta mina se ubicada dentro de la Formación Olmos, Cretácico Superior (Campaniano).

Durante muchos años en la Formación El Gallo, en Baja California, se había reportado únicamente la presencia de un solo taxón conocido como *Naomichelys speciosa* (Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca, 2000). Debido a trabajos de campo realizados desde el 2004 hasta 2018 se logró recolectar un gran número de fragmentos de caparazón de tortugas las cuales sirvieron para incrementar la riqueza de tortugas para esta formación del Cretácico Superior (Campaniano), dándose a conocer la presencia de nuevas tortugas para México y ampliando el registro de otros taxones más allá de lo que se conocía hasta ese momento tanto en México como América del Norte, los nuevos taxones reportados para esta formación son: *Compsemys victa*, *Basilemys* sp, Trionychidae indet, y cf. Chelydridae, además del ya recurrente registro de *Naomichelys speciosa*, la cual había sido registrada en esta formación previamente (López-Conde et al., 2018b).

Haciendo uso también de la ornamentación de fragmentos de caparazón de tortugas se realizó el primer reporte formal para este grupo en la Formación Aguja, en el estado de Chihuahua, Cretácico Superior (Campaniano). Este estudio permitió incrementar la riqueza de tortugas conocidas para México, además de dar a conocer un nuevo taxón hasta entonces no conocido más allá de localidades de Texas en Estados Unidos, los nuevos taxones reportados para esta formación son: c.f. Baenidae, c.f. *Denazinemys nodosa*, Trionychidae indet, c.f. *Yelmochelys rosarioae*, *Basilemys* sp., y cf. *Compsemys victa* (López-Conde et al., 2020).

Prospección y colecta

La recuperación del material de tortugas fue resultado de los trabajos de campo realizados por diferentes grupos de investigación en las diferentes localidades desde hace muchos años, los proyectos que fueron fundamentales para la elaboración de esta tesis fueron los siguientes: Microvertebrados cretácicos del Rosario, Baja California, México (2009-2010) (DGAPA-PAPIIT IN 111209); Paleontología y estratigrafía del Cretácico Tardío del área de El Rosario, Baja California, México (2006-2007) (DGAPA-PAPIIT IN 104506); Microvertebrados de la formación El Gallo (Cretácico tardío, Campaniano) Baja California, México (2013-2015) (DGAPA-PAPIIT IN 100913); Microvertebrados de la formación El Gallo y algunos aspectos paleoambientales con base en isótopos estables de C y O (2016-2018) (DGAPA-PAPIIT IN 103616) y Cretácico Tardío continental del Norte de los Estados de Coahuila and Chihuahua (DGAPA-PAPIIT IN 202802). Además de la beca proporcionada por el CONACyT (545282). Algunos ejemplares ya estaban colectados y fueron puestos a mi disposición para su estudio, los cuales están se encuentran resguardados en El Museo de Paleontología de Múzquiz y la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología.

Se debe tomar en cuenta que en todos los proyectos la colecta de tortugas fue circunstancial debido a que nunca fue el fin principal de estos proyectos, pero debido a trabajo sistemático de colecta realizado en campo como en el laboratorio se recuperaron la mayoría de los materiales fragmentarios que actualmente sabemos corresponden a diferentes taxones de tortugas mesozoicas.

Los ejemplares más completos corresponden a materiales colectados en las canteras tipo Lagerstätte del Municipio de Múzquiz en el estado de Coahuila, y debido a este extraordinario proceso de fosilización es como actualmente se cuenta con estos ejemplares prácticamente completos y articulados. Debido a estos nuevos registros es como se dio a conocer la primera tortuga marina fósil para México y actualmente dos nuevos ejemplares están siendo estudiados.

Durante 40 años, una misteriosa tortuga estuvo resguardada en la Colección Nacional de Paleontología de la UNAM, durante este tiempo nunca existió el interés por realizar un estudio formal con este ejemplar esto debido quizá a que muy pocos sabían de la presencia de este ejemplar que fue colectado dentro de una mina de carbón de tiro, la cual actualmente es un tajo a cielo abierto, esta mina tiene el nombre de Don Evaristo.

Preparación

Los materiales estudiados se sometieron a distintas técnicas de preparación dependiendo de sus características, pero de manera general se les retiró el sedimento o matriz rocosa haciendo uso de puntas odontológicas o percutor neumático. Los materiales fueron endurecidos aplicándoles flexigom disuelto en cianoacrilato. Las fotografías fueron tomadas bajo diferentes condiciones de luz, incluyendo luz de día, luz clara, luz ultravioleta, además de editarlas en Photoshop usando distintos filtros. Con este proceso largo de trabajo en el laboratorio se consiguió que los ejemplares estuvieran listos para su estudio.

El caparazón de las tortugas como objeto de estudio

Las tortugas son únicas entre los tetrápodos actuales y extintos, debido a que poseen un caparazón óseo. Este caparazón consta de una estructura dorsal conocida como carapacho y otra estructura ventral denominada plastrón, las cuales suelen estar unidas por un puente óseo a cada lado. El caparazón está abierto anteriormente para el acceso de la cabeza y las extremidades anteriores, y posteriormente para el acceso de las extremidades posteriores y la cola. El carapacho y plastrón esta constituido por placas óseas que están interconectadas por suturas. En la mayoría de las tortugas las placas óseas están cubiertas por escudos córneos los cuáles están interconectados por surcos, la presencia de estos surcos sobre las placas óseas es una importante evidencia que ayuda a su estudio taxonómico (Zangerl, 1969).

De ahí que el reconocimiento de cada uno de los elementos óseos y córneos que conforman el caparazón de una tortuga es indispensable para un adecuado estudio comparativo. Las placas óseas que conforman el carapacho son; nucal, neurales, suprapigial, pigial, costales y periféricas; y los escudos córneos que conforman el carapacho son; cervical, vertebral, pleural y marginal. Las placas óseas que conforman el plastrón son; entoplastrón, epiplastrón, hioplastrón, mesoplastrón, hipoplastrón y xifiplastrón; y los escudos córneos que conforman el plastrón son; gular, estragular, humeral, pectoral, abdominal, femoral y anal (Fig. 14A y 14B).

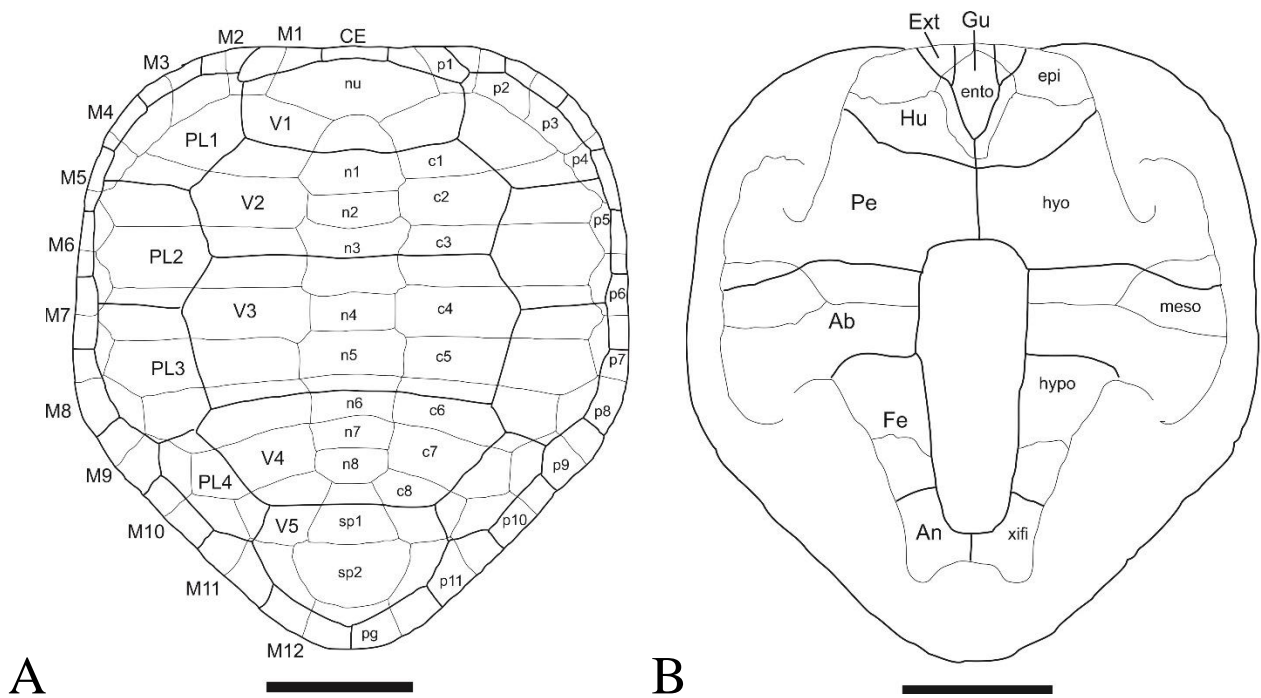


Figura 14: A: Placas óseas y escudos córneos del carapacho: Abreviaciones: nu, nucal; n, neural; sp, suprapigial; pg, pigial; c, costal; p, periféricas; CE, cervical; V, vertebral; PL, pleural; M, marginal. B: Placas óseas y escudos córneos del plastrón: Abreviaciones: ento, entoplastrón; epi, epiplastrón; hyo, hioplastrón; meso, mesoplastrón; hypo, hipoplastrón; xifi, xifiplastrón; Gu, gular; Ext, estrágular; Hu, humeral; Pe, pectoral; Ab, abdominal; Fe, femoral; An, anal. Escala gráfica igual a 5cm.

La combinación de caracteres observados tanto en las placas óseas como en los escudos córneos del carapacho y plastrón son los que nos permiten obtener la información necesaria para que en algunas ocasiones se dé a conocer nuevas especies, las cuáles son de suma importancia para ampliar en conocimiento de las tortugas a nivel mundial.

La principal herramienta de estudio en esta tesis doctoral fueron caparazones de tortugas los cuáles fueron colectados en las formaciones Austin, Olmos y Sabinal. Los fragmentos de caparazón de tortuga también constituyeron una herramienta fundamental para reconocer la riqueza de tortugas en asociaciones faunísticas de las formaciones Aguja y “El Gallo”.

Literatura citada

- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2017a. A new platycheilyd turtle (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. Papers in Palaeontology. Volume 3, Pages: 161-174.
- López-Conde, O.A., Alvarado-Ortega, J., 2017b. Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*. Paleontología Mexicana. Volumen 6, número 2, pp. 79-89.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., Porras- Múzquiz, H., 2018a. The first records of Protostegidae in Mexico (late Cretaceous). In: 78th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, pp. 170 Albuquerque, NM, USA.
- López-Conde O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018b. Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. Journal of South American Earth Sciences. Volume 88, Pages 693-699. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.10.005>
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., Porras-Múzquiz, H., 2019. The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila. Journal of South American Earth Sciences. Volume 94, 102204. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>.
- López-Conde O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., 2020. Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico. Journal of South American Earth Sciences. Volumen 102, 102668. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>
- López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2021. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. Cretaceous Research. Volume 119, 104710. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>
- Zangerl, L.R., 1969. The turtle shell. 311–339. In Gans, C., Bellairs, D. A. and Parsons, T. S. (eds). Biology of the Reptilia Vol. 1: Morphology A. Academic Press, 373 pp.

CAPÍTULO I (ARTÍCULO DE REQUISITO)

López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., Porras-Múzquiz, H., 2019. The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila. Journal of South American Earth Sciences. Volume 94, 102204. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>.

Journal of South American Earth Sciences 94 (2019) 102204



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jsames



The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila, Mexico



Oliver A. López-Conde^{a,*}, Juliana Sterli^b, Jesús Alvarado-Ortega^c, María L. Chavarría-Arellano^d, Héctor Porras-Múzquiz^e

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b CONICET-Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, Trelew, Chubut, 9100, Argentina

^c Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^d Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, Mexico

^e Museo Paleontológico de Múzquiz, Adolfo E. Romo 1701, La Cascada, 26343, Santa Rosa de Múzquiz, Melchor Múzquiz, Coahuila, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Austin formation
Campanian
Desmatochelys
Jiménez
Protostegidae
San Carlos quarry
Western Interior Seaway

ABSTRACT

In this work we describe a new marine turtle from the clade Protostegidae from Mexico recognized as a new specimen of *Desmatochelys*. This specimen was collected in the San Carlos quarry, near Jiménez, Coahuila, in outcrops of the Austin Formation, Late Cretaceous (Lower Campanian). The quarries of this region are composed of marly limestones where numerous remains of fossil fish, shark teeth, ammonites and crabs were also found. This Protostegidae turtle from Mexico is a semi-articulated specimen in ventral position, that lacks the skull. This specimen is important because it preserves one of its forelimbs and both hindlimbs. The left anterior limb is fully articulated bringing new information of *Desmatochelys* and, in the same way, it is the first time that both articulated hindlimbs are reported. This new specimen of *Desmatochelys* is relevant because is the southernmost record for the genus along the Western Interior Seaway during the Late Cretaceous.

1. Introduction

Pan-Chelonioida (Joyce et al., 2004), is the total group comprising all extant marine turtles (crown Chelonioida) and most fossil cryptodires that show any morphological specialization for a marine environment such as the presence of flippers, salt glands, incipient to well-developed secondary palates, and a range of modifications of the shell (Hirayama, 1998). Some authors consider *Santanachelys gaffneyi* from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil the oldest known Pan-Chelonioida (Near et al., 2005; Kear and Lee, 2006; Lapparent de Broin et al., 2014). However, recent studies suggested that many of these fossil marine turtles might not be closely related to the extant marine turtles (Joyce, 2007; Joyce et al., 2013; Parham et al., 2014; Rabi et al., 2014).

The number of independent lineages of marine turtles within the total group of cryptodires is less understood (Evers and Benson, 2018; Raselli, 2018). Chelonioida, which includes all extant sea turtles, represents one unambiguous evolutionary origin of secondarily marine

ecologies within crown Cryptodira. Chelonioids form a clade of highly marine-adapted forms (Mlynarski, 1976; Zangerl, 1980; Hirayama, 1994). Other marine turtles have been recognized, especially from the Late Jurassic and Early Cretaceous. Depending on their phylogenetic position, these groups, the protostegids, thalassochelydians and sand-downs, could represent additional, independent origins of marine adaptations. Protostegids are known from the Barremian–Campanian (Zangerl, 1953; Collins, 1970; Hirayama, 1994, 1998; Hooks, 1998; Kear and Lee, 2006; Cadena and Parham, 2015).

Protostegidae (Cope, 1872) is a clade of specialized marine turtles whose oldest records go back to the Early Cretaceous. A global phylogenetic analysis of fossil turtles (Joyce, 2007) included six marine turtles, with *S. gaffneyi* as the sole representative of the Protostegidae. In contrast to all other analyses, Joyce (2007) placed *S. gaffneyi* far from the other pan-chelonioid taxa, raising the possibility that protostegids are not crown Chelonioida. Later studies including more protostegid taxa concluded that *S. gaffneyi* is a protostegid and that Protostegidae can be considered as the sister clade of Pan-Dermochelyiidae (e.g.,

* Corresponding author.

E-mail addresses: vertebrate-paleontology@comunidad.unam.mx (O.A. López-Conde), jsterli@mef.org.ar (J. Sterli), alvarado@geologia.unam.mx (J. Alvarado-Ortega), mariachavarría@outlook.com (M.L. Chavarría-Arellano), museomuzquiz@hotmail.com (H. Porras-Múzquiz).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>

Received 20 February 2019; Received in revised form 15 May 2019; Accepted 16 May 2019

Available online 21 May 2019

0895-9811/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Cadena and Parham, 2015; Evers and Benson, 2018) or as the sister clade of crown Chelonoidea (Evers and Benson, 2018; Raselli, 2018; Evers et al., 2019).

Desmatochelys is a genus of Protostegidae and spans from the Barremian to the Campanian. Two species are known from this genus, *Desmatochelys lowii* and *Desmatochelys padillai*. *Desmatochelys lowii* was described by Williston (1894) based on material collected from the Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) Benton Formation in Nebraska. This included a well-preserved skull and lower jaw together with portions of the carapace, plastron, and limbs. Zangerl and Sloan (1960), described another specimen consisting of parts of the carapace, limbs and girdles assigned to *D. lowii*, that were discovered in Late Cretaceous (Turonian) sediments in South Dakota. Nicholls (1992) described material from the Upper Cretaceous (Campanian), from the Trent River Formation of Vancouver that was attributed to cf. *D. lowii*. This included some postcranial elements and part of the mandible, but not the skull. Other four undescribed specimens are known from the Fairport Chalk of Kansas from the Late Cretaceous (Turonian). These are isolated elements referred by Nicholls (1992) to *D. lowii*. Elliott et al. (1997), described a new specimen of *D. lowii*, collected in the Mancos shale in Arizona, from the Late Cretaceous (Turonian); this material is constituted by the skull, carapace and appendicular elements. Finally, Cadena and Parham (2015), described a new species of the genus *Desmatochelys*, which they named *D. padillai*. This specimen was collected in the Paja Formation, Early Cretaceous (Barremian-Aptian) in Colombia (Fig. 1).

Certainly, research focused on the fossil turtles from Mexico has been historically scarce, especially in the case of marine turtles (López-Conde et al., 2017, 2018b). The specimen studied here (MUZ-562) was previously reported by Rodríguez de la Rosa et al. (2011) as *Desmatochelys lowii* coming from the Turonian of Northern Mexico. Unfortunately, this finding was only mentioned in a conference abstract with no further available information. In this work we present a formal description of this specimen. Contrary to Rodríguez de la Rosa et al. (2011), collection data suggests that specimen MUZ-562 was actually

collected in the Austin Formation, Late Cretaceous (Campanian). This specimen presents morphological differences in relation to other representatives of this taxon. In addition, this specimen from Mexico preserves the hindlimbs, which were unknown for *Desmatochelys* previous to this study. Also, MUZ-562 shows some remarkable variability in several postcranial elements (López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017; López-Conde et al., 2018a).

2. Geological setting

The name Austin limestone was first applied by Shumard (1860) to describe a calcareous-clay rock unit that crops out in the surroundings of Austin, Texas, United States of North America (Young, 1963). This unit was divided in four sub-units by Taff (1892), from the bottom to the top they are: Lower Austin, Sandy layer, Aucella layer and the last one, a calcareous marl limestone. In the northwest of Mexico, this unit has been informally divided into diverse members (Carrasco, 1963; Stinnesbeck et al., 2005). In a stratigraphic study made by Carrasco (1969) at Jimenez, Coahuila, the Austin Formation was divided in two members: La Dessau (yellowish-white chalk and marl) and La Tecolotes (limestone and marl), both belonging to the Lower Campanian. The fossils (mainly ammonites, bivalves and crabs) were obtained from the upper member. Until now, there are only few studies about this unit, and there is not a general consensus for these divisions in both Mexico and Texas. The majority of the studies that have been done in the northwest of Mexico have referred this unit as both undifferentiated and as the Austin Formation.

The specimen described here (MUZ-562) was found in San Carlos quarry (29°04'11" N-100°47'12"W), near Jiménez town, Coahuila State, Mexico (Fig. 2). The San Carlos quarry, at the base of the outcrops, is composed of calcareous marls and yellowish-white chalks, and the upper part of them is composed of gray limestone and yellowish-brown marls. These lithologies are disposed in thin layers (decimeter). On the other hand, the thickness of the limestone varies between 40 and 60 cm, chalks and marls, between 20 and 100 cm, while shale thickness varies

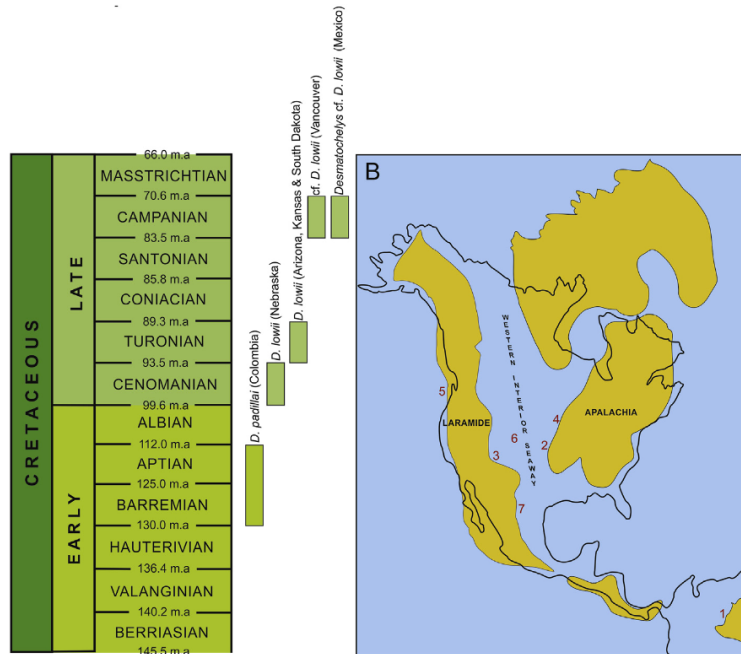


Fig. 1. A: Chronostratigraphic distribution of *Desmatochelys*. B: Geographical distribution of the specimens of *Desmatochelys* along the Interior Seaway of North America during the Cretaceous. 1.- *D. padillai*, Colombia, Cadena y Parham (2015). 2.- *D. lowii*, Nebraska, Williston (1894). 3.- *D. lowii*, Arizona, Elliott et al. (1997). 4.- *D. lowii*, Dakota del Sur, Zangerl y Sloan (1960). 5.- cf. *D. lowii*, Vancouver, Nicholls (1992). 6.- cf. *D. lowii*, Kansas, Nicholls (1992). 7.-, MUZ-562, México (this work).

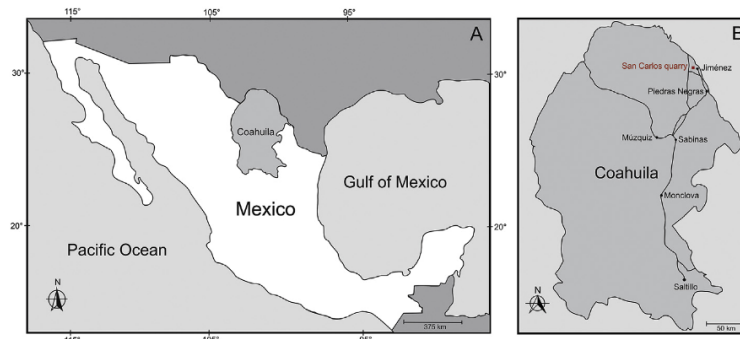


Fig. 2. A: Map of Mexico and Coahuila State, northern México. B: Showing locality of San Carlos quarry, where the specimen described here was found.

from a few centimeters to 40 cm. Studies made by Carrasco (1969) and Reeside (1927) in Jiménez, Coahuila suggested an early Campanian age for this unit, based on the presence of the ammonites *Scaphites hippocrepis* and *Delawarella delawarensis*. Also, many fish remains, shark teeth, bivalves, crabs and sea urchins, among others, have been recovered in this quarry (Silva-Martínez et al., 2014).

3. Material and method

The specimen described in this paper is housed at the Museo Paleontológico de Múzquiz, in Melchor Múzquiz, Coahuila, Mexico. MUZ-562 is a specimen preserved in a ventral position, mostly as a print on the rock, in addition to presenting some bone elements.

3.1. Preparation

The rocky matrix preserved on the bones was removed with pneumatic tools and dental needles. The bones and fossil impressions were hardened by applying a layer of plexygun dissolved in cyanoacrylate. In this study, the specimen was observed and measured directly and through photographs obtained under different conditions, including daylight and white and UV light of photo-studio.

3.2. Institutional abbreviations

We based our comparisons on the descriptions published by different authors (Williston, 1894; Zangerl and Sloan, 1960; Nicholls, 1992; Elliott et al., 1997; Cadena and Parham, 2015; López-Conde et al., 2018a). The main specimens we used for comparisons were: CNHM: Field Museum of Natural History, Chicago Illinois, USA. CVM: Comox Valley Museum, Courtenay British Columbia, Canada. FCG-CBP: Fundación Colombiana de Geobiología, Villa de Leyva, Colombia. KUVV: University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, USA. MNA: Museum of Northern Arizona, Arizona, USA. MUZ: Museo Paleontológico de Múzquiz, Melchor Múzquiz, Coahuila, Mexico.

3.3. Comparative materials

CNHM PR 385, from the Upper Cretaceous of South Dakota. CVM 003, from the Upper Cretaceous of Vancouver Island. FCG-CBP 01, from the Early Cretaceous of Colombia. KUVV 1200, from the Upper Cretaceous of Fairbury, Nebraska. MNA V4516 from the Upper Cretaceous of Arizona.

4. Systematic paleontology

TESTUDINES Batsch, 1788.

CRYPTODIRA Cope (1868).

PAN-CHELONIOIDEA Joyce et al. (2004).

PROTOSTEGIDAE Cope (1872).

DESMATOCHELYS Williston (1894).

Desmatochelys cf. *D. lowii* Williston (1894).

4.1. Material referred

MUZ-562 (Fig. 3) is a semi-articulated specimen represented only by postcranial elements preserved in ventral view.

4.2. Occurrence

San Carlos quarry (29°04'11" N/100°47'12" W), Jiménez town, Coahuila State, Mexico. Late Cretaceous (Lower Campanian), Austin Formation.

4.3. Description

The length and width of the shell are 70 cm and 50 cm, respectively. Although the anterior left region of the shell is missing, it is possible to describe the shell. The bones that compose the shell show an important reduction of the osseous structure, which is evidenced by flat and slim bones. The elements that compose the plastron are less abundant and highly damaged. MUZ-562 has an oval carapace with a convex anterior margin. The forelimb is a true paddle, being notably larger and expanded than the hindlimbs.

4.4. Carapace

The following elements were recognized.

4.5. Nuchal

Most of the nuchal bone is preserved in the middle anterior edge of the carapace; it is trapezoidal in shape. It is very similar to what was observed in *D. lowii* (CNHM PR 385, Zangerl and Sloan, 1960), where the anterior edge is practically straight. But in MUZ-562, this same edge is more concave. It articulates laterally with peripheral 1 through a solid contact.

4.6. Neurals

Neural plates are not exposed in this specimen because they are covered by the vertebral column.

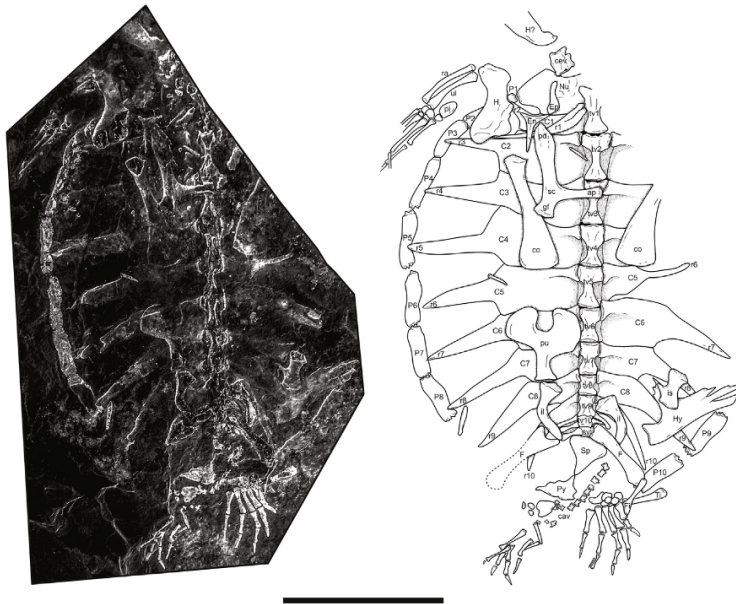


Fig. 3. MUZ-562 is observed in a ventral view: ap, acromion process; C, costals; co, coracoid; cav, caudal vertebrae; cev, cervical vertebrae; En, Entoplastron; Ep, Epiplastron; F, Femur; Fi, Fibula; gf, glenoid fossa; H, Humerus; Hy, Hypoplastron; il, ilium; is, ischium; Nu, nuchal; P, Peripheral; pi, pisiform; pu, pubis; Py, Pygal; r, ribs; ra, radius; sc, scapula; Sp, suprapygal; sv, sacral vertebrae; Ti, tibia; tv, thoracic vertebrae; ul, ulna. Scale bar represents 30 cm.

4.7. Suprapygal

The majority of the suprapygal is conserved. It is similar in shape to the fragment preserved in *D. lowii* (MNA V4516 from the Mancos Shale (Upper Cretaceous), Arizona, Elliott et al., 1997), but its posterior area is narrower in MUZ-562.

4.8. Pygal

The posterior end of the shell is somewhat disarticulated, however, we can observe a fragment of the pygal, which is a flat and thin triangular bone. It is relatively displaced from its original position, no contact with any peripheral bone is observed. This element has only been previously mentioned in the description of Williston (1894).

4.9. Costals

Costal bones are flattened, reduced, or practically vestigial. Eight costals are retained in articulation on the right side of the specimen. Costal 1 is associated with rib 2, and so on until the association between costal 8 with rib 9. On the left side of the specimen only costals 5 to 8 are observed.

4.10. Ribs

The ribs are wide and flat and there is no sharp distal delimitation between costals and ribs. It is possible to appreciate the insertion zone of the ribs in the peripherals. Ten ribs were preserved on the right side. In this same side, the first thoracic rib is displaced and observed between the second and third ribs and possibly articulate with the first peripheral. The second rib is a little displaced and stay in contact with the second peripheral, the third rib is in contact with the third peripheral, and so on until the association between the eighth rib is in contact with the eighth peripheral. On the left side, only ribs 6 to 10 were preserved. The ninth rib is in contact with the ninth peripheral and the tenth rib is in contact with the tenth peripheral.

4.11. Peripherals

The right peripherals 1–8 and left peripherals 9 and 10 are preserved in MUZ-562. All the peripherals are tightly articulated to each other with sinuous sutures. Peripherals 1 and 2 are the shortest in the series. Peripheral 1 is particularly interesting because it articulates laterally with the nuchal, as illustrated in *D. lowii* (Zangerl and Sloan, 1960), and in contrast to *D. padillai* in which peripheral 1 is in contact with the most anterior zone of the nuchal bone. Peripheral 3 is remarkable because it is curved with the posterior half inclined inward, while the remaining peripherals are practically straight. Peripherals 3–8 are longer than wide.

4.12. Plastron

The bones of the plastron are disarticulated and scattered and only the following elements were recognized.

4.13. Entoplastron

It is a tri-radial and T-shaped element with the anterior part of the lateral border rounded and in cranial direction. This morphology is different to the one observed in other specimens of *D. lowii* (i.e. CNHM PR 385, Zangerl and Sloan, 1960) where the entoplastron is arrow shaped.

4.14. Epiplastron

Only one is observed, and given the location, it is possible that it could be the left one. The epiplastron shows a knife shape and it is anteriorly expanded.

4.15. Hypoplastron

Only one fragment was preserved. It is displaced from its original position and is located over ribs 8 and 9. This bone is poorly preserved but the radial shape, which is an important characteristic to define

Desmatochelys, is clearly observed.

4.16. Vertebral column

4.16.1. Cervical vertebrae

In MUZ-562 two bones were preserved in a non-informative impression that could possibly be two cervical vertebrae, but due to the kind of preservation is not possible to describe it.

4.16.2. Thoracic vertebrae

The extant sea turtles like *Chelonia mydas* have ten thoracic vertebrae. Zangerl and Sloan (1960) documented the presence of seven well-preserved thoracic vertebrae for *D. lowii*, while Cadena and Parham (2015) illustrated the presence of seven well-preserved thoracic vertebrae. These vertebrae are very similar to the extant marine turtles in the fact that they are longer than wide and they are ventrally rounded with few foramina that correspond to the exit of spinal nerves. In MUZ-562 ten thoracic vertebrae are in articulation. It is important to mention that the tenth thoracic vertebra is articulated with one sacral vertebra. They are well articulated through synarthrotic contacts. In general, the thoracic vertebrae are similar to those found in other members of *Desmatochelys* (Zangerl and Sloan, 1960; Cadena and Parham, 2015). However, it is important to note in MUZ-562, vertebrae 5 and 6 are apparently wider than those reported by Zangerl and Sloan (1960) and Cadena and Parham (2015).

4.16.3. Sacral vertebrae

Williston (1894) mentions the presence of three sacral vertebrae but does not provide any description. Only one sacral vertebra was documented in MUZ-562. This sacral vertebra has contact anteriorly with the tenth thoracic vertebrae. The ribs of the sacral vertebra are obliquely directed downward.

4.16.4. Caudal vertebrae

In extant marine turtles, twelve or more vertebrae are present (Wyneken, 2001). They are short, and consequently the tail is also short. In addition, caudal vertebrae of females are shorter and their size decreases distally. On the other hand, caudal vertebrae of males are large with robust lateral and dorsal processes (Wyneken, 2001). In MUZ-562, the vertebral body is moderately long and the anterior part is concave, and the posterior is convex, so they are procoelous caudal vertebrae. Also they show well-developed zygapophyses and rudimentary transverse processes. The total number of caudal vertebrae in members of the genus *Desmatochelys* is unknown. In the specimen MUZ-562 thirteen caudal vertebrae are preserved, and some of them are articulated. The first eight could be considered the same size, and the other five smaller.

4.17. Pectoral girdle

The pectoral girdle is composed of two bones: the scapula and the coracoid. In MUZ-562, the scapula, is displaced from its original position, and the right coracoid, are preserved as well as the distal portion of the left coracoid. The pectoral girdle shows a tri-radiate structure. The glenoid fossa is formed by the scapula and the coracoid. The shortest of these processes is the glenoid process that has a constrained base and a broadened distal head to form part of the glenoid facet and the facet to attach with the scapula.

4.17.1. Scapula

It has a dorsal process and together with the acromion form an angle larger than 90°. In MUZ-562, the dorsal process is bigger than the acromial process. The acromial process is ventrally extended. The dorsal process of the scapula is slightly expanded distally, in addition this distal part is observed to be damaged, but it should have been rounded. In general, the scapula is placed at the level of the first thoracic

vertebra, whereas the acromion is extended from the scapula and articulates with the entoplastron.

4.17.2. Coracoid

It is a long bone that measures 23.5 cm. The same bone in the description of Zangerl and Sloan (1960) of *D. lowii* shows an approximate length of 21 cm. In *D. padillai*, only the distal part is preserved. In MUZ-562, the distal part of the coracoid is much larger and expanded than in other specimens described by Zangerl and Sloan (1960) and Cadena and Parham (2015).

4.17.3. Pelvic girdle

It is composed of three pairs of bones: the pubis and ischium made the ventral part of pelvis and the ilium the dorsal part. In specimen MUZ-562, the ilium and pubis on the right side were preserved, as well as the ilium and ischium on the left side. Given the disarticulation of these bones, the shape and size of the acetabulum are unknown.

4.17.4. Pubis

In ventral view the pubis is the larger bone of the girdle. The lateral process of the pubis is larger than the medial process. The lateral process shows a rounded profile that is also expanded. Between the lateral and the medial processes there is a valley that is narrow and with a "U" shape-notch. In contrast, in the specimen of *D. lowii* described by Zangerl and Sloan (1960), the lateral pubic process is smaller and with an almost square shape. The thyroid fenestra is more open than in other specimens of *D. lowii*. The medial process is rather ovoid and slightly more expanded. The posterior process is a rectangular structure.

4.17.5. Ilium

Both ilia are preserved. The ilium is a long bone and flat. The articular section is expanded and includes the flat surfaces to join the pubis and ischium. The distal surface is rounded, very similar to other specimens of *D. lowii* (Zangerl and Sloan, 1960).

4.17.6. Ischium

Only the right ischium is preserved, which is observed disarticulated and displaced. This bone was preserved in the specimens of *D. lowii* (Williston, 1894; Zangerl and Sloan, 1960). The ischium has an expanded articular end, which shows facets for the ilium and pubis. The distal part of the ischium is broad, nearly straight on its margin, with rounded angles, and moderately thick. Medially the bone is constricted. The medial process, which is situated about the middle of the bone, is conical, pointed and curved. The articular end is similar in size with the distal part, and the notch formed by the medial process is more open and U-shaped. In the specimen CNHM-PR385 of *D. lowii* the articular extremity is smaller and the notch formed by the medial process is narrower.

The anterior limbs are known in *D. padillai* and MUZ-562. From *D. lowii* forelimbs are known in the specimen collected in South Dakota and described by Zangerl and Sloan (1960) where the humerus and some fragments of the digits were recovered, the others specimens of *D. lowii* lack of these elements. In the following paragraph the shape and characteristics of the elements of the anterior right limb are described, based mainly in the combination of the preserved fragments of the bones, as well as using the impression (imprint) found in the marly limestone where the fossil is embedded (Fig. 4).

4.18. Right anterior limb

4.18.1. Humerus

It is a large bone, stout with the constricted middle region and also has a solid and wider proximal end. The diaphysis of the humerus is narrower than in *Archelon* and *Protostega*. The medial process is located almost at the same level as the caput humerus while the lateral process is found relatively close to the caput humerus. The distal end is also

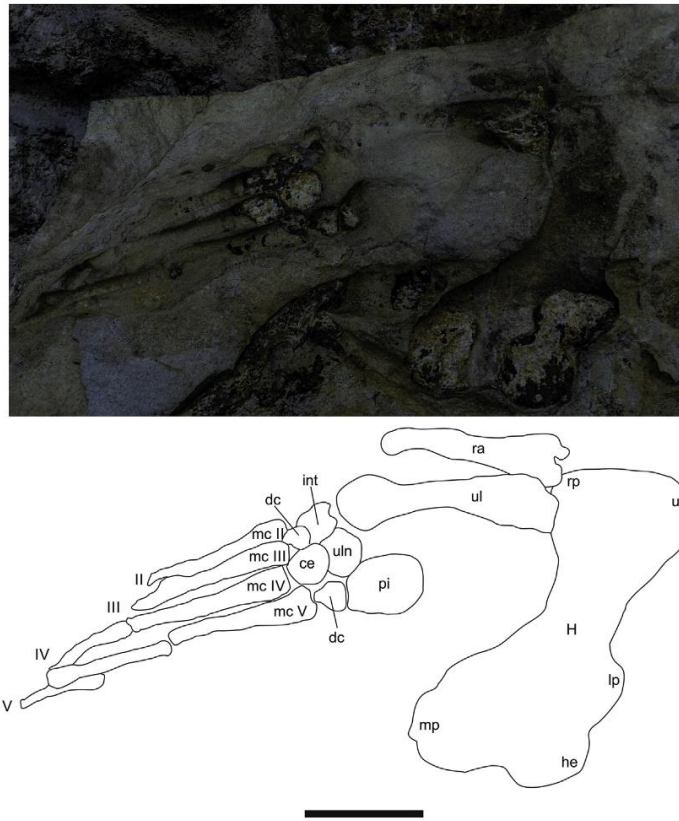


Fig. 4. Right anterior limb of MUZ-562: II-V, phalanges; ce, centrale; dc, distal carpals; H, Humerus; he, head of the humerus; in, intermedium; lp, lateral process; mc, metacarpals; mp, medial process; pi, pisiform; Ra, radius; rp, radial process; Ul, ulna; uln, ulnare; up, ulnare process. Scale bar represents 5 cm.

expanded. The ulnare process is pronounced and the radial process is bigger. The caput humerus is wider and semi-spherical. All of these characteristics, combined with a wide radial process, denote that the paddle-shape was able to have a wider axial rotation. This more pronounced forward inclination of the paddle-shape surface would result in faster acceleration.

4.18.2. Radius

It is not completely preserved. The proximal part is better preserved, however there is no detail about the articular surface. The distal and proximal ends are expanded. The radius is slender than the ulna, it is curved with a convex shape as well as the rest of the protostegids.

4.18.3. Ulna

It is better preserved than the radius. It is more robust and is significantly curved. The olecranon process can be seen, but further description is not possible due to weathering of this area. A partial articulation with the intermedium and ulnare is observed in this part.

4.18.4. Pisiform

It is an ovoid and elongated bone. It is articulated with distal carpal V. The pisiform is bigger and it is very similar from that observed in *Dermochelys coriacea* (Wyneken, 2001).

4.18.5. Ulnare

It is a pentagonal bone located between the pisiform and the

intermedium. It articulates with the centrale.

4.18.6. Intermedium

With a squarish shape it articulates with distal carpal II.

4.18.7. Centrale

It is circular in shape and it is articulated with the ulnare and the intermedium.

4.18.8. Distal carpals

Two distal carpals are preserved. Distal carpal II shows a semi-circular shape and contacts with metacarpal II. Distal carpal V is semi-triangular and it is articulated with the pisiform and metacarpal V.

4.18.9. Metacarpals

Metacarpals II-V were preserved. They were elongated elements.

4.18.10. Phalanges

Only three of them were preserved and only two were articulated with digits IV and V and the last one was displaced from its original position, but it seem that this one could also be articulated with digit V.

4.18.11. Left anterior limb

An imprint that is similar to the diaphysis of right humerus was preserved in the top part, so this imprint could be interpreted as part of the left humerus.

The posterior limbs that were preserved in the specimen MUZ-562 are important because they were not preserved in other specimens of *Desmatochelys*, with the exception of the femur. The presence of these new elements in MUZ-562 contributes to improving the knowledge about the marine turtle morphology from the Cretaceous.

4.18.12. Femur

In MUZ-562 both femora were preserved. The right femur shows the internal view of its proximal tip; the rest of this bone is hidden. The left femur is not displaced and it is possible to observe the femur head, trochanter, tibial and fibular condyles. In general view, the femur of MUZ-562 is similar to the femur of *D. lowii* described by Williston (1894) and by Zangerl and Sloan (1960). The femur of MUZ-562 is shorter than the humerus, however, it is relatively longer than in any of the modern sea turtles. The femur is slender, distally less expanded and the head is more spherical. The trochanters are individual processes, but ventrally are connected. At the distal end of the femur, the articulation surface for the tibia is more bulbous in contrast to the articulation with the fibula.

4.18.13. Right posterior autopodium

This autopodium is disarticulated and the majority of their components are displaced from their original position. Near this autopodium, four caudal vertebrae can be observed along with a bone fragment that is not possible to identify.

4.18.14. Astragalus

It is not well preserved, so the shape could be squarish. It shows a half-moon shaped notch in the place where the tibia and the fibula articulate.

4.18.15. Calcaneum

It shows a sub-squarish shape and it is smaller than the astragalus.

4.18.16. Distal tarsals

Three were preserved, which show a squarish shape. The one that is placed near the astragalus could correspond to distal tarsal I. According to the elongated shape of this element, it resembles *Dermochelys coriacea* (Wyneken, 2001).

4.18.17. Metatarsals

There are three, elongated and disarticulated metatarsals.

4.18.18. Phalanges

Digits I–V are disarticulated and displaced from their original position. The phalangeal formula for the right posterior limb could be the same as that one observed in the left posterior limb (see below) (Fig. 5).

4.19. Left posterior autopodium

4.19.1. Tibia

It is relatively shorter in comparison with the tibia found in Cheloniidae (Zangerl and Sloan, 1960). It is more robust than the fibula. Its proximal section is wider and more rounded compared to the distal end.

4.19.2. Fibula

It is slender and shorter than the tibia. Its proximal end is rounded and the distal outline is not well defined, however a narrower articular zone can be easily observed. The tibia and the fibula are displaced from their original position.

4.19.3. Astragalus

The shape is almost squarish and it is slightly displaced from its original position and it is articulated with the first distal tarsal.

4.19.4. Calcaneum

It shows a squarish shape and it is articulated with the third distal tarsal.

4.19.5. Distal tarsals

Three distal tarsals are present and one of them is displaced from its original position. Distal tarsals II and III are articulated with metatarsals II and III respectively.

4.19.6. Metatarsals

Five metatarsals were preserved, and well articulated. The first metatarsal is stout and shorter than the other four.

4.19.7. Phalanges

They are practically well articulated, allowing observing the five digits of the left posterior limb. The phalangeal formula of MUZ-562 would be 2-3-3-3-2 (Fig. 6).

5. Discussion

The described *Desmatochelys* cf. *D. lowii* is the first evidence of a representative of the family Protostegidae from the Austin Formation in Mexico. This new specimen (MUZ-562) shows some differences with previously described specimens assigned to *Desmatochelys*. In spite of these differences, we designate the Mexican specimen to *Desmatochelys* cf. *D. lowii*, because the preservation does not allow us making a detailed morphological and comparative study.

The anterior edge of the nuchal in specimen CNHM-PR385 of *Desmatochelys lowii* (Zangerl and Sloan, 1960) is practically straight, but in MUZ-562, this same edge is more concave. The suprapygals are triangular and similar in shape to the fragment preserved in specimen MNAV4516 of *D. lowii* (Elliott et al., 1997), but its posterior area is narrower in MUZ-562. The first peripheral is particularly interesting because it articulates laterally with the nuchal, and in this way it is different from the contact illustrated in *D. padillai* (FCG-CBP 01, Cadena and Parham, 2015), in which the first peripheral is in contact with the most anterior zone of the nuchal bone. In MUZ-562 the first and second peripherals are shorter and narrower than observed in *D. lowii* (CNHM-PR385, Zangerl and Sloan, 1960) and *D. padillai* (FCG-CBP 01, Cadena and Parham, 2015). The entoplastron is a T-shaped element with the anterior part of its lateral borders rounded and in cranial direction. This morphology is different to what is observed in other specimens of *D. lowii* (CNHM-PR385, Zangerl and Sloan, 1960), where the entoplastron is arrow shaped. In MUZ-562, the distal part of the coracoid is much larger and expanded, than in other specimens CNHM-PR385 and FCG-CBP 01 described by Zangerl and Sloan (1960) and Cadena and Parham (2015), respectively. The pubis in ventral view shows a lateral process larger than the medial process, and the lateral process shows a rounded and expanded profile. Between the lateral process and the medial process there is a valley that is narrow and with a “U” shape notch. In contrast, in the specimen CNHM-PR385 of *D. lowii* described by Zangerl and Sloan (1960), the lateral pubic process is smaller and with an almost square shape. The thyroid fenestra in MUZ-562 is more open than in other specimen of *D. lowii* (CNHM-PR385, Zangerl and Sloan, 1960). The medial process is rather ovoid and slightly more expanded in MUZ-562 than in the specimen CNHM-PR385 of *D. lowii* described by Zangerl and Sloan (1960). The posterior process is a rectangular structure. The valley illustrated between the lateral process and the medial process is a wide open “V” shape in specimen CNHM-PR385 of *D. lowii* (Zangerl and Sloan, 1960). The notch formed in the medial process of the ischium in MUZ-562 is more open and U-shaped. In *D. lowii* (CNHM-PR385) the articular extremity is smaller and the notch formed by the medial process is more closed. The pisiform is proportionally bigger in MUZ-562 and similar in shape to *Dermochelys coriacea* (Wyneken, 2001). This bone is shown in *D. padillai* (Cadena and Parham, 2015) and it is small and round.

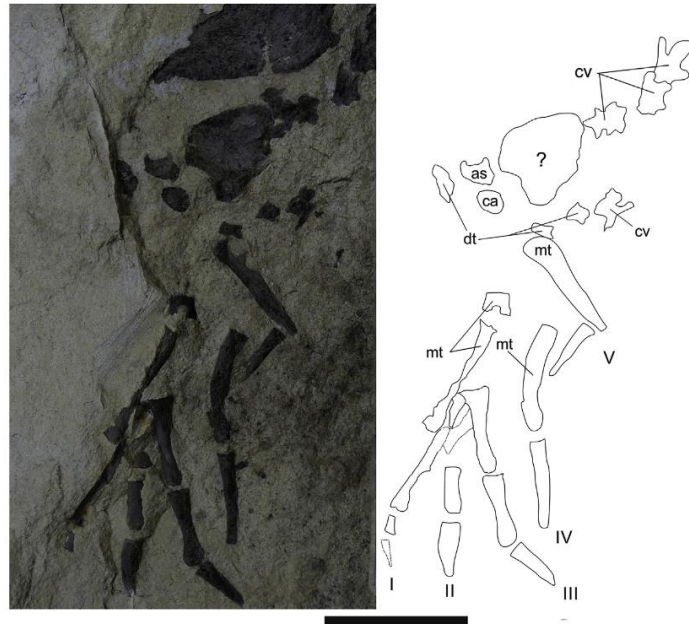


Fig. 5. Right posterior limb of MUZ-562: I–V, phalanges; as, astragalus; ca, calcaneo; cav caudal vertebrae; dt, distal tarsals; mt, metatarsals. Scale bar represents 5 cm.

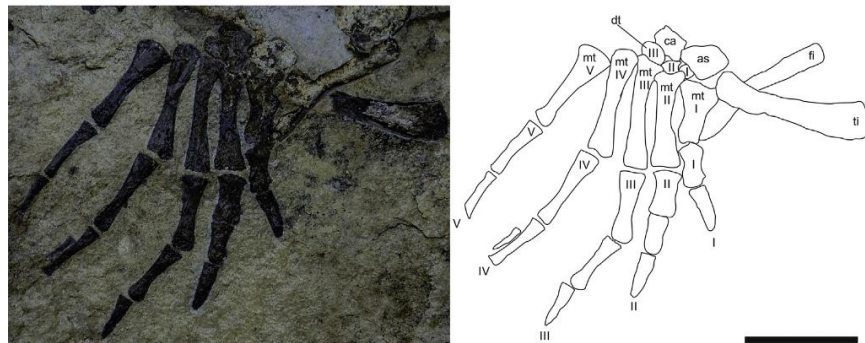


Fig. 6. Left posterior limb of MUZ-562: I–V, phalanges; as, astragalus; ca, calcaneo; dt, distal tarsals; fi, fibula; mt, metatarsals; ti, tibia. Scale bar represents 5 cm.

The present Mexican specimen assigned to *Desmatochelys* cf. *D. lowii* also provides important information about the posterior limb anatomy of Protostegidae. Posterior limbs are poorly known in this group, being better known in *Protostega gigas* (CM1420, Wieland, 1906) and *Rhinochelys nammourensis* (MSNM V3933, Tong et al., 2006). The posterior limb of MUZ-562 is very similar to the one observed in specimen CM1420 of *P. gigas* because they share the same phalangeal formula: 2-3-3-3-2. On the other hand, specimen MSNM V3933 of *R. nammourensis* shows a different phalangeal formula: 2-3-3-3-3 (Tong et al., 2006). The posterior limbs of *Desmatochelys* are poorly known. In the specimen KUVV 1200 described by Williston (1894) an incomplete femur is preserved. In the specimen CNHM PR 385 described by Zangerl and Sloan (1960) a femur, tibia and a tarsal element are recognized. In the specimen CVM 003 described by Nicholls (1992) there is no mention about the preservation of any of the elements of the posterior limbs. On the other hand, Elliott et al. (1997), described for specimen MNA

V4516 a damaged femur, and they also documented some tarsals. There is no mention of posterior limbs in Cadena and Parham's (2015) description of specimen FCG-CBP 01 of *D. padillai*. Consequently, the posterior limbs of MUZ-562 are the best preserved for *Desmatochelys*, providing valuable information about the limb structures of this taxon. In the Mexican specimen, both posterior limbs were preserved. The presence of these new elements contributes to a better understanding and knowledge about the marine turtles from the Cretaceous.

This new specimen assigned to *Desmatochelys* cf. *D. lowii* extends the stratigraphic range of *Desmatochelys*, which was known from the Aptian-Albian of Colombia, from the Cenomanian of Nebraska and from the Turonian of Arizona, Kansas and South Dakota (Williston, 1894; Zangerl and Sloan, 1960; Nicholls, 1992; Elliott et al., 1997; Cadena and Parham, 2015). Nicholls (1992) reports the presence of *Desmatochelys* in the Campanian of Vancouver, but this record seems dubious, because the materials are fragmentary. In this way, the discovery and

description of the Mexican specimen contributes to extend the *Desmatochelys* record beyond the Turonian up to the Campanian. The fossil record of *Desmatochelys lowii* shows there is a gap during the Coniancian and the Santonian.

6. Conclusions

The main specimens attributed to *Desmatochelys lowii* come from different Late Cretaceous localities along the Western Interior Sea Way in North America. The specimen reported here is the first formal description of a *Desmatochelys* from Mexico and represents the southern-most record of *Desmatochelys lowii* for North America during the Cretaceous. *Desmatochelys cf. lowii* is a representative of one of the most enigmatic clades of sea turtles, the Protostegidae. This semi-articulated specimen from the Campanian of Mexico is represented only by post-cranial elements. It is important to highlight the preservation of articulated hindlimbs that provides previously unknown morphological data for the genus *Desmatochelys* and also for the clade Protostegidae. Although we recognized some differences with previously described specimens of *D. lowii*, the preservation of the Mexican specimen does not allow us recognizing it as a new species of *Desmatochelys*.

Acknowledgements

We are grateful to the Museo Paleontológico de Múzquiz for the support in this research and allowing us to work with the specimen described in this work. Special thanks to Carlos Zapata Jaime for donating the specimen for his study. We are also thankful to MSc. Katherine Bramble for reviewing the English grammar of the original manuscript. In addition, the extraordinary work done by Maria Luisa in taking and editing photographs is appreciated. I further extend my thanks to M.C. Rene Hernandez Rivera for their confidence and teaching in the field and the laboratory. The first author thanks María Guadalupe Conde Gutierrez for their support. The authors would like to thank the regional editor Dr. Francisco. J. Vega and three anonymous reviewers for their valuable comments that improved the quality of this manuscript. I further extend my thanks to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for their support. The main support of this project is from CONACyT scholarship 545282.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>.

References

- Batsch, A.J., 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena, Germany.
- Cadena, E.A., Parham, J.F., 2015. Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia. *PaleoBios* 32, 1–42.
- Carrasco, B.V., 1963. Estratigrafía de la parte Superior del Grupo Austin en Jiménez Coahuila (México): Revista del Instituto Mexicano del Petróleo, vol. 1. pp. 18–25.
- Carrasco, B.V., 1969. Amonitas del Campaniano Inferior del Norte de Coahuila. *Soc. Geol. Mex.* 30 (2), 144–151.
- Collins, J.I., 1970. The chelonian *Rhinochelys seeleyi* from the upper cretaceous of England and France. *Palaeontology* 13, 355–378.
- Cope, E.D., 1868. On the origin of genera. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 20, 242–300.
- Cope, E.D., 1872. A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata. *Proc. Am. Phil. Soc.* 12, 1872.
- Elliott, D.K., Irby, G.V., Hutchinson, J.H., 1997. *Desmatochelys lowii*, a marine turtle from the Upper Cretaceous. In: Callaway, J.M., Nicholls, E.M. (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, pp. 243–258.
- Evers, S.W., Benson, R.B.J., 2018. A new phylogenetic hypothesis of turtles with implications for the timing and number of evolutionary transitions to marine lifestyles in the group. *Palaeontology* 1–42. <https://doi.org/10.1111/pala.12384>.
- Evers, S.W., Barrett, P.M., Benson, R.B.J., 2019. Anatomy of *Rhinochelys pulchriceps* (Protostegidae) and marine adaptation during the early evolution of chelonoids. *PeerJ* 7, e6811. <https://doi.org/10.7717/peerj.6811>.
- Hirayama, R., 1994. Phylogenetic systematics of chelonoid sea turtles. *Isl. Arc* 3, 270–284.
- Hirayama, R., 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392 (6677), 705–708.
- Hooks, G.E., 1998. Systematic revision of the Protostegidae, with a redescription of *Calcarichelys gemma* Zangerl, 1953. *J. Vertebr. Paleontol.* 18, 85–98.
- Joyce, W.G., 2007. Phylogenetic relationships of mesozoic turtles. *Bull. - Peabody Mus. Nat. Hist.* 48 (1), 3–102.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Gauthier, J.A., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clades names, as exemplified by turtles. *J. Paleontol.* 78 (5), 989–1013.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Lyson, T.R., Warnock, R.C.M., Donoghue, P.C.J., 2013. A divergence dating analysis of turtles using fossil calibrations: an example of best practices. *J. Paleontol.* 87, 612–634.
- Kear, B.P., Lee, M.S.Y., 2006. A primitive protostegid from Australia and early sea turtle evolution. *Biol. Lett.* 2, 116–119.
- Lapparent de Broin, F., Murelaga, X., Farres, F., Altamiras, J., 2014. An exceptional chelonoid turtle, *Osonachelys decorata* nov. gen., nov. sp., from the Eocene (Bartonian) of Catalonia (Spain). *Geobios* 47, 111–132.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017. A new platicheilyidae (Pan-Pleurodira) from the late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers Palaeontol.* 3 (2), 161–174.
- López-Conde, O.A., Alvarado-Ortega, J., 2017. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México. In: XV Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 80.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., Porras-Múzquiz, H., 2018a. The first records of Protostegidae in Mexico (late cretaceous) poster. In: 78th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, (Albuquerque, NM, USA).
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018b. Turtles from the late cretaceous (campanian) of el Gallo formation, Baja California, Mexico. *J. South Am. Earth Sci.* 88, 693–699.
- Mlynarski, M., 1976. Testudines. In: Kuhn, O. (Ed.), *Handbuch der Palaeoherpetologie*. Friedrich Pfeil, Stuttgart, pp. 130.
- Near, T.J., Meylan, P.A., Shaffer, H.B., 2005. Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: an example using turtles. *Am. Nat.* 165, 137–146.
- Nicholls, E., 1992. Note on the occurrence of the marine turtle *Desmatochelys* (Reptilia: Chelonioida) from the upper cretaceous of Vancouver Island. *Can. J. Earth Sci.* 29 (2), 377–380.
- Parham, J.F., Otero, R.A., Suarez, M.E., 2014. A sea turtle skull from the Cretaceous of Chile with comments on the taxonomy and biogeography of *Euclastes* (formerly *Osteopygis*). *Cretac. Res.* 49, 181–189.
- Rabi, M., Sukhanov, V.B., Egorova, V.N., Danilov, I., 2014. Osteology, relationships, and ecology of *Annemys* (Testudines, Eucryptodira) from the late Jurassic of Shar Teg, Mongolia, and phylogenetic definitions for Xinjiangchelyidae, sinemydidae, and macrobaenidae. *J. Vertebr. Paleontol.* 34 (2), 327–352.
- Raselli, I., 2018. Comparative cranial morphology of the Late Cretaceous protostegid sea turtle *Desmatochelys lowii*. *PeerJ* 6, e5964. <https://doi.org/10.7717/peerj.5964>.
- Reeside, B.J., 1927. The Cephalopods of the Eagle Sandstone and Related Formations in the Western Interior of the United States: United States Government Printed Office. Professional Paper 151, 23, 16m.17.
- Rodríguez-De la Rosa, R.A., Porras-Múzquiz, H.G., Blanco-Piñón, A., 2011. *Desmatochelys lowii* (Chelonioida, Protostegidae) en el Turoniano del norte de México. In: XII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 120–121.
- Shumard, B.F., 1860. Descriptions of new Cretaceous fossils from Texas. *Trans. Acad. Sci. St. Louis* 1, 590–610.
- Silva-Martínez, L.E., Blanco-Piñón, A., León-González, J.A., 2014. Equinoideos del Cretácico Tardío del Norte de Coahuila, México. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 66 (2), 377–395.
- Stinnesbeck, W., Irfim, C., Schmidt, H., Rindfleisch, A., Buchy, M.C., Frey, E., González-González, A., Vega, F.J., Cavin, L., Keller, G., Smith, K.T., 2005. A new lithographic limestone deposit in the upper cretaceous Austin group at el Rosario, county of Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Rev. Mex. Cienc. Biol.* 22 (3), 401–418.
- Taff, B.J., 1892. Reports on the cretaceous area north of the Colorado river. *Annu. Rep. Geol. Surv. Texas* 3, 267–379.
- Tong, H., Hirayama, R., Makhoul, E., Escuillé, F., 2006. *Rhinochelys* (Chelonioida: Protostegidae) from the late cretaceous (cenomanian) of Nammoura, Lebanon. *Atti Soc. it. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano* 147 (1), 113–138.
- Wieland, G.R., 1906. The osteology of Protostega. *Mem. Carnegie Mus.* 2, 279–298 figs. 1–8, pis. 31–33.
- Williston, S.M., 1894. A New Turtle from the Benton Cretaceous. 3. *Kansas University Quarterly*, pp. 5–18.
- Wyneken, J., 2001. The Anatomy of the Sea Turtles. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470, pp. 172.
- Young, K., 1963. Upper Cretaceous Ammonites from the Gulf Coast of the United States: University of Texas Publication Number 6304, pp. 48–123.
- Zangerl, R., 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part III. The turtles of the family Protostegidae. *Fieldiana Geol.* 3, 59–133.
- Zangerl, R., 1980. Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and chelonoid sea turtles. *Integr. Comp. Biol.* 20, 585–596.
- Zangerl, R., Sloan, R.E., 1960. A new specimen of *Desmatochelys lowii* (Williston), a primitive chelonoid sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana Geol.* 14, 7–40.

CAPÍTULO II

López-Conde, O.A., Alvarado-Ortega, J., 2017. Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*. Paleontología Mexicana. Volumen 6, número 2, pp. 79-89.

PALEONTOLOGÍA MEXICANA
VOLUMEN 6, NÚM. 2, 2017, P. 79-89

Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*

López-Conde, Oliver Ariel^{a,*}; Alvarado-Ortega, Jesús^b

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510.

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510.

*vertebrate_palaentology@comunidad.unam.mx

Resumen

Se realizó un estudio morfológico con los caparazones de cada uno de los ejemplares pertenecientes al género *Notoemys*, el cual, por el momento, únicamente se distribuye en el continente americano, teniendo un alcance estratigráfico que va del Jurásico Tardío (Oxfordiano) al Cretácico Temprano (Valanginiano). Se usaron únicamente los caparazones debido a que no todos los representantes de este género disponen de elementos craneales y postcraneales. El uso de los caparazones en este estudio morfológico es adecuado debido a que cuentan con los caracteres morfológicos y diagnósticos que definen a este género de tortugas. El objetivo principal consiste en presentar las variaciones anatómicas observadas tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho como del plastrón en cada especie, con ello actualizando la información existente para este taxón de tortugas y generar un documento donde se encuentre la descripción morfológica de los caparazones de las especies del género *Notoemys*. Con el reciente descubrimiento y descripción de una nueva especie de este género para el Jurásico Tardío de México se incrementa la diversidad de este grupo de tortugas, además de ampliar la distribución de *Notoemys* en América.

Palabras clave: Biogeografía, Cretácico Temprano, Jurásico Tardío, *Notoemys*, Pan-Pleurodira, Testudines.

Abstract

A morphological study was carried out with the carapace of each member of the genus *Notoemys*. The aim of this study is to present the anatomical variations observed in the plates and in the scutes in the corns of the carapace and plastron on each species; to update the information of this taxon of fossil turtles; and generate a document in which it found all the morphological descriptions of the *Notoemys* members. The distribution of this fossil turtles were only in America, and the stratigraphic reach of this genus was from Late Jurassic (Oxfordian) to Early Cretaceous (Valanginian). In most of the members of this genus the shell is well preserved in the fossil record, and only few specimens have skull or axial elements. The use of the shells in this morphological study is adequate because they have the morphological and diagnostic characteristics that define this turtle genus. With the recent discovery and description of a new species of this genus for the Late Jurassic of Mexico the diversity of this group of turtles increases, in addition to expanding the distribution of *Notoemys* in America.

Keywords: Biogeography, Early Cretaceous, Late Jurassic, *Notoemys*, Pan-Pleurodira, Testudines.

1. Introducción

Cattoi y Freiberg (1961) propusieron el género *Notoemys*, el cuál actualmente está constituido por cuatro especies, todas colectadas en el continente americano. El primer representante del género *Notoemys* colectado y descrito fue *Notoemys laticentralis* (Cattoi y Freiberg, 1961) del Jurásico Tardío (Titoniano) de Argentina. Posteriormente se colectó al representante más antiguo de este género, *Notoemys oxfordiensis* (de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001) del Jurásico Tardío (Oxfordiano) de Cuba. *Notoemys zapatoacaensis* (Cadena-Rueda y Gaffney, 2005) de Colombia, es el único ejemplar hasta el momento de este género que se conoce para el Cretácico Temprano (Valanginiano) (Cadena-Rueda y Gaffney, 2015). Recientemente, en yacimientos ubicados en Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México se colectó y describió *Notoemys tlaxiacoensis* (López-Conde *et al.*, 2016) también del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) (Figura 1).

Los miembros del género *Notoemys* se obtuvieron de secuencias estratigráficas marinas y transicionales, con abundantes invertebrados y reptiles marinos (Bräm, 1965; Fernández y de la Fuente, 1994; de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001; Cadena-Rueda y Gaffney, 2005; López-Conde *et al.*, 2016). Estas especies son conocidas principalmente por sus caparazones. Otra particularidad de *Notoemys* es lo

bien osificado de sus caparazones, pero con la presencia de fontanelas centrales en el plastrón, en contraste con lo que ocurre en la mayoría de las tortugas marinas que muestran una reducción en la osificación del caparazón (Brand *et al.*, 2003). La preservación de extremidades en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* muestra que el fémur es ligeramente más largo que el húmero, estas proporciones son típicas para tortugas no marinas, por lo que no existe la total evidencia de la formación de aletas (Joyce y Gauthier, 2004).

La evidencia tafonómica, paleoambiental y morfológica nos ha permitido conocer que los representantes del género *Notoemys* eran habitantes de aguas poco profundas con una cierta tolerancia o preferencia por las aguas salobres sobre las aguas saladas. Sin embargo, incluso aquellos que preferían hábitats marinos se encontraban restringidas a zonas de lagunas ya que sus extremidades estaban escasamente adaptadas para ambientes marinos. Pero esta tolerancia a ambientes marinos les ayudó a dispersarse a lo largo de la línea de costa y entre los continentes durante la fragmentación temprana de Pangea a lo largo del corredor hispánico (López-Conde *et al.*, 2015 a y b).

El objetivo principal de este trabajo consiste en presentar las variaciones morfológicas observadas tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho como plastrón de las diferentes especies del género *Notoemys*.

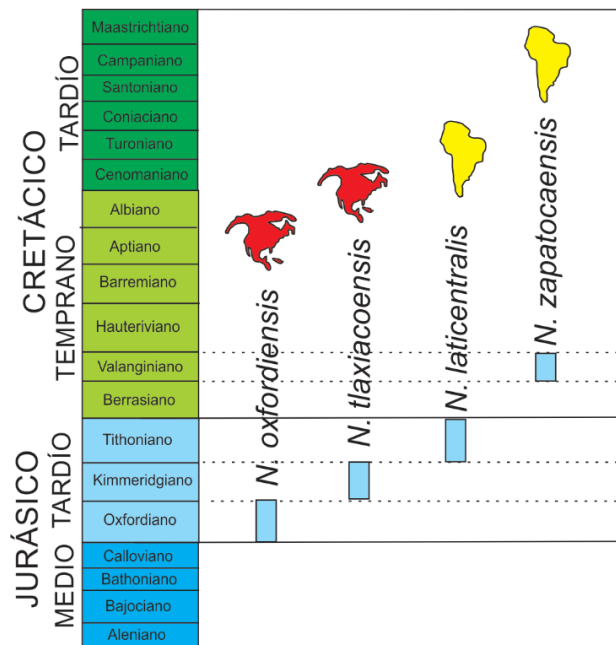


Figura 1. Alcance estratigráfico del género *Notoemys* (Modificado de López-Conde, 2016).

2. Material y métodos

El método consistió en realizar un estudio morfológico de cada uno de los ejemplares pertenecientes al género *Notoemys*. Señalando de esta forma las variaciones observadas, tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho, como plastrón entre las diferentes especies. Incrementado de esta manera la información existente en la morfología del caparazón de las especies de este género, al añadirle lo descrito en *N. tlaxiacoensis*.

Los fósiles enlistados a continuación son los materiales de estudio de los ejemplares de las tortugas marinas del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano del género *Notoemys*.

Notoemys laticentralis: MACN-18043 (Holotipo), carapacho completo (Figura 2), colectado en Las Lajas, Neuquén, Argentina, Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Titoniano). Resguardado en Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

Notoemys laticentralis: MOZ-PV-2487 (Paratipo), ejemplar que conserva un molde del carapacho y el plastrón (Figura 3), colectado en Cerro Lotena, departamento de Zapala, Neuquén, Argentina, Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Titoniano). Resguardado en el Museo Olsacher de Zapala, Neuquén, Argentina.

Notoemys zapatocaensis: MGJRG IPN 15-EAC 140120031 (Holotipo), carapacho y plastrón (Figura

4), colectado en Zapatoca, Departamento de Santander, Formación El Caucho, Cretácico Temprano (Valanginiano). Resguardado en Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Instituto Colombiano de Geología y Minas - Ingeominas, Bogotá, Colombia.

Notoemys oxfordiensis: MNHNCu-P (Holotipo) carapacho y plastrón (Figura 5), colectado en Viñales, Formación La Jagua, Jurásico Tardío (Oxfordiano). Resguardado en El Museo Nacional de Historia Natural, La Habana, Cuba.

Notoemys tlaxiacoensis: IGM-4861 (Holotipo), carapacho y el plastrón (Figura 6) colectado en Tlaxiaco, Oaxaca, México, Formación Sabinal, Jurásico Tardío (Kimmeridgiano). Resguardado en La Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrillat", IG, UNAM, Ciudad de México.

Abreviaciones Institucionales: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina (MACN). Museo Olsacher de Zapala, Neuquén, Argentina (MOZ). Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Instituto Colombiano de Geología y Minas - Ingeominas, Bogotá, Colombia (MGJRG). Museo Nacional de Historia Natural, La Habana, Cuba (MNHNCu). Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrillat", IG, UNAM, Ciudad de México (IGM).

3. Paleontología sistemática

Orden Testudines Batsch, 1788
Pan-Pleurodira Joyce *et al.*, 2004
Familia Platycheilyidae Bräm, 1965

Posee una sutura debido a la articulación de la pelvis tanto en el carapacho como el plastrón, presenta una muesca en el xifiplastron y el escudo cervical, una serie de ocho placas neurales que se continúan con dos suprapigiales, un mesoplastrón más ancho que largo y que no hace contacto con la línea media, una fontanela entre el hioplastrón y el hipoplastrón, formación del tubérculo articular en el borde anterior de la primera costilla torácica, el caparazón con el borde anterior amplio y recto y la zona posterior estrechándose con márgenes rectos.

Género *Notoemys* Cattoi y Freiberg, 1961

Cuenta con un caparazón relativamente suave, aplanado y sin ornamentaciones, carece de supramarginales, cuenta con dos suprapigiales, placas neurales más anchas que largas y una cicatriz ilíaca que está restringida a la costal 8.

Carapacho. En *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis* y *N. tlaxiacoensis* su forma es condiforme, en el caso de *N. oxfordiensis* su forma subcuadrangular debido a que sus bordes laterales resultan ser paralelos. El carapacho de los representantes de este género es relativamente pequeño en tamaño con un máximo aproximado de 30 cm para *N.*



Figura 2. Carapacho de *Notoemys laticentralis* (MACN-18043). Escala gráfica igual a 10 cm.

laticentralis, *N. zapatocaensis* y *N. oxfordiensis*, en el caso de *N. tlaxiacoensis* la longitud aproximada se estima en 35 cm, lo cual lo convertiría en el ejemplar de mayor tamaño conocido para el género *Notoemys* (López-Conde, 2016). De forma general el caparazón no presenta protuberancias u ornamentaciones tanto en el borde como en toda su superficie. En ninguno de los ejemplares se observa la presencia de supramarginales (Figura 7).

Placas óseas. Nucal: es más ancha que larga y de forma hexagonal en *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis*, y *N. oxfordiensis*. En *N. tlaxiacoensis* este elemento no se conservó. Neurales: la forma de las placas neurales es la siguiente: *N. laticentralis*, n1 = hexagonal, n2 = rectangular, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 – n8 hexagonal; *N. zapatocaensis*, n1 – n2 = hexagonal, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 = hexagonal, n6 = irregular, n7 = hexagonal,



Figura 3. Carapacho y plastrón de *Notoemys laticentralis* (MOZ-PV-2487). Escala gráfica igual a 10 cm.



Figura 4. Carapacho y plastrón de *Notoemys zapatocaensis* (MGJRG IPN 15-EAC 140120031). Fotografías proporcionadas por el Geólogo Mauricio Pardo Jaramillo. Escala gráfica igual a 10 cm.

n8 = trapezoidal; *N. oxfordiensis*, n1 = hexagonal, n2 = rectangular, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 = hexagonal, n6 = irregular. Es importante mencionar que las seis neurales se han conservado como impresión y de las n7 y n8 se desconoce su forma. *N. tlaxiacoensis* n1 – n8 = hexagonales. Suprapigial 1: En *N. laticentralis* su forma es trapezoidal, en *N. zapatoacaensis* y *N. tlaxiacoensis* su forma es rectangular y en *N. oxfordiensis* no se conoce. Suprapigial 2: en *N. laticentralis* su forma es subhexagonal, en *N.*

zapatoacaensis su forma es pentagonal, y en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conoce su forma. Pigial: en *N. laticentralis* su forma es rectangular, en *N. zapatoacaensis* su forma es irregular, y en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conoce. Costales: de forma general resultan ser más anchos que largos en todas las especies, en *N. laticentralis* su forma puede ser hexagonal o rectangular, en *N. zapatoacaensis* su forma es rectangular, en *N. oxfordiensis* son impresiones en la roca y se pueden observar de forma



Figura 5. Carapacho y plastrón de *Notoemys oxfordiensis* (MNHNCu-P). Fotografías proporcionadas por el Ing. Yasmani Ceballos Izquierdo. Escala gráfica igual a 10 cm.



Figura 6. Carapacho y plastrón de *Notoemys tlaxiacoensis* (IGM-4861). Escala gráfica igual a 10 cm.

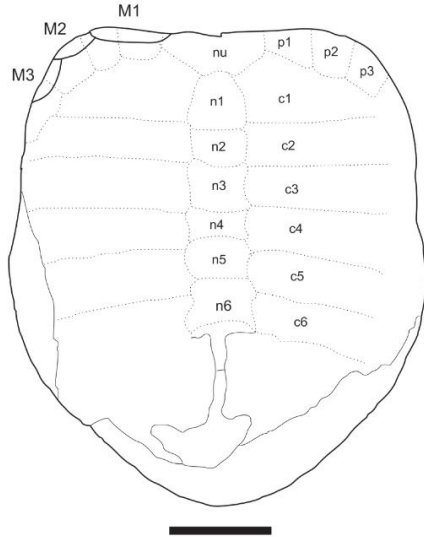
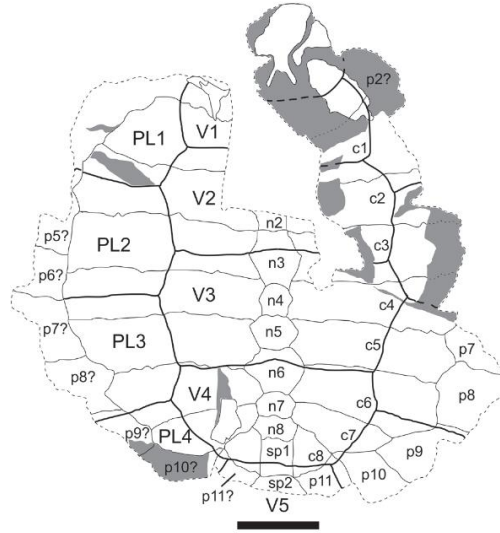
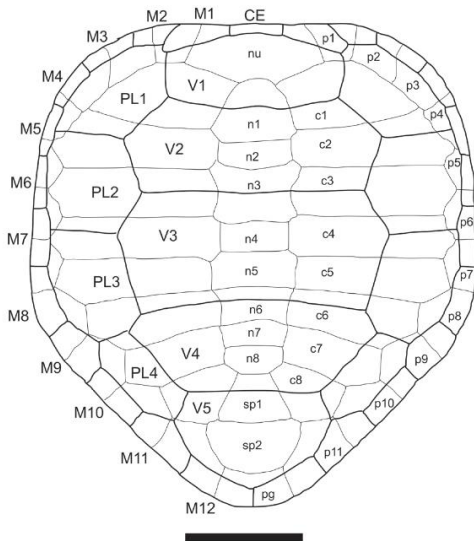
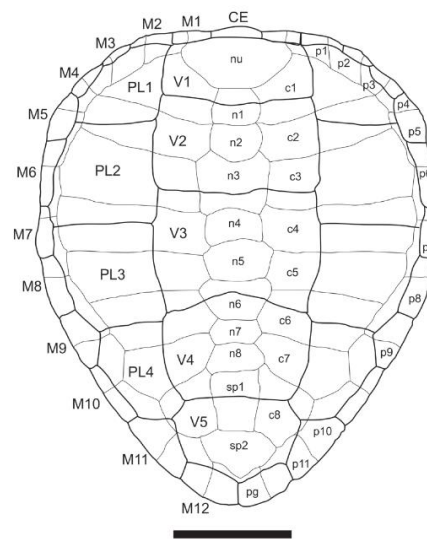
*Notoemys oxfordiensis**Notoemys tlaxiacoensis**Notoemys laticentralis**Notoemys zapatocaensis*

Figura 7. Carapachos de los representantes del género *Notoemys*. Abreviaciones: nu, nucal; n, neural; sp, suprapigial; pg, pigial; c, costal; p, periféricas; CE, cervical; V, vertebral; PL, pleural; M, marginal. Escala gráfica igual a 5cm.

hexagonal e irregular y en *N. tlaxiacoensis* su forma puede ser hexagonal o rectangular. Periféricas: en *N. laticentralis* de la p1 – p3 su forma es trapezoidal y de la p4 – p11 subpentagonales, en *N. zapatoacaensis* de la p1 – p4 su forma es cuadrada, de la p5 – p7 rectangulares y de la p8 – p11 subpentagonales, en *N. oxfordiensis* de la p1 – p3 su forma es trapezoidal, de la p8 – p9 cuadradas, las restantes no se conservaron, en *N. tlaxiacoensis* sólo se conocen de la p5 – p11 y su forma es subrectangular. De forma general en todos los representantes las placas óseas periféricas son más largas que anchas.

Escudos córneos. Escudo cervical: en *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* su forma es rectangular, en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Escudos vertebrales: de forma general los escudos vertebrales son más anchos que largos. En *N. laticentralis* v1 subcuadrangular, v2 – v4 hexagonal, v5 heptagonal, en *N. zapatoacaensis* v1 – v3 rectangular, v4 hexagonal, v5 heptagonal, en *N. oxfordiensis* no se conocen, *N. tlaxiacoensis* v1 rectangular, v2 – v4 hexagonal, v5 heptagonal. Escudos pleurales: en *N. laticentralis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular, *N. zapatoacaensis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular, *N. oxfordiensis* no se conocen, *N. tlaxiacoensis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular. Escudos marginales: *N. laticentralis* m1 – m2 trapezoidal, m3 – m8 rectangular, m9 pentagonal, m10 rectangular, m11 pentagonal, m12 rectangular, *N. zapatoacaensis* m1 – m2 rectangular, m3 oval, m4 – m8 rectangular, m9 pentagonal, m10 rectangular, m11 pentagonal, m12 rectangular, *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conocen.

Plastrón. En el género *Notoemys* el plastrón es de menor tamaño con relación al carapacho. El lóbulo anterior es más ancho y más corto y el lóbulo posterior es el componente más largo del plastrón. Tanto en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* el lóbulo anterior es redondeado y carece de tuberosidades en el borde. *N. zapatoacaensis* tiene el lóbulo anterior recto con tuberosidades reducidas en ambas esquinas laterales. En *N. tlaxiacoensis* no se conoce el lóbulo anterior ni posterior. El plastrón está firmemente unido al caparazón por un puente corto, este tipo de unión se mantiene por la inserción de contrafuertes en la zona axilar e inguinal. La presencia de una o dos fontanelas en el plastrón se ha llegado a considerar como una evidencia de dimorfismo sexual (Cadena-Rueda *et al.*, 2013) (Figura 8).

Placas óseas. Entoplastrón: en *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* es de forma romboidal y toca ligeramente el borde del lóbulo anterior del plastrón separando completamente el epiplastrón. En *N. oxfordiensis* no se extiende anteriormente para separar el epiplastrón. Epiplastrón: es de forma trapezoidal en *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis* y *N. oxfordiensis*. Hioplastrón: se puede considerar similar en forma para los representantes del género *Notoemys*. Es la zona donde se ubica la escotadura axilar. Mesoplastrón: varían las dimensiones de acuerdo a la especie, observándose un menor tamaño en *N. zapatoacaensis* y un mayor tamaño en *N. tlaxiacoensis*. Es de forma triangular

y generalmente es más largo que ancho y no hace contacto con la línea media. Hipoplastrón: es similar en forma en todos los representantes de este género, pero resulta ser más ancho que largo en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis*. Es la zona donde se ubica la escotadura inguinal. Xifiplastrón: similar en forma, pero varía en lo ancho de acuerdo a la presencia de una fontanela hioplastrón-xifiplastrón ya que en este caso es más delgado el xifiplastrón. Si se presenta la fontanela solo en el hioplastrón-xifiplastrón esta zona resulta ser más ancha.

Fontanela. Es importante mencionar al único representante del género *Platycheilus*, que también es parte de la familia *Platycheilyidae*, *P. oberndorferi* (Wagner, 1853) presenta dos fontanelas una entre el hioplastrón-hipoplastrón y la otra entre el hioplastrón-xifiplastrón. *N. oxfordiensis* presenta una sola fontanela entre el hioplastrón-hipoplastrón. Por otro lado *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* (paratipo) tienen una sola fontanela larga que va desde el hioplastrón-xifiplastrón. Cabe señalar que el holotipo de *N. zapatoacaensis* de acuerdo a su descripción presenta en la parte posterior del plastrón una fontanela entre el hioplastrón-xifiplastrón. En *N. tlaxiacoensis* se observa una fontanela en el área comprendida entre el hioplastrón-hipoplastrón, se aprecia posteriormente la sutura de la línea media y se logra identificar al parecer una segunda fontanela formada entre el hioplastrón-xifiplastrón. El número de fontanelas y la forma de la escotadura anal que puede ser en forma de "U" o "V" se puede utilizar como carácter relacionado al dimorfismo sexual, esto se ha reportado anteriormente durante la descripción del paratipo de *N. zapatoacaensis* (Cadena-Rueda *et al.*, 2013).

Escudos córneos. Intergular: De forma pentagonal, similar en forma en *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis* y *N. oxfordiensis*. Siendo más delgado y largo en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis*. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Gular: en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* son de forma triangular en *N. zapatoacaensis* son rectangulares por lo que tienen una mayor superficie de contacto con el lóbulo anterior ya que son más anchos que largos. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Este escudo cubre la mayor parte del entoplastrón. Humeral: en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* son más grandes y de forma casi pentagonal, en cambio en *N. zapatoacaensis* son más de forma trapezoidal. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Este escudo cubre gran parte del epiplastrón y la parte anterior del hioplastrón. Pectoral: prácticamente similares en forma y tamaño en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis*, es ligeramente cóncavo en el surco de la zona anterior y posterior del escudo. En *N. zapatoacaensis* el trazo del surco es más recto tanto en la porción anterior y posterior además de no conservarse la zona lateral. En *N. tlaxiacoensis* sólo se conoce la parte posterior de este escudo, el surco formado por el escudo pectoral es ligeramente cóncavo anteriormente. De forma general este escudo cubre la mayor parte del hioplastrón y se extiende en la porción anterior del mesoplastrón. Abdominal: este escudo es prácticamente similar en todos

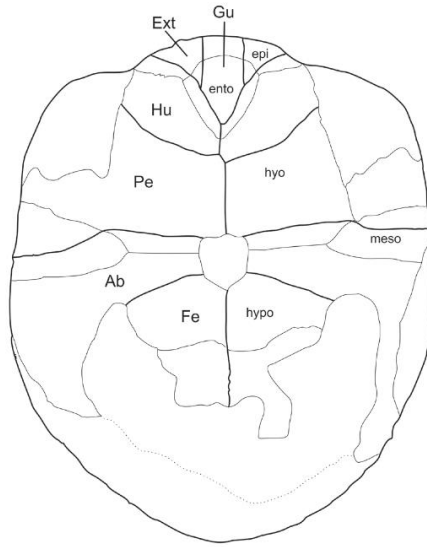
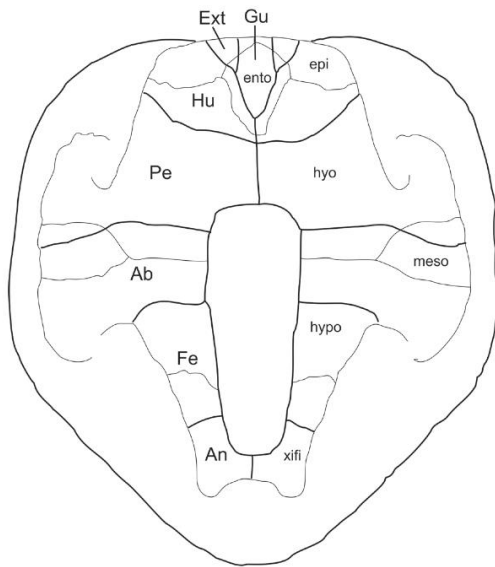
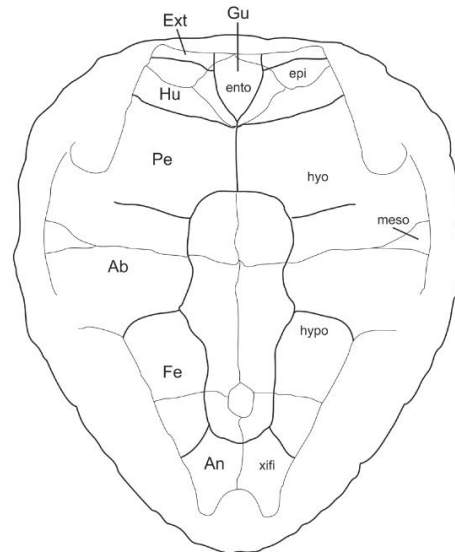
*Notoemys oxfordiensis**Notoemys tlaxiacoensis**Notoemys laticentralis**Notoemys zapatoacaensis*

Figura 8. Plastrón de los representantes del género *Notoemys*. Abreviaciones: ento, entoplastrón; epi, epiplastrón; hypo, hioplastrón; meso, mesoplastrón; hypo, hipoplastrón; xifi, xifiplastrón; Gu, gular; Ext, estragular; Hu, humeral; Pe, pectoral; Ab, abdominal; Fe, femoral; An, anal. Escala gráfica igual a 5cm.

los representantes del género *Notoemys*, con excepción en *N. zapatoacaensis* donde es mayor la superficie de este escudo y al parecer no pasa el surco formado entre el escudo abdominal y femoral sobre el mesoplastrón. En los demás representantes este escudo cubre la zona posterior del hioplastrón, prácticamente todo el mesoplastrón con excepción de su zona anterior y también el hipoplastrón faltándole cubrir una porción del área posterior. El surco formado entre el escudo abdominal y femoral lateralmente se ubica en la escotadura inguinal. Femoral: escudo similar en los representantes del género *Notoemys*, este escudo cubre la zona posterior del hipoplastrón y la mayor parte del xifiplastrón. Anal: similar en forma y dimensiones en *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis*, aunque variando la forma de la escotadura anal. En *N. tlaxiacoensis* sólo se conservó una pequeña porción lateral, en tanto en *N. oxfordiensis* esta zona no se conservó.

4. Discusión

Actualmente no existe duda alguna con relación a la pertenencia taxonómica de cada especie ubicada dentro del género *Notoemys*, debido a que cada uno de ellas se apega a la diagnosis propuesta para este género por Cattoi y Freiberg (1961). El estudio morfológico se realizó con el caparazón de las tortugas ya que es el elemento mejor conservado, este análisis morfológico se basó en con las placas óseas y escudos córneos tanto del carapacho como del plastrón, haciendo notar en algunos casos la variabilidad morfológica y en otros, su similitud. Es importante resaltar que para un estudio más detallado de este grupo lo adecuado sería contar con ejemplares lo más completos posible, ya que de esta forma se podrían observar si existen diferencias en los demás elementos de su anatomía, y con ellos se brindarían nuevos elementos para hacer una diagnosis más robusta de este grupo.

Recientemente se ha desatado una controversia con relación a la pertenencia al género *Notoemys* del ejemplar colectado en Cuba, esto debido a que investigadores cubanos consideran pertinente mantener a este ejemplar como originalmente fue descrito, *Caribemys oxfordiensis* (de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001) y no tomar en cuenta la revisión realizada por Cadena-Rueda y Gaffney (2005), en donde mediante una revisión de ambos géneros consideraron que el ejemplar de Cuba debía ser reasignado y nombrado como *Notoemys oxfordiensis*.

5. Implicaciones biogeográficas

Notoemys es un género de tortugas fósiles ubicado dentro de las Pan-Pleurodiras, estas tortugas tuvieron su distribución en Laurasia y Gondwana y posiblemente utilizaron el corredor hispánico como su principal ruta de dispersión, haciendo uso de los mares someros que se

originaron durante la fragmentación de Pangea (Figura 9). *Notoemys* ha sido encontrado en el Oxfordiano de Cuba (*N. oxfordiensis*), en el Kimmerdgiense de México (*N. tlaxiacoensis*), en el Titoniano de Argentina (*N. laticentralis*) y en el Valanginiense de Colombia (*N. zapatoacaensis*). Los ejemplares más antiguos se ubican en Laurasia donde se encuentran los ejemplares de Cuba y México y que posiblemente a partir del corredor hispánico se distribuyera a América del Sur y posiblemente a Europa (López-Conde, 2016). El que únicamente este género de tortugas se haya encontrado hasta el momento en América, se debe posiblemente a que su origen fue durante la fragmentación temprana de Pangea, en algún punto del naciente corredor hispánico que sería coincidente con la distribución de masas continentales y océanos durante el Jurásico Tardío (Storey, 1995). Se han descrito el mismo número de ejemplares tanto para América del Norte como América del Sur, pero aún así el registro fósil de este grupo de tortugas continúa siendo escaso. Es relevante mencionar que al menos con este grupo de tortugas no se cumplen las distintas teorías, que hablan de un intercambio faunístico del Mar de Tethys con dirección al Proto-Pacífico a través del corredor hispánico como ocurrió con otros reptiles marinos y peces (Gasparini, 1977; López-Conde, 2016). Se ha considerado que es igualmente parsimonioso postular el origen del linaje Pan-Pleurodira tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur, pero para algunos autores es más plausible postular que Pan-Pleurodira se originó en el hemisferio sur y que se dispersó hacia masas continentales vecinas, como la parte norte de Pangea (Gaffney y Meylan, 1988). Para el género *Notoemys* el registro fósil nos indica que posiblemente el origen de estas tortugas pudo ser en durante el Jurásico Tardío en algún punto del corredor hispánico (López-Conde *et al.*, 2016).

6. Conclusiones

Los datos obtenidos mediante el estudio morfológico del género *Notoemys* en este trabajo amplía el conocimiento de cada uno de los elementos óseos y córneos del caparazón de las especies ubicadas dentro de este género, y de cómo estos elementos pueden llegar a ser similares o variar de una especie a otra. Mediante esta revisión se pudo observar que cada una de las especies responde adecuadamente a la diagnosis que originalmente se realizó para este género. Se espera en un futuro obtener ejemplares de cada especie más completos y con estos nuevos materiales realizar un estudio más profundo y a detalle de otros caracteres que harían más robusta la diagnosis de estas especies, con lo que se conocerían los huecos morfológicos existentes.

Con relación a la controversia existente sobre la ubicación taxonómica del ejemplar de Cuba, Cadena-Rueda y Gaffney (2005) llegaron a la conclusión de que "*Caribemys oxfordiensis*" debería colocarse dentro del género *Notoemys*, esto basado en una reevaluación de los criterios diagnósticos proporcionados durante el estudio

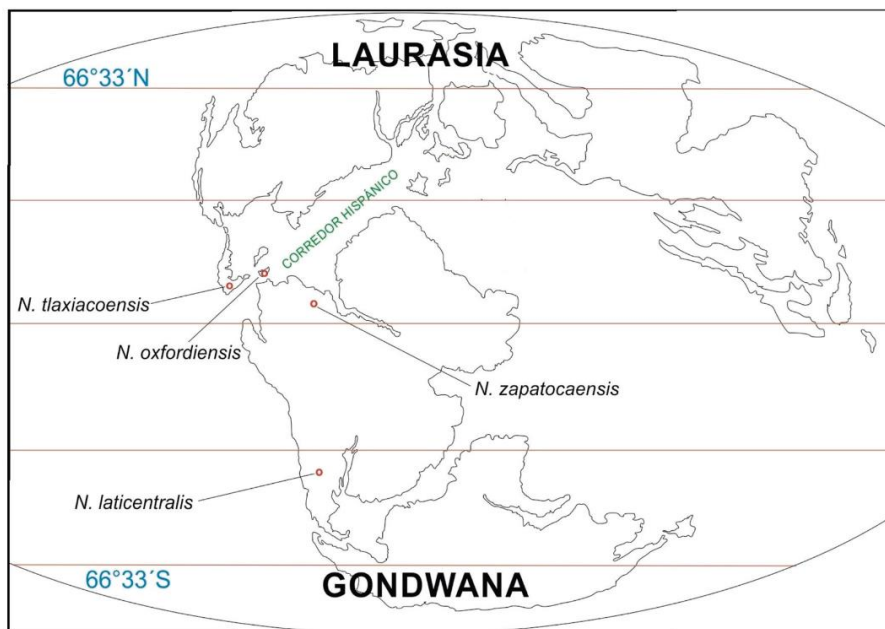


Figura 9. Distribución del género *Notoemys* en Laurasia y Gondwana y ubicación del corredor hispánico (Modificado de López-Conde, 2016).

del ejemplar de Colombia. Actualmente *Caribemys* sería una sinonimia de *Notoemys* y en los distintos estudios se considera correcto esta reasignación realizada por Cadena-Rueda y Gaffney (2005).

Independientemente del origen geográfico de Pan-Pleurodira, es evidente que el género *Notoemys* se pudo haber originado en Laurasia o en un sitio posiblemente ubicado a lo largo del naciente corredor hispánico durante el mismo Jurásico Tardío o quizá el Jurásico Medio, siendo esto lo más parsimonioso debido a la evidencia fósil y las edades de dichos ejemplares. De esta forma el género *Notoemys* hizo uso del corredor hispánico distribuyéndose tanto en Laurasia, Gondwana y diversificándose en Europa en el otro grupo de tortugas que completa la diversidad de la Familia Platycheilyidae. Con ayuda de la evidencia fósil se puede observar que este grupo de tortugas no siguió el patrón de distribución observado en otros reptiles marinos y peces, los cuales se distribuyeron en el corredor hispánico a partir del mar de Tethys (López-Conde, 2016). Lo único que nos queda esperar es que el registro fósil se enriquezca con nuevos descubrimientos y nos brinden más información tanto taxonómica como biogeográfica del género *Notoemys*.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a las siguientes colecciones paleontológicas por las facilidades prestadas durante

la estancia realizada en cada una de ellas. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina). MOZ-PV, Museo Olsacher de Zapala, Colección Paleontológica de Vertebrados (Neuquén, Argentina). MEF, Museo Egidio Feruglio (Chubut, Argentina). Además, quiero también agradecer al Ing. Yasmani Ceballos Izquierdo por proporcionarme el material fotográfico de *Notoemys oxfordiensis* y al Geólogo Mauricio Pardo Jaramillo del Museo Geológico Nacional José Royo y Gómez por proporcionarme el material fotográfico de *Notoemys zapatoacaensis*, dicho material fue utilizado en esta publicación. Se agradece a los revisores anónimos que con sus aportaciones ayudaron a mejorar este trabajo. La elaboración de esta publicación tuvo el apoyo por parte del proyecto PAPIIT-IN106011 y IN 207314 y la beca CONACyT 545282.

Referencias

- Batsch, A.J.G.C., 1788, *Versucheiner Anleitung, zur Kenntni Bund Geschichte der Thiere und Mineralien*: Akademische Buchhandlung, Jena, 528 pp.
- Bräm, H., 1965, *Die Schildkrötenausdemoberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn*: Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 83, 1–190.
- Brand, L.R., Hussey, M., Taylor, J., 2003, *Taphonomy of freshwater turtles: decay and disarticulation in controlled experiments*: Journal of Taphonomy, 1, 233–245.

- Cadena-Rueda, E.A., Gaffney, E., 2005, *Notoemys zapatoacaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the early Cretaceous of Colombia: American Museum Novitates, 3470, 1–19.
- Cadena-Rueda, E.A., Jaramillo, C.A., Bloch, J.I., 2013, New material of the Platycheilyid turtle *Notoemys zapatoacaensis* from the Early Cretaceous of Colombia; implications for understanding pleurodira evolution, *en* Brinkman, D.B. et al., (eds), Morphology and evolution of turtles, vertebrate paleobiology and paleoanthropology, 105–120.
- Cadena-Rueda, E.A., Gaffney, E., 2015, A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clades Platycheilyidae and Dortokidae: Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, 56(1), 3–20.
- Cattoi, N., Freiberg, M.A., 1961, Nuevo hallazgo de Chelonia extinguidos en la República Argentina: Physis, 22, 202.
- de la Fuente, M.S., Iturralde-Vinent, M., 2001, A new Pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba: Journal of Paleontology, 75, 860–869.
- Fernández, M.S., de la Fuente, M., 1994, Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: the oldest Gondwanian pleurodiran turtle: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 193, 81–105.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., 1988, A phylogeny of turtle, *en* Benton, M.J. (ed), The Phylogeny and classification of the tetrapods: Clarendon Press, Oxford, 157–219.
- Gasparini Z., 1977, Consideraciones sobre los Metriorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia): su origen, taxonomía y distribución geográfica: Obra del Centenario del Museo de La Plata, 5, 1–9.
- Joyce, W.G., Gauthier, J.A., 2004, Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins: Proceedings of the Royal Society of London, 271, 1–5.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Gauthier, J.A., 2004, Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles: Journal of Paleontology, 78, 989–1013.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015a, The oldest record of Testudines in Mexico (Late Jurassic, Sabinal Formation, Oaxaca): Journal of Vertebrate Paleontology, 35, 167–186.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015b, Tortuga Platycheilyidae del Kimmeridgiano marino de Oaxaca, México, *en* Reynoso, V.H., Flores-Mejía, P., Aguilar, F.J., Moreno-Bedmar, J.A. (compiladores), Programa y resúmenes del XIV Congreso Nacional de Paleontología, Melchor Múzquiz, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C.: Paleontología Mexicana, Volumen especial, 1.
- López-Conde, O.A., 2016, Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México: Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 81 pp.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2016, A new Platycheilyid (Pan-Pleurodira) from the late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico: Papers in Palaeontology, 1–14.
- Storey, B.C., 1995, The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwana land: Nature, 377, 301–308.
- Wagner, A., 1853, Beschreibung einer fossilen Schildkröten und etlicher anderer Reptilien-Überreste aus den lithographischen Schiefer und dem grünen Sandstein von Kehlheim: Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse, 7(1), 25–37.

Manuscrito recibido: Octubre 24, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Diciembre 1, 2017.

Manuscrito aceptado: Diciembre 4, 2017.

CAPÍTULO III

López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018. Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*. Volume 88, pp.693-699.

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.10.005>

Journal of South American Earth Sciences 88 (2018) 693–699



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jsames



Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico



Oliver A. López-Conde^{a,*}, Juliana Sterli^b, María L. Chavarría-Arellano^a, Donald B. Brinkman^c, Marisol Montellano-Ballesteros^d

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b CONICET-Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, Trelew, Chubut, 9100, Argentina

^c Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Box 7500, Drumheller, Alberta, T0J 0Y0, Canada

^d Depto. Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, 04510, Ciudad de México, CDMX, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:
Campanian
El Gallo Formation
El Rosario
Laramidia
Late Cretaceous
North America
Testudinata

ABSTRACT

Turtles are typically important members of Late Cretaceous vertebrate assemblages throughout North America, and are considered a useful tool to define biogeographic patterns. In Mexico, Cretaceous turtles have been recorded in the states of Baja California, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Puebla, and Sonora; specifically the state of Coahuila shows so far, the highest diversity of turtles. In this paper, the diversity of Late Cretaceous turtles from the El Gallo Formation (Baja California) is reviewed. Previously, only *Naomichelys speciosa* was recognized in this Formation. Based on fragments with distinctive sculpture patterns four additional taxa are recognized, *Compsemys victa*, *Basilemys* sp., Trionychidae indet., and cf. Chelydridae. With the recognition of these new taxa, the knowledge of Cretaceous turtles diversity of the El Gallo Formation is increased. This assemblage is unusual compared to other North American turtle assemblages because it suggests the presence of previously unrecognized biogeographic patterns. Here we report the first record of *Basilemys* sp. from the Late Cretaceous of Mexico and the presence of cf. Chelydridae on the western side of Laramidia.

1. Introduction

The Mesozoic fossil record of turtles from Mexico is important regarding their taxonomical and biogeographical implications. Mexico has the southern-most Cretaceous localities in North America, so these localities are a milestone for establishing latitudinal patterns of distribution (Brinkman, 2014). The first fossil record of a turtle recovered in Mexico was found in the Late Cretaceous (Turonian) sediments in the locality “División de Peyotes” (Parras, Coahuila) reported by Aguilera (1896). Among the specimens collected in this locality, there were shell elements that Aguilera (1896) identified as Trionychidae. Subsequently, Mesozoic turtles from several Mexican localities ranging in age from the Late Jurassic to the Late Cretaceous were reported (see Appendix).

Now a days, the oldest fossil turtles known from Mexico are Jurassic in age and are represented by the platychelyid *Notoemys tlaxiacoensis*, recently discovered in the Sabinial Formation (Oaxaca) (López-Conde et al., 2015, 2016; López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017). The Early

Cretaceous turtles from Mexico are known from only one locality, the Tlayúa quarry, near Tepexi de Rodríguez (Puebla), which include well-preserved and complete specimens that represent at least two species (Reynoso et al., 2000). The Late Cretaceous fossil turtles have been collected mostly in formations located in Northern Mexico, including the Corral de Enmedio and Packard Shale formations of the Cabullona Group in Sonora (Lucas et al., 1995), the Agua Nueva Formation in Nuevo León (Ifrim, 2006), Aguja, Austin, Cañón del Tule, Cerro del Pueblo, Eagle Ford, Indidura, Javelina, and Olmos formations in Coahuila, the San Carlos Formation in Chihuahua (Brinkman, 2014; López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017), and the El Gallo Formation in Baja California (Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca, 2000; López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017). The southernmost record of Late Cretaceous turtles in Mexico are from a Maastrichtian locality in the Ocozocoautla Formation in Chiapas (Carbot-Chanona and Than-Marchese, 2013; Brinkman, 2014). All the Cretaceous turtle records from Mexico are summarized in the Appendix.

In this paper, the turtle assemblage from El Gallo Formation (Baja

* Corresponding author.

E-mail addresses: oliver_hockey@hotmail.com (O.A. López-Conde), jsterli@mef.org.ar (J. Sterli), mariachavarra@outlook.com (M.L. Chavarría-Arellano), don.brinkman@gov.ab.ca (D.B. Brinkman), marmont@unam.mx (M. Montellano-Ballesteros).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.10.005>

Received 2 July 2018; Received in revised form 26 September 2018; Accepted 15 October 2018

Available online 16 October 2018

0895-9811/ © 2018 Published by Elsevier Ltd.

California) is reviewed and new occurrences are reported. This fossil assemblage is of particular biogeographic interest because it is one of the most Southwestern Late Cretaceous vertebrate assemblages that is known for North America and is one of the few localities from the western side of Laramidia. Previously, the only fossil turtle known from this Formation was *Naomichelys speciosa* (Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca, 2000; Romo de Vivar, 2011; García-Alcantara, 2016). This turtle is widely distributed in Canada and the USA (Joyce, 2017); but in Mexico it has only been reported in Baja California. In order to understand the turtle assemblage of the El Gallo Formation and its biogeographic significance, all available fragments of turtles that have been collected in the Formation, were examined. Even if they are poorly preserved, small turtle shell fragments with or without ornamentation could be sufficiently informative and lead to a precise taxonomic identification.

2. Geological setting

The El Gallo Formation described by Kilmer (1963) is a rich fossiliferous geological unit that extends for about 7.5 km west of the town El Rosario de Arriba (Baja California, México). Kilmer (1963) divided the El Gallo Formation into La Escarpa, El Disecado, and El Castillo members. This Formation is a deposit of 500–1300 m thick that covers the La BocanaRoja Formation and overlies the Rosario Formation. All three Formations are a part of the Late Cretaceous Peninsular Range forearc basin complex (Renne et al., 1991). The stratigraphy of the Formation indicates that the depositional environment was extremely active; it has a retrogradational sequence of deposits from braided fluvial systems, to a tidal subenvironment followed by a marine transgression (Schile, 1974; Fulford and Busby, 1993; Fastovsky et al., 2014). Currently, some studies are being carried out in order to describe the depositional environment of this Formation, and to understand the taphonomical processes that affected the fossils in this area (Fastovsky personal communication).

The age of El Gallo was determined by high-resolution $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ coming from four rhyolite tuffs from the La Escarpa and El Disecado members. This analysis suggests an age of 74.87 ± 0.05 Ma to 73.59 ± 0.09 Ma, corresponding to the Late Campanian (Renne et al., 1991). This Formation is the major outcrop of Cretaceous non-marine rocks on the Pacific edge of North America (Morris, 1974a, 1976; Renne et al., 1991; Fulford and Busby, 1993; Busby, 2004; Peacock et al., 2014). Micro and macro vertebrate fossils have been recovered from El Disecado member (Morris, 1974b, 1976; Renne et al., 1991; Romo de Vivar, 2011; García-Alcantara, 2016; Chavarría-Arellano, 2014, 2017;

Chavarría-Arellano et al., 2018). Fiesta de Huesos, Motherload, OK, ROS 51, and Tortugario are the sites within the El Gallo Formation where the turtle shell remains studied herein were collected (Fig. 1).

3. Materials and methods

The majority of the fossil material studied here was collected in different field seasons between 2004 and 2018, organized by the Universidad Autónoma de México, an institution that has research projects in order to collect, identify, and preserve fossils from the El Gallo Formation. Previous collections were conducted by other institutions as well. For example, the staff of The Museum of Natural History Los Angeles County (California) carried out a series of paleontological expeditions in the area of Baja California. As a result of these expeditions, an important collection of fossil vertebrates was obtained, among which turtles are mentioned (Lillegraven, 1976). After the prospecting by paleontologists from The Museum of Natural History Los Angeles County (California) the work in this area was suspended, except for sporadic expeditions by the staff of the Universidad Autónoma de Baja California (Rodríguez-de la Rosa and Aranda Manteca, 2000).

The collection technique is simple; most of the shell fragments are picked up from the surface and added to a collection bin. Generally, sediment is collected in sacks from different localities, and in the laboratory, through a sieving technique, the shell fragments are recovered.

3.1. Institutional abbreviations

FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A.; IGM, Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrillat”, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México; LSUMNS, Louisiana State University Museum of Natural Science; SECCP, Secretaría de Educación y Cultura, Colección Paleontológica, Coahuila, México; SMP, The State Museum of Pennsylvania, Harrisburg, Pennsylvania, USA; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

3.2. Material reviewed

Ten shell fragments were reviewed: IGM-11165, IGM-11166, IGM-11167, IGM-11168, IGM-11169, IGM-11170, IGM-11171, IGM-11172, IGM-11173, and IGM-11174.

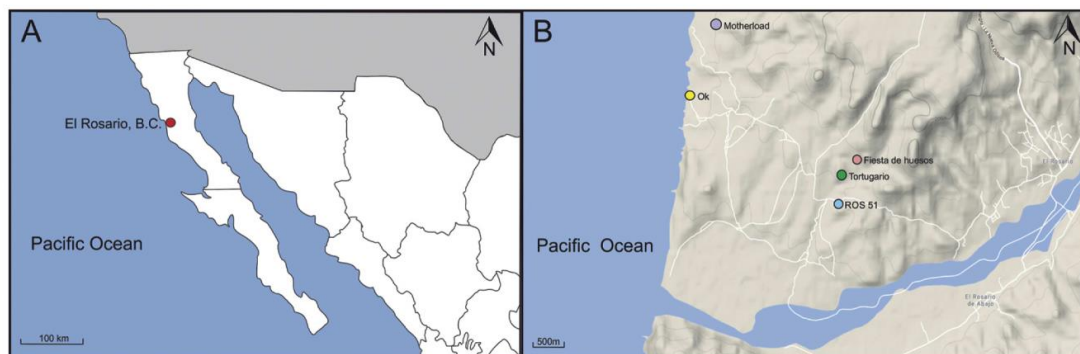


Fig. 1. A: Map of the northwest of Mexico where the town of El Rosario (Baja California) is located. B: Localities in the El Gallo Formation where turtle shell fragments were collected.

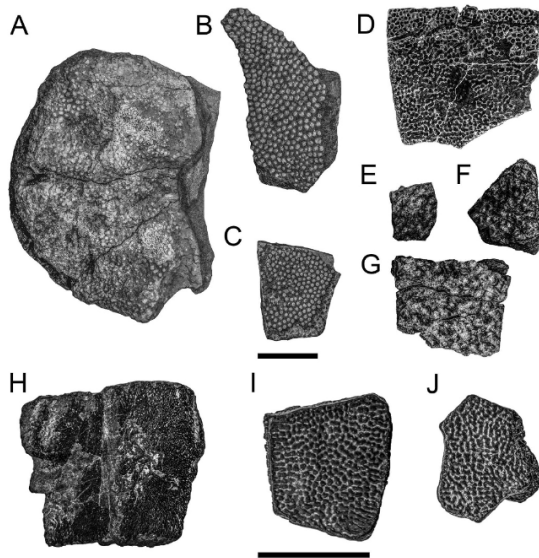


Fig. 2. Fragments of turtle shell remains from the El Gallo Formation (Baja California). All specimens in dorsal view: A–C, *Naomichelys speciosa*, three shell fragments; A, IGM 11165; B, IGM 11166; C, IGM 11167. D, Trionychidae indet., one shell fragment; D, IGM 11168. E–G, *Basilemys* sp., three shell fragments; E, IGM 11169; F, IGM 11170; G, IGM 11171. H, cf. Chelydridae, fragment of peripheral plate; H, IGM 11172. I–J, *Compssemys victa*, two shell fragments; I, IGM 11173; J, IGM 11174. Scale bar represents 20 mm.

3.3. Comparative materials

The materials used for the comparison correspond to those published by: Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Stankey (2006), Sullivan et al. (2013), Brinkman (2014), and Joyce et al. (2014).

4. Systematic paleontology

TESTUDINATA Klein, 1760
 PERICHELYDIA Joyce, 2017
 HELOCHELYDRIDAE Nopcsa, 1928
 NAOMICHELYS Hay, 1908
Naomichelys speciosa Hay, 1908

Referred specimen — IGM-11165 (Fig. 2A); IGM-11166 (Fig. 2B) and IGM-11167 (Fig. 2C), three shell fragments.

Occurrence — Locality Motherload (30°04'35" N-115°46'49" W), near El Rosario town, Baja California, México. El Gallo Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description — Due to the nature of the preservation of the plates, it has not been possible to determine to which part of the carapace or plastron they belong. They are three fragments of the shell with the characteristic ornamentation of tubercles observed in *N. speciosa*. The average size of the tubercles described here are 1–2 mm in height and 2 mm in length, and dislocate easily from the surface. This fragments were compared with the materials FMNH PR273 (Joyce et al., 2014). At the El Gallo Formation the fragments belonging to *N. speciosa* are abundant in many different localities, with *N. speciosa* being the most abundant turtle in this Formation. Hence, it had been considered as the only type of turtles recorded in this Formation.

Remarks — The North American helochelydrid record is restricted to *Naomichelys speciosa*, which has been reported from the Aptian to

Campanian. But a relatively wider diversity for this lineage is recognized in the Cretaceous of Europe (Joyce et al., 2011; Joyce, 2017). The geographical distribution of this clade is restricted to North America and Europe, so in a way it demonstrates the faunal connection between these continents during the Mesozoic (Hirayama et al., 2000). *Naomichelys speciosa* differs from other members of Helochelydridae by a series of unique characters in the skull and shell. *Naomichelys speciosa* has an ornamented shell with tubercles high and delineated that shed easily, those tubercles are 0–72 to 2 mm in diameter (Joyce et al., 2011). In the center of the shell the tubercles are low, narrow and spaced, and sometimes are fused among them in chains of up four tubercles (Joyce et al., 2014). The costals are mostly covered with large, widely spaced tubercles that only fused with one another occasionally towards the center of the carapace in pairs of two (Joyce et al., 2014). The peripherals are covered with small, but widely spaced tubercles (Joyce et al., 2014).

PAN-TRIONYCHIDAE Joyce et al., 2004
 TRIONYCHIDAE Fitzinger, 1826
 TRIONYCHIDAE indet.

Referred specimen — IGM-11168 (Fig. 2D), a single fragment of shell.

Occurrence — Locality ROS 51 (30°03'13" N-115°45'34" W), near El Rosario town, Baja California, México. El Gallo Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description — The presence of a member of Trionychidae is documented by a shell fragment that displays the characteristic ornamentation of the carapace surface of the group, which consists of a sculpturing pattern that can range from pits, to vermiculating ridges (Danilov and Vitek, 2012; Vitek and Joyce, 2015). In the specimen from the El Gallo Formation, the thin connected ridges display a honey comb-like network pattern. This ornamentation pattern is similar to some specimens that have been described from other formations in the southern US and northern Mexico including the Fruitland/Kirland formations (specimen SMP VP-1717 of Sullivan et al., 2013), the Agua Formation (specimen LSUMNS 842:17736 of Stankey, 2006), and the Cerro del Pueblo Formation (specimen SECCP 28/2431 of Brinkman, 2014). However, it has been recognized that in most cases the ornamentation is not a reliable character for the diagnosis of different species in Trionychidae (e.g., Gardener and Russell, 1994). Thus, it is not possible to assign this trionychid shell fragment from the El Gallo Formation to a taxon below the level of Trionychidae.

Remarks — The shell fragments of trionychid turtles are the most abundant in the different fossil assemblages in the Late Cretaceous localities in North America. Due to the pattern observed in the ornamentation of the materials from the El Gallo Formation, it is possible to assign it to Trionychidae. The presence of trionychid shell fragments in the western side of Laramidia has been documented in a specimen from Vancouver Island (Canada) reported by Vavrek and Brinkman (2018). The specimen from the El Gallo Formation extends the biogeographic distribution of the Trionychidae to the state of Baja California.

NANHSIUNGCHELYDIAE Yeh, 1966
 BASILEMYS Hay, 1908
Basilemys sp.

Referred specimen — IGM-11169 (Fig. 2E); IGM-11170 (Fig. 2F) and IGM-11171 (Fig. 2G), three shell fragments.

Occurrence — Locality Tortugario (30°03'25" N - 115°45'37" W), near El Rosario town, Baja California, México. El Gallo Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description — Three shell fragments are identified as being from *Basilemys* on the basis of the ornamentation, which consists of linearly arranged shallow pits with small pyramidal elevations between them. As in specimens of *Basilemys* from the Aguja Formation described by Stankey (2006), the depressions are shallow and oval, about 1 mm deep

and up to 4 mm in diameter; there are approximately 4 depressions per/cm. The position of these fragments on the shell is uncertain because of their fragmentary nature. This is the first record of *Basilemys* sp. for Mexico. The comparison material corresponds to LSUMNS 834: 17706 and LSUMNS 746: 17618 (Stankey, 2006) and USNM 11084 (Sullivan et al., 2013).

Remarks — The genus *Basilemys* is the only North American representative of the clade Nanhshungchelyidae (Joyce and Norell, 2005). This turtle genus is restricted to the Late Cretaceous (Hutchison and Archibald, 1986).

PAN - CHELYDRIDAE Joyce et al., 2004
CHELYDRIDAE Swainson, 1839
c.f. CHELYDRIDAE

Referred specimen — IGM-11172 (Fig. 2H), a single fragment of a peripheral plate.

Occurrence — Locality Fiesta de huesos (30°03'32" N-115°45'28" W), near El Rosario town, Baja California, México. El Gallo Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description — The presence of a possible Chelydridae in the El Gallo Formation is documented by a fragment of peripheral plate showing a deep, well-marked sulcus with a change in elevation across the sulcus and plications extending posteriorly from the sulcus (Hutchison and Archibald, 1986). These features were considered characteristic of Cretaceous members of the Chelydridae by Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), and Brinkman (2014) because the first three peripherals with these features show a deep groove for the cruciate process of the nuchal. The sculpture in some Cretaceous kinosternoids is similar but it tends to be more strongly developed. Although this fragment of peripheral plate of the El Gallo Formation is damaged, the development of sculpturing on its surface is comparable to the elements that have been identified as chelydrid, such as the examples from the Cerro del Pueblo Formation (Brinkman, 2014). The comparison materials from the Cerro del Pueblo Formation are in the collections of the Secretaría de Educación y Cultura, Colección Paleontológica (Coahuila) and in the Museo del Desierto, Saltillo (Coahuila). This material was presented by Brinkman (2014).

Remarks — Chelydrids are widely distributed in Late Cretaceous localities of North America. However, they have a disjunct distribution in this area. They are present in the Cañón de Tule and Cerro del Pueblo formations of Coahuila, Mexico (Rodríguez de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998) and in the Kirkland Formation of Utah (Brinkman, 2014). Chelydridae have not been identified in the well documented assemblages of the Aguja Formation (Stankey, 2006) nor in the Fruitland/Kirkland formations of Utah (Sullivan et al., 2013). The specimen from the El Gallo formation could provide an additional record of the group in the southern part of North America and it could correspond, in that case, to the first evidence of the group on the western side of Laramidia.

TESTUDINES Batsch, 1788
PARACRYPTODIRA Gaffney, 1975
COMPSEMYDIDAE Pérez-García et al., 2014
COMPSEMYS Leidy, 1856
Compsemys victa Leidy, 1856

Referred specimen — IGM-11173 (Fig. 2I) and IGM-11174 (Fig. 2J), two fragments of shell.

Occurrence — Locality OK (30°04'02" N-115°47'05" W), near El Rosario town, Baja California, México. El Gallo Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description — According to the type of ornamentation, these two fragments could correspond to two fragments of peripherals plates. The tubercles of the shell are small and low, and the shell ornamentation pattern is composed of compactly arranged small tubercles in a vermicular pattern. Moreover, here we are providing the first record of

Compsemys victa in the westernmost side of Laramidia. The comparison material corresponds to IGM-7695, IGM-7696, IGM-7697, IGM-7698, IGM-7699 (Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998), LSUMNS 842: 17736 (Stankey, 2006), SMP VP-1717 (Sullivan et al., 2013), and SECCP 28/2431 (Brinkman, 2014).

Remarks — Compsemydidae is the sister clade of Baenoidea and has two representatives, *Compsemys victa* and *Berruchelus russelli* (Pérez-García, 2012). *Compsemys victa* is restricted to the Late Cretaceous (Campanian) to Paleocene of North America (Gaffney, 1972; Hutchison et al., 1998; Brinkman and Rodríguez-de la Rosa, 2006; Lyson and Joyce, 2011) and *Berruchelus russelli* to the Paleocene (Thanetian) of France (Pérez-García, 2012). In the Campanian of North America, it has a distinctly southern distribution and is often abundant in localities in which it occurs. Leidy (1856) described *C. victa* on the basis of shell fragments that have a peculiar ornamentation consisting of small, glazed, and closely spaced tubercles that may form sinuous strands. Specimens of *Compsemys victa* from the Cerro del Pueblo Formation showing this ornamentation were illustrated by Brinkman (2014). This kind of ornamentation is unknown in other turtles, and its presence allows even small fragments to be confidently identified. Previously, *C. victa* was only known in Mexico from the Ramos Arizpe and General Cepeda regions of Coahuila (Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998). Thus, the presence of *C. victa* in the El Gallo Formation extends its geographic range to Baja California, Mexico.

5. Conclusions

Although fragmentary remains of turtle shells contribute little to the understanding of the evolutionary relationships of turtles, they can often be identified to family or lower taxonomic group based on surface texture and thus provide data about the diversity and relative abundance of turtles present in fossil assemblages. The turtles from the El Gallo Formation are particularly significant in this regard because of its geographic location. The El Gallo Formation vertebrate assemblage is located further south compared to other well-known Late Cretaceous vertebrate assemblage and this is the only diverse assemblage of terrestrial Late Cretaceous vertebrates from the western side of Laramidia. In order to evaluate the biogeographic significance of the El Gallo assemblage, it was compared with the turtle assemblages from the Cerro del Pueblo, Aguja, and Fruitland/Kirkland formations. The age of the El Gallo Formation, which has been dated between 74.87 ± 0.05 Ma to 73.59 ± 0.09 Ma, is equivalent to the Fruitland/Kirkland Formation, which is approximately 75 to 72.8 Ma. (Sullivan et al., 2013), and is slightly older than the Cerro del Pueblo Formation, which has a maximum age of 72.5 Ma (Eberth et al., 2004).

Previously, the only record of Testudinata in the El Gallo Formation was *Naomichelys speciosa* (Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca, 2000). This is the most abundant turtle in the assemblage, occurring in all localities from which vertebrate remains have been collected. A notable difference between El Gallo Formation and other Late Campanian assemblages of the Western Interior is the presence of *Naomichelys speciosa*. Elsewhere in North America, this taxon last occurs in the lower half of the Foremost Formation of Alberta, which is approximately 79 Ma. Although the sample size is small, four other taxa have been recognized in the assemblage. This is the first report of *Basilemys* sp. for Mexico. In addition, we present evidence that expands the geographic distribution of *Compsemys victa* and Trionychidae and we provide the first possible evidence of Chelydridae on the western side of Laramidia (Fig. 3).

The turtle assemblage of the El Gallo Formation is similar to that of the Cerro del Pueblo and Fruitland/Kirkland formations with the presence of *Compsemys victa*, a taxon that Brinkman (2003) identified as having a southern distribution. A significant difference from the turtle assemblage of the Cerro del Pueblo Formation is the presence of *Basilemys* sp. This turtle is widely distributed in Laramidia during the Late Campanian, extending from the Dinosaur Park and Horseshoe Canyon

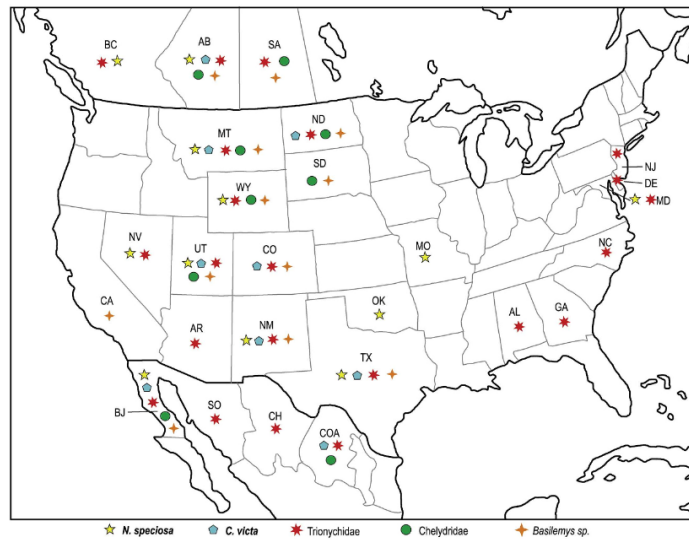


Fig. 3. Geographic distribution of the five taxa identified in the El Gallo Formation (Late Cretaceous) in North America (only the states where those taxa appear are marked): AB, Alberta; AL, Alabama; AR, Arizona; BJ, Baja California; BC, British Columbia; CA, California; CH, Chihuahua; COA, Coahuila; CO, Colorado; DE, Delaware; GA, Georgia; MD, Maryland; MO, Missouri; MT, Montana; NC, North Carolina; ND, North Dakota; NJ, New Jersey; NM, New Mexico; NV, Nevada; OK, Oklahoma; SA, Saskatchewan; SD, South Dakota; SO, Sonora; TX, Texas; UT, Utah and WY, Wyoming.

formations in Alberta (Canada) to the Aguja Formation in Texas (USA), but it has not been recovered from the Cerro del Pueblo Formation in Coahuila (Mexico). Its presence in the El Gallo Formation suggests that its absence in the Cerro del Pueblo Formation could be a result of local and ecological factors, rather than caused by broad geographic patterns. However, the effect of sample size cannot be ruled out.

Acknowledgments

We are grateful to the Acevedo and Rojas families for all their help during the field seasons and for allowing us to use their properties. We further extend our thanks to all the participants of all the field work in Baja California since 2004 to 2018, especially M.C. René Hernández

Rivera and Gerardo Álvarez Reyes for their confidence and teaching in the field. We are also thankful to MSc. Katherine Bramble for reviewing the English grammar of the original manuscript. The first author thanks Dr. Jesús Alvarado Ortega and María Guadalupe Conde Gutierrez for their support. The authors would like to thank the regional editor Dr. Francisco. J. Vega and Dr. A. Pérez-García and an anonymous reviewer for their help in improving the manuscript. The main support of this project is from the Programa de Apoyo a la Investigación Innovación Tecnológica de Dirección General de Asuntos del Personal Académico (UNAM) through the projects IN 11209, IN 104506, 100913, IN 103616, and to University of California and CONACyT program UC-Mexus during 2000–2005. In addition, CONACyT scholarship 545282.

Appendix

Known record of Cretaceous turtles from Mexico (modified from López-Conde et al., 2016).

Taxa	State	Age	Formation	Reference
cf. Arripemydidae	Puebla	Albian	Tlayúa	Reynoso et al. (2000)
Turtle sp. indet.	Puebla	Albian	Tlayúa	Reynoso et al. (2000)
Turtle sp. indet.	Nuevo León	Turonian	Agua Nueva	Ifrim (2006)
cf. Trionychidae	Coahuila	Turonian	Indidura	Brinkman (2014)
cf. Protostegidae	Coahuila	Turonian	Eagle Ford	Unpublished
cf. Protostegidae	Coahuila	Turonian	Eagle Ford	Unpublished
cf. Trionychidae	Coahuila	Turonian	Cerro del Pueblo	Aguilera (1896)
cf. Protostegidae	Coahuila	Santonian-Campanian	Austin	Unpublished
cf. Trionychidae	Chihuahua	Campanian	San Carlos	Reynoso (2006), Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Chihuahua	Campanian	Javelina	Reynoso (2006), Brinkman (2014)
Turtle sp. indet.	Chihuahua	Campanian	Aguja	Reynoso (2006), Brinkman (2014)
<i>Naomichelys speciosa</i>	Baja California	Campanian	El Gallo	Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca (2000), López-Conde and Alvarado-Ortega (2017)
<i>Compsemys victa</i>	Baja California	Campanian	El Gallo	This study
<i>Basilemys</i> sp.	Baja California	Campanian	El Gallo	This study

Trionychidae indet.	Baja California	Campanian	El Gallo	This study
cf. Chelydridae	Baja California	Campanian	El Gallo	This study
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Corral de Enmedio	Lucas et al. (1995)
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Packard	Lucas et al. (1995)
cf. <i>Bothremys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Olmos	Unpublished
<i>Mexichelys coahuilensis</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2009), Parham and Pyenson (2010)
cf. <i>Bothremys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. <i>Chedighaii</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
<i>Compsemys victa</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Neurankylus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Chelydridae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Adocus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Reynoso (2006), Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2016)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman et al. (2016)
cf. Trionychidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Reynoso (2006), Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman, 2014
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998)
cf. Chelydridae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman (2014)
Turtle sp. indet.	Chiapas	Maastrichtian	Ocozocoautla	Carbot-Chanona and Than-Marchese (2013)

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.10.005>.

References

- Aguilera, J., 1896. Bosquejo Geológico de México. Inst. Geológico México, Boletín 4, 1–120.
- Batsch, A.J., 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena.
- Brinkman, D., 2003. A review of non marine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. *Can. J. Earth Sci.* 10, 557–571.
- Brinkman, D., Aguillón-Martínez, M.C., De León Dávila, C.A., Jamniczky, H., Eberth, D.A., Colbert, M., 2009. *Euclestes coahuilensis* sp. nov., a basal chelonid turtle from the Late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. *PaleoBios* 28, 76–88.
- Brinkman, D., Rodríguez-de la Rosa, D., 2006. Nonmarine turtles from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian), Coahuila State, Mexico. *New Mex. Museum Nat. Hist. Sci. Bull.* 35, 229–233.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and Others Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Brinkman, D., Aguillón-Martínez, M.C., Hutchison, J.H., Brown, C.M., 2016. *Yelmochelys rosarioae* gen. et sp. nov., a stem kinosternid (Testudines; Kinosternidae) from the Late Cretaceous of Coahuila, Mexico. *PaleoBios* 33.
- Busby, C., 2004. Continental growth at convergent margins facing large ocean basins: a case study from Mesozoic convergent-margin basins of Baja California, Mexico. *Tectonophysics* 392, 241–277.
- Carbot-Chanona, G., Than-Marchese, B., 2013. Presencia de Enchodus (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (Cretácico Tardío) de Chiapas, México. *Paleontol. Mex.* 63, 8–16.
- Chavarría-Arellano, M., 2014. Tipo de locomoción y hábito alimenticio del Teiido *Dicododon bajaensis* del Cretácico Tardío, Baja California. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chavarría-Arellano, M.L., 2017. Revisión taxonómica de *Dicododon bajaensis* de la formación El Gallo, Baja California, México (Cretácico Tardío) y sus implicaciones filogenéticas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chavarría-Arellano, M., Simões, T.R., Montellano-Ballesteros, M., 2018. New data on the Late Cretaceous lizard *Dicododon bajaensis* (Squamata, Borioteioidea) from Baja California, Mexico reveals an unusual tooth replacement pattern in squamates. *An. Acad. Bras. Cienc.* 90 (3), 2781–2795.
- Danilov, I., Vitek, N., 2012. New data on the soft-shelled turtles from the Upper Cretaceous Kyrkkuduk locality on southern Kazakhstan. *Proc. Zool. Inst. RAS* 316, 50–56.
- Eberth, D., Delgado-de Jesús, C., Lerbekmo, J., Brinkman, D., Rodríguez-de la Rosa, D., Sampson, S., 2004. Cerro del Pueblo Fm (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, México; reference sections, age, and correlation. *Rev. Mex. la Ciencias Geol.* 21, 335–352.
- Fastovsky, D., Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G., Romo de Vivar, P., Martínez, E., Romo de Vivar, P., 2014. Paleoenvironments, vertebrate faunas and taphonomy of the el Gallo fm., late Cretaceous, Baja California, México. In: *GSA Annual Meeting*.
- Fitzinger, L., 1826. *Nue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften*, Vienna.
- Fulford, M., Busby, C., 1993. Tectonic controls on no-marine sedimentation in a Cretaceous fore-arc basin Baja California, Mexico. In: Frostick, L., Steel, J. (Eds.), *Tectonic Controls and Signatures in Sedimentary Successions*. International Association of Sedimentologists, Special Publication., pp. 301–333.

- Gaffney, E., 1972. The systematic of The North American family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 147, 241–320.
- Gaffney, E., 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 155, 387–436.
- García-Alcantara, D., 2016. Microvertebrados cretácicos de la localidad Fiesta de Huesos. Universidad Nacional Autónoma de México, El Rosario, Baja California, México.
- Gardener, J., Russell, A., 1994. Carapacial variation among soft-shelled turtles (Testudines: Trionychidae), and its relevance to taxonomic and systematic studies of fossil taxa. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandlungen* 193, 209–244.
- Hay, O., 1908. The fossil turtles of North America. *Carnegie Inst. Washingt.* 75, 568.
- Hirayama, R., Brinkman, D., Danilov, I., 2000. Distribution and biogeography of non marine Cretaceous turtles. *Russ. J. Herpetol.* 7, 181–198.
- Hutchison, J., Archibald, J., 1986. Diversity of turtles across the Cretaceous/Tertiary boundary in northeastern Montana. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 55, 1–22.
- Hutchison, J., Eaton, J., Holroyd, P., Goodwin, M., 1998. Larger vertebrates of the Kaiparowits formation (Campanian) in the Grand Staircase-Escalante National monument and adjacent areas. In: Hill, L., Koselak, J. (Eds.), *Learning from the Land: Grand Staircase-Escalante National Monument Science Symposium Proceedings*. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, pp. 391–398.
- Ifrim, C., 2006. The Fossil Lagerstätte at Vallecillo, North-eastern Mexico: Pelagic-platenkalks Related to Cenomanian-turonian Boundary Anoxia. University of Karlsruhe. Ph.D. dissertation. University of Karlsruhe, Germany, pp. 151.
- Joyce, W., Parham, J., Gauthier, J.A., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *J. Paleontol.* 78, 989–1013.
- Joyce, W., Norell, M., 2005. *Zangerlia ukhaachelys*, new species, a Nanhsiungchelyid turtle from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgood, Mongolia. *Am. Museum Novitates* 3481, 1–19.
- Joyce, W., Chapman, S., Moody, R., Walter, C., 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra napsai* from the Early Cretaceous of the isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Spec. Pap. Paleontol.* 86, 75–97.
- Joyce, W., Sterli, J., Chapman, S., 2014. The skeletal morphology of the solemydid turtle *Naomichelys speciosa* from the Early Cretaceous of Texas. *J. Paleontol.* 88, 1257–1287.
- Joyce, W., 2017. A review of the fossil record of basal mesozoic turtles. *Bull. - Peabody Mus. Nat. Hist.* 58, 65–113.
- Kilmer, F., 1963. Cretaceous and Cenozoic Stratigraphy and Paleontology, El Rosario Area. University of Berkeley, Baja California, Mexico.
- Klein, I., 1760. *Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere* (translation by F. D. Behn). Jonas Schmidt, Lübeck.
- Leidy, J., 1856. Notices of extinct vertebrata discovered by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux country under command of Lieut. G. K. Warren. *Acad. Nat. Sci. od Philadelphia Proc.* 8, 311–312.
- Lillegraven, J., 1976. A new genus of therian mammal from the Late Cretaceous “El Gallo” formation, Baja California, México. *J. Paleontol.* 50, 437–443.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015. The oldest record of turtles in Mexico (late Jurassic, Sabin Formation, Oaxaca). In: *Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology*, pp. 167.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2016. A new platychelyid turtle (Pan-Pleurodira) from the late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Pap. Paleontol.* 3, 161–174.
- López-Conde, O., Alvarado-Ortega, J., 2017. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México. In: *XV Congreso Nacional de Paleontología*. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 80.
- Lucas, S.G., Kues, B.S., Gonzalez-Leon, C.M., 1995. Paleontology of the upper Cretaceous Cabullona group, northeastern Sonora. In: Jacques-Ayala, C., González-Léon, C.M., Roldán-Quintana, J. (Eds.), *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas*. Geological Society of America.
- Lyson, T., Joyce, W., 2011. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *J. Paleontol.* 85, 789–801.
- Morris, W., 1974a. Upper Cretaceous “el Gallo” Formation and its vertebrate fauna, in Museum natural history, Los Angeles. A Guideb. to Penins. Calif. 60–66.
- Morris, W., 1974b. Upper Cretaceous “El Gallo” Formation and its vertebrate fauna, en Museum of Natural History, Los Angeles. In: *The Geology of Peninsular California, 49th Annual Meeting*, pp. 60–66.
- Morris, W., 1976. Mesozoic and tertiary vertebrates of Baja California. *Natl. Geogr. Soc. Res. Reports* 1968, 305–316.
- Nopcsa, F., 1928. The genera of reptiles. *Palaeobiological* 1, 163–188.
- Parham, J., Pyenson, N., 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *J. Paleontol.* 84 (2), 231–247.
- Peecock, B., Wilson, A., Hernández-Rivera, R., Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G., 2014. First trannosaurid remains from the upper Cretaceous “el Gallo” Formation of Baja California, México. *Acta Paleontol. Pol.* 51, 71–80.
- Pérez-García, A., 2012. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *J. Vertebr. Paleontol.* 32, 545–556.
- Pérez-García, A., Royo-Torres, R., Cobos, A., 2014. A new European Late Jurassic pleurosternid (Testudines, Paracryptodira) and a new hypothesis of paracryptodiran phylogeny. *J. Syst. Palaeontol.* 13, 351–369.
- Renne, P., Fulford, M., Busby-Spera, C., 1991. High resolution chronostratigraphy on the late Cretaceous el Gallo formation, Baja California, México. *Geophys. Res. Lett.* 18, 459–462.
- Reynoso, V., Cabral-Perdomo, M., Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayúa formation. In: Espinosa-Arrubarrena, J., Montellano-Ballesteros, M., Applegate, S. (Eds.), *Guide Book of the Field Trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Avances En Investigación*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106–110.
- Reynoso, V.H., 2006. Research on Fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds), 209–231 p. In: in: Cevallos-Ferriz, S.R., Montellano-Ballesteros, M., Nyborg, T.G., Perrillia, M.D.C., Quiroz-Barroso, S.A. (Eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics in Geobiology*, vol. 24 Springer.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Cevallos-Ferriz, S., 1998. Vertebrates of the El Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.* 18, 751–764.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Aranda-Manteca, F., 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados en la formación El Gallo, (Campaniano Tardío) del estado de Baja California. In: *VII Congreso Nacional de Paleontología*. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 65.
- Romo de Vivar, P., 2011. Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario. Universidad Nacional Autónoma de México, Baja California, México.
- Schile, C., 1974. Sedimentology of the “El Gallo Formation” (Upper Cretaceous). San Diego State University, El Rosario Baja California, México.
- Stankey, J., 2006. Turtles of the upper Aguja Formation (Late Campanian), Big Bend National Park, Texas. In: Lucas, S.G., Sullivan, R. (Eds.), *Late Cretaceous Vertebrates from the Western Interior*. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin, pp. 235–243.
- Sullivan, R., Jasinski, S., Lucas, S.G., 2013. Re-assessment of late Campanian (Kirtlandian) turtles from the upper Cretaceous Fruitland and Kirtland formations, san Juan basin, New Mexico, USA. In: Brinkman, D., Holroyd, P., Gardener, J. (Eds.), *Morphology and Evolution of Turtles. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer, Dordrecht, pp. 337–387.
- Swainson, W., 1839. On the natural history and classification of fishes, amphibians, and reptiles. In: in: Lardner, D. (Ed.), *Cabinet Cyclopaedia*, vol. 2. Longman, London, pp. 100–109.
- Vavrek, M., Brinkman, D., 2018. The first record of a trionychid turtle (Testudines: Trionychidae) from the Cretaceous of the Pacific Coast of North America. *Vertebr. Anat. Morphol. Palaeontol.* 5, 34–37.
- Vitek, N., Joyce, W., 2015. A review of the fossil record of the new world turtles of the clade Pan-Trionychidae. *Bull. - Peabody Mus. Nat. Hist.* 56, 185–244.
- Yeh, H., 1966. A new Cretaceous turtle of Nanhsiung, Northern Kwangtung. *Vertebr. Palasiat.* 10, 197–200.

López-Conde, O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., 2020. Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*. Volume 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>

Journal of South American Earth Sciences 102 (2020) 102668



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jsames



Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico



Oliver A. López-Conde^{a,*}, María L. Chavarría-Arellano^b, Marisol Montellano-Ballesteros^c

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^c Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:
Faunal associations
North America
Richness
Shell fragments
Testudines

ABSTRACT

Fragments of turtle shell are known from several Upper Cretaceous formations in Mexico, including Corral de Enmedio and Packard Shale, Sonora; Aguja and Cerro del Pueblo, Coahuila; San Carlos, Chihuahua; El Gallo, Baja California; and Ocozocoautla, Chiapas. Turtles are important members of Upper Cretaceous vertebrate assemblages throughout North America and are considered a useful tool to define biogeographic patterns. The Upper Cretaceous sedimentary rocks exposed in the Aguja Formation record the final transgressive/regressive sequence of the Western Interior Cretaceous Seaway and the subsequent transition from a marine to terrestrial environment. The total area of outcrops is small compared to correlative exposures of these strata elsewhere in North America, in spite of this, numerous invertebrate and vertebrate fossils have been collected. The Aguja Formation in Texas preserves one of the southernmost well-studied Upper Cretaceous (Campanian) terrestrial vertebrate faunas in North America; contrary to what happens with the outcrops in northern Chihuahua, where the record of terrestrial vertebrates is scarce and especially those related to Testudines. Non-marine strata of the Aguja Formation do not appear to be present farther south in Mexico, and this is the reason why the Aguja fauna is relevant to documenting latitudinal variation in Campanian continental faunal associations. In this paper, the richness of Upper Cretaceous turtles collected from three localities within the Aguja Formation in Chihuahua is reviewed. Six taxa are recognized based on shell fragments with distinctive sculpture patterns: stem cryptodires, including cf. Baenidae, c.f. *Denazinemys nodosa* and cf. *Compsemys victa*, and crown group cryptodires including trionychians (trionchids and *Basilemys* sp.) and a kinosternoid (cf. *Yelmochelys rosarioae*). With the recognition of these taxa, new records are reported for the Aguja Formation (e.g. cf. *Yelmochelys rosarioae*) and Mexico (e.g. c.f. *Denazinemys nodosa*). The knowledge of Cretaceous turtle richness of the Aguja Formation and Mexico is increased and confirms the proposal of the variability richness along the North American localities. This latitudinal variability suggests that at any time turtles would have had a climatically controlled northern limit of distribution, and the richness of turtles would have decreased as this limit was reached.

1. Introduction

The Aguja Formation outcrops in southern Texas has been intensively studied, and important continental assemblages including dinosaurs, lizards, crocodiles, mammals, turtles, and pterosaurs, among others, have been described (Lehman et al., 2019). Contrary in Mexico, it is one of the least studied formations because of its outcrops are not very accessible for their study. Despite this, some efforts had been made to collect and study the Upper Cretaceous fossil remains from the north of Chihuahua.

The Mesozoic fossil record of turtles from Mexico is important regarding their taxonomical and biogeographical implications (López-Conde et al. (2018a), 2018b). The southern-most Cretaceous localities in North America are located in Mexico, so fossil content is a milestone for establishing latitudinal patterns of distribution (Brinkman, 2014). During the last years the record of Mesozoic turtles in Mexican localities has increased, records from the Late Jurassic to the Late Cretaceous have been reported (Table 1). All turtle specimens described in this study are fragmentary and consist of plate fragments belonging to the carapace of several individuals. Despite of the state of conservation of

* Corresponding author.

E-mail addresses: vertebrate_palaentology@comunidad.unam.mx (O.A. López-Conde), mariachavarría@ciencias.unam.mx (M.L. Chavarría-Arellano), marmont@unam.mx (M. Montellano-Ballesteros).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>

Received 27 February 2020; Received in revised form 21 May 2020; Accepted 25 May 2020

Available online 06 June 2020

0895-9811/ Published by Elsevier Ltd.

Table 1
Known record of Mesozoic turtles from Mexico (modified from López-Conde et al., 2018a).

Taxa	State	Age	Formation	Reference
<i>Notoemys tlaxiacoensis</i>	Oaxaca	Kimmeridgian	Sabinal	López-Conde et al. (2015, 2017)
Turtlesp. indet.	Oaxaca	Kimmeridgian	Sabinal	López-Conde (2016)
cf. Araripemydidae	Puebla	Albian	Tlayúa	Reynoso et al. (2000)
Turtlesp. indet.	Nuevo León	Turonian	Agua Nueva	Ifrim (2006)
Trionychidae indet.	Coahuila	Turonian	Indidura	Brinkman (2014)
Protostegidae indet.	Coahuila	Coniacian	Eagle Ford	López-Conde et al. (2018b)
Protostegidae indet.	Coahuila	Coniacian	Eagle Ford	López-Conde et al. (2018b)
cf. Trionychidae	Coahuila	Turonian	Cerro del Pueblo	Aguilera (1896)
<i>Desmatochelys</i> cf. <i>D. lowii</i>	Coahuila	Campanian	Austin	López-Conde et al. (2019b)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campanian	San Carlos	Brinkman (2014)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campanian	Javelina	Brinkman (2014)
Baenidae indet.	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
<i>Denazinemys nodosa</i>	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
<i>Basilemys</i> sp.	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
<i>Compsemys victa</i>	Chihuahua	Campanian	Aguja	This study
<i>Scabremys ornata</i>	Chihuahua	Campanian	Aguja	López-Conde et al. (2019a)
<i>Naomichelys speciosa</i>	Baja California	Campanian	El Gallo	Rodríguez-de la Rosa and Aranda-Manteca (2000), López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017, López-Conde et al., 2018a)
<i>Compsemys victa</i>	Baja California	Campanian	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
<i>Basilemys</i> sp.	Baja California	Campanian	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
Trionychidae indet.	Baja California	Campanian	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
cf. Chelydridae	Baja California	Campanian	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Corral de Enmedio	Lucas et al. (1995)
cf. Trionychidae	Sonora	Campanian	Packard	Lucas et al. (1995)
Bothremyidae indet.	Coahuila	Campanian	Olmos	López-Conde and Alvarado-Ortega, (2017)
<i>Mexichelys coahuilensis</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2009), Parham and Pyenson (2010)
cf. <i>Bothremys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. <i>Chedighaii</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
<i>Compsemys victa</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Neurankylus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Chelydridae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Adocus</i> sp.	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Campanian	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2016)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman et al. (2016)
cf. Trionychidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998)
cf. Chelydridae	Coahuila	Maastrichtian	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman (2014)
Turtle sp. indet.	Chiapas	Maastrichtian	Ocozocoautla	Carbot-Chanona and Than-Marchese (2013)

the shell fragments, its ornamentation and carapace features are sufficiently informative for its taxonomic identification. Although many of the specimens are simply fragments, it is nonetheless worth noting their presence for the purpose of gaining a clearer picture of the total richness.

This manuscript presents information related to turtle shell fragments collected in three localities located within Aguja Formation (Altares, Dueto Miseria and Las Garzas) in the north of the state of Chihuahua (Fig. 1A) and the shell fragments described belong to cf. Baenidae, cf. *Denazinemys nodosa*, cf. *Compsemys victa*, Trionychidae indet., *Basilemys* sp., and cf. *Yelmochelys rosarioae*. This improves not only the taxonomic turtle richness but also the previous geographical distribution.

2. Geological setting

The Aguja Formation is constituted by Upper Cretaceous sedimentary rocks which outcrops in Texas (Trans-Pecos region and Big Bend National Park in United States), Coahuila and Chihuahua (Mexico). According to Lehman et al. (2019), the Aguja Formation is configured by two westward-thinning intervals of terrestrial strata (the lower and upper shale members) separated by a westward-thinning wedge of interposed marine strata. The lithology of the terrestrial strata is an intercalation of sandstones and claystones. The sandstones predominate

in the lower section of the Formation, they are light brown to yellowish, primary sedimentary structures are present and fossil pelecypods as well. On the other hand, the claystones are white to greenish gray, some of them have pyrite with coal layers. At the top of the Formation is very common to find petrified wood and sometimes dinosaur bones. The outcrops of the Aguja Formation are aligned on an NW-SE strip, with 75 km of length and 8 km wide from Ejido Nuevo Lajitas, the age of these rocks is Campanian for the vertebrate and invertebrate fossils (Cabrera et al., 1982), their thickness is variable around 250–400 m; the variation of the lithology and fossil evidence indicates a gradational change from a proto-deltaic environment to deltaic front (Lehman et al., 2019). The upper portion of the Formation suggests a deltaic progradation plain. (Adkins, 1932; Maxwell and Dietrich, 1965; Lehman, 1985). The vertebrate fossils have been collected almost exclusively in the layers underlying the pyroclastic deposits of 77–73 Ma (Befus et al., 2008) and overlying beds yielding ammonites (*Scaphites hippocrepis*), that corresponds to the biozone that has an estimate age of 82 Ma. (Gradstein et al., 2012; Lehman et al., 2019). Few vertebrate fossils have been reported above the pyroclastic layers (Breyer et al., 2007). Benammi and Montellano-Ballesteros (2006), collected samples from five sections for magnetostratigraphic analysis, and all of them have normal polarity which correlates to the Chron C33n.1n and corresponds to the Upper Campanian age. Turtle fragments are relatively common in Aguja Formation, and they occur in the upper shale member

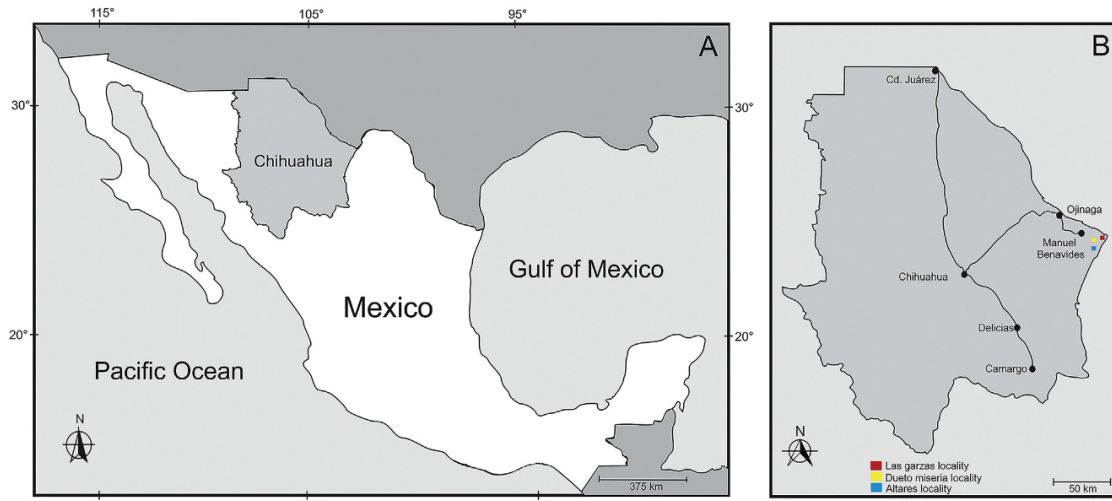


Fig. 1. A: Location of the state of Chihuahua, Mexico. B: Localities where turtle shell fragments were collected within the Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

(Tomlinson, 1997). For this study, shell fragments from three localities in northern Chihuahua are described, these localities are Altares, Dueto Miseria and Las Garzas (Fig. 1B).

3. Paleolatitudes and ages of the North America assemblages

The paleolatitudes of the Aguja, Fruitland-Kirkland, Kaiparowits, Judith River, Cerro del Pueblo, Horseshoe Canyon and St. Mary River formations were proposed by Scotese and Golonka (1992) and that of El Gallo Formation was suggested by Ward et al. (1997) and Miller et al. (2006).

The comparison includes assemblages from Aguja Formation, Texas (Tomlinson, 1997; Lehman et al., 2019, and this study). Sankey and Gose (2001), used magnetostratigraphy to date the Aguja Formation at about 74 Ma. The paleolatitude for the Aguja Formation was placed about 40°N during the Late Cretaceous. The age of Fruitland-Kirkland formations, New Mexico (Lehman, 1981), was determined by Fassett and Steiner (1997) who dated the ash beds within the unit about 75.5 to 73 Ma. The paleolatitude for the San Juan Basin exposures of the Fruitland and Kirkland formations was placed about 45°N during the Late Cretaceous. The age of Kaiparowits Formation, Utah (Hutchison et al., 1998), was determined as 76 Ma based on pollen and spores (Nichols, 1997). The paleolatitude for the Kaiparowits Formation was placed about 47°N during the Late Cretaceous. Judith River Formation, Montana (Hutchison and Archibald, 1986; Hutchison et al., 1998) is stratigraphically equivalent to the Judith River Group of Alberta (Hutchison et al., 1998). The Judith River Group has been dated radiometrically to extend from 79.14 to 75 Ma (Eberth, 1992). The paleolatitude for the Judith River Formation (Montana) was placed about 56°N and the paleolatitude for the Judith River Group (Alberta) was placed about 58°N during the Late Cretaceous. A late Campanian age was determined for Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, using ammonite occurrences (Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998). The magnetostratigraphic studies concluded that the Cerro del Pueblo Formation was deposited during the magnetochron zones 32n.3r-32n.2n (Eberth et al., 2004). This interval is interpreted as 72.5 Ma (Lerbekmo and Braman, 2002). The paleolatitude for the Cerro del Pueblo Formation was placed about 32°N during the Late Cretaceous. The age of El Gallo Formation, Baja California, was determined by high-resolution 40Ar/39Ar coming from four rhyolite tuffs from El

Disecado member. This analysis suggests an age of 74.87 ± 0.05 Ma to 73.59 ± 0.09 Ma, corresponding to the late Campanian (Renne et al., 1991). The paleolatitude for the El Gallo Formation was placed about 40°N during the Late Cretaceous. Horseshoe Canyon and St. Mary River formations were determined 72 Ma to 70 Ma corresponding to the Campanian-Maastrichtian (Brinkman, 2003). The paleolatitude for the Horseshoe Canyon Formation was placed about 60°N and the paleolatitude for St. Mary River Formation was placed about 59°N during the Late Cretaceous.

4. Materials and methods

Most of the fossil material studied here was collected during different field seasons between 2000 and 2005, organized by staff of the Universidad Nacional Autónoma de México. As a result of these expeditions, an important collection of fossil vertebrates was obtained, among which turtles are just mentioned (Andrade-Ramos, 2003; Monroy-Mujica, 2009; Torres-Rodríguez et al., 2010; López-Conde and Alvarado-Ortega, 2017, 2019c). The shell fragments were picked up from the surface and added to a collection bin.

4.1. Institutional abbreviations

CPC, Colección Paleontológica de Coahuila Saltillo, Coahuila México.; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A.; IGM, Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrilliat", Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México; LSU, Louisiana State University Museum of Natural Science, USA; SECCP, Secretaría de Educación y Cultura, Colección Paleontológica, Coahuila, México; SMP, The State Museum of Pennsylvania, Harrisburg, Pennsylvania, USA; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

4.2. Studied material

Thirty shell fragments were reviewed: IGM-11484, IGM-11485, IGM-11486, IGM-11487, IGM-11488, IGM-11489, IGM-11490, IGM-11491, IGM-11492, IGM-11493, IGM-11494, IGM-11495, IGM-11496, IGM-11497, IGM-11498, IGM-11499, IGM-11500, IGM-11501, IGM-

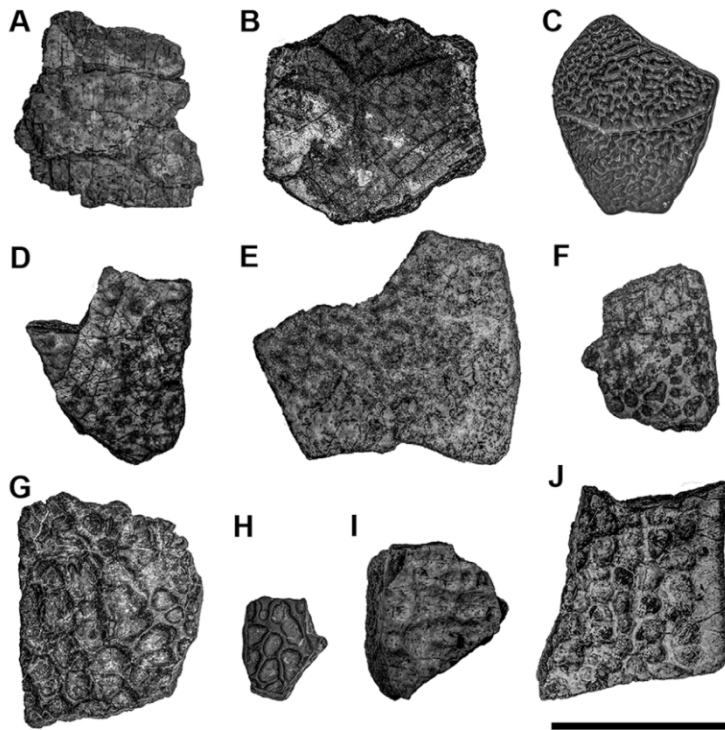


Fig. 2. Dorsal view of fragments of turtle shell remains from Altares, Mexico (Chihuahua), Late Cretaceous (Campanian): A-B, cf. Baenidae, two shell fragments; A, IGM-11484; B, IGM-11485. C, cf. *Compsemys victa*, one shell fragment; C, IGM-11513. D-E, *Basilemys* sp., two shell fragments; D, IGM-11510; E, IGM-11511. F-J, Trionychidae indet., five shell fragments; F, IGM-11497; G, IGM-11498; H, IGM-11499; I, IGM-11500; J, IGM-11501. Scale bar equals 20 mm.

11502, IGM-11503, IGM-11504, IGM-11505, IGM-11506, IGM-11507, IGM-11508, IGM-11509, IGM-11510, IGM-11511, IGM-11512 and IGM-11513.

4.3. Comparison materials

The material used for comparison corresponds to those published by: Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Sankey (2006), Lucas and Sullivan (2006), Tomlinson (1997), Sullivan et al. (2013), Brinkman (2014), Brinkman et al. (2016), López-Conde et al. (2018a), Lehman et al. (2019).

5. Systematic paleontology

TESTUDINATA Klein, 1760.

PARACRYPTODIRA Gaffney (1975)

cf. BAENIDAE. Cope (1873).

Referred specimens—IGM-11484 and IGM-11485 from Altares (Fig. 2A and B). IGM-11486; IGM-11487 and IGM-11488 from Dueto Miseria (Fig. 3A–C). IGM-11489, IGM-11490, IGM-11491 and IGM-11492 from Las Garzas (Fig. 4A–D). In total nine shell fragments were reviewed.

Occurrence—Altares (28°56' 27" N - 103° 22' 27" W); Dueto Miseria (28° 58' 43" N - 103° 22' 34" W); Las Garzas (28° 59' 20" N - 103° 18' 30" W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—Shell fragments are referable to baenids because of the following characteristics: smooth shells, and shallow sulci giving a smooth appearance (Peng et al., 2001). The Mexican fragments are similar to Morphotype A mentioned by Sankey (2006), the Mexican samples are 5 mm thick, and have smooth shells. The shell fragments from Altares (IGM-11484 and IGM-11485) (Fig. 2A and B) are

identified as two fragments of costals. Three shell fragments from the Dueto Miseria are also identified as cf. Baenidae (Fig. 3A–C). The first fragment IGM-11486 (Fig. 3A), corresponds to the first costal, this is based on the strong buttress and sharp ridge extending medially from the buttress. The second fragment IGM-11487 (Fig. 3B) looks like the posterior buttress. Finally, the third fragment IGM-11488 (Fig. 3C), corresponds to a fragment of peripheral of the anterior margin of the shell. The four shell fragments from the Las Garzas (IGM-11489, IGM-11490, IGM-11491 and IGM-11492) (Fig. 4A–D) are identified as peripherals.

Remarks—Baenids are a common component of many North American Upper Cretaceous faunas (e.g., *Boremys*, *Thescelus*), but appear to become rarer in the Paleogene. Its geographic distribution includes Alberta, Saskatchewan, Montana, Wyoming, Utah, Colorado, Nevada, New Mexico, Texas and Coahuila. Several species are recognized in the Late Cretaceous Kirtland Formation (New Mexico), all known from multiple shells fragments (Sullivan et al., 2013). The Aguja baenids differ from those reported from Alberta in having a knobbier sculpture on their shell; most of the Alberta baenid specimens are identified as *Neurankylus* (Brinkman and Nicholls, 1993; Larson et al., 2013). Baenid like *Neurankylus* have been previously reported in Mexico by Eberth et al. (2003) and Brinkman (2014) from Cerro del Pueblo Formation, Coahuila; Rivera-Sylva et al. (2009) reported the presence of Baenidae indet. from the Aguja Formation, Coahuila. In this way, these represent the first record of cf. Baenidae in the state of Chihuahua, extending its geographic distribution.

BAENIDAE Cope (1882).

BAENODDA Gaffney and Meylan (1988).

DENAZINEMYS Lucas and Sullivan (2006)

cf. *Denazinemys nodosa* Gilmore (1916).

Referred specimens—IGM-11493; IGM-11494; IGM-11495 and IGM-11496 (Fig. 4E–H), four shell fragments.

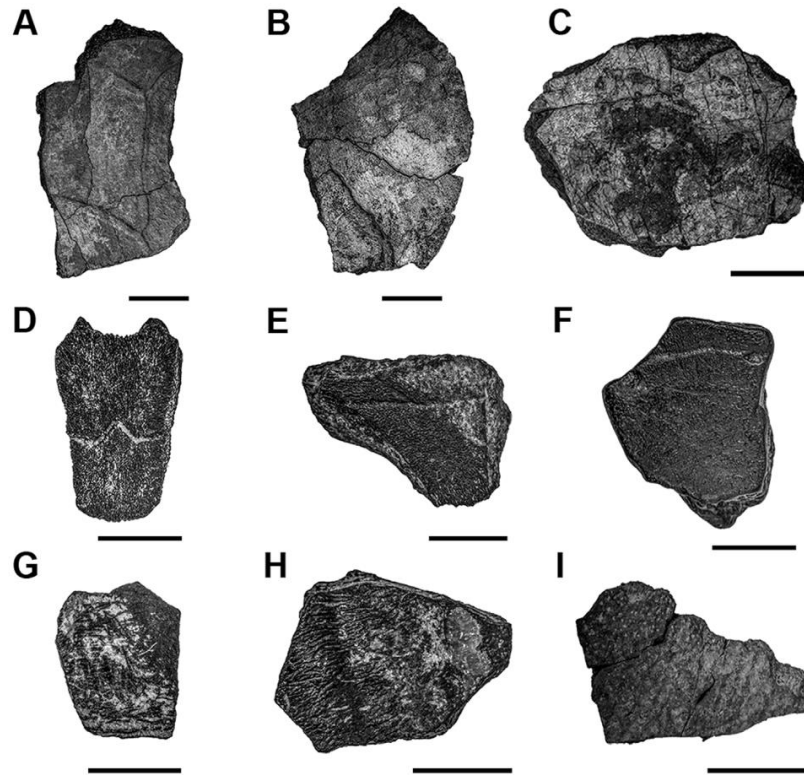


Fig. 3. Dorsal view of fragments of turtle shell remains from Dueto miseria, Mexico (Chihuahua), Late Cretaceous (Campanian): A-C, cf. Baenidae, three shell fragments; A, IGM-11486; B, IGM-11487; C, IGM-11488. D-H, cf. *Yelmochelys rosarioae*, D, IGM-11505; third neural; E, IGM-11506, fragment of costal; F, IGM-11507, a piece of a plastron element; G, IGM-11508, indeterminate fragment; H, IGM-11509, indeterminate fragment. I, *Basilemys* sp., one shell fragments; I, IGM-11512. Scale bar equals 20 mm.

Occurrence—Las Garzas (28° 59' 20" N - 103° 18' 30" W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—The nodose carapace ornamentation is distinctive and occurs in few baenids. *Denazinemys* is distinguished from other baenids mainly by the ornamentation of the carapace, which consists of rounded, node-like elevations of irregular shape and uneven sizes; along the central part of the carapace these elevations form antero-posteriorly elongated ridges separated by grooves (Lucas and Sullivan, 2006). We assigned four costal fragments to cf. *Denazinemys nodosa*, despite of having a poor preservation the characteristic nodose ornamentation of some baenids is observed. The ornamentation observed in the fragments from Las Garzas is likely to that present in *Denazinemys nodosa*. Some other baenid turtles have more subtly nodose carapace sculpture (e.g., *Boremys*, *Thescelus*) but also this ornamentation could be more marked (e.g., *Scabremys*). The unique nature of the shell ornamentation of *Denazinemys* allows relatively small carapace fragments to be assigned to the genus (Lucas and Sullivan, 2006).

Remarks—Baenids were endemic to North America during the Cretaceous (Hirayama et al., 2000). Tomlinson (1997) referred specimens from the Aguja Formation to *Baena* sp. and *Baena nodosa*, later Sullivan et al. (2013) assigned this generic name to *Denazinemys nodosa*, which mainly is known from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation (Hutchison et al., 2013) and San Juan Basin, New Mexico. But it has been also reported as far south as in the Big Bend, Texas (Tomlinson, 1997), suggesting that *Denazinemys* was restricted to the southern part of the Western Interior (Brinkman, 2003). There is a

possible Paleocene record of this genus from Black Peaks Formation in Texas (Lucas and Sullivan, 2006). In this work we report the first record of cf. *Denazinemys nodosa* in Mexico confirming its southern distribution.

COMPSEMYDIDAE Pérez-García et al., 2015

COMPSEMYYS Leidy (1856)

cf. *Compsemys victa* Leidy (1856).

Referred specimen—IGM-11513 (Fig. 2C), one shell fragment.

Occurrence—Altares (28° 56' 27" N - 103° 22' 27" W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—It is a shell fragment where the tubercles of the shell are small and low, and the shell ornamentation pattern is composed of compactly arranged small tubercles in a vermicular pattern, this type of ornamentation is characteristic of *Compsemys victa*, however the availability of characters does not allow us to recognize their attribution to any of the two monospecific genera known. However, since only *Compsemys victa* is known in the North American record, and *Berruchelus russelli* being European, the analyzed material is attributed to cf. *Compsemys victa*.

Remarks—Compsemysidae is the sister clade of Baenoidea and has two representatives: *Compsemys victa* and *Berruchelus russelli* (Pérez-García, 2012). *Compsemys victa* is restricted to the Late Cretaceous (Campanian) to Paleocene of North America (Gaffney, 1972; Hutchison et al., 1998; Brinkman and Rodríguez-de la Rosa, 2006; Lyson and Joyce, 2011). In the Campanian of North America, it has a distinctly southern distribution. Leidy (1856) described *C. victa* based on shell

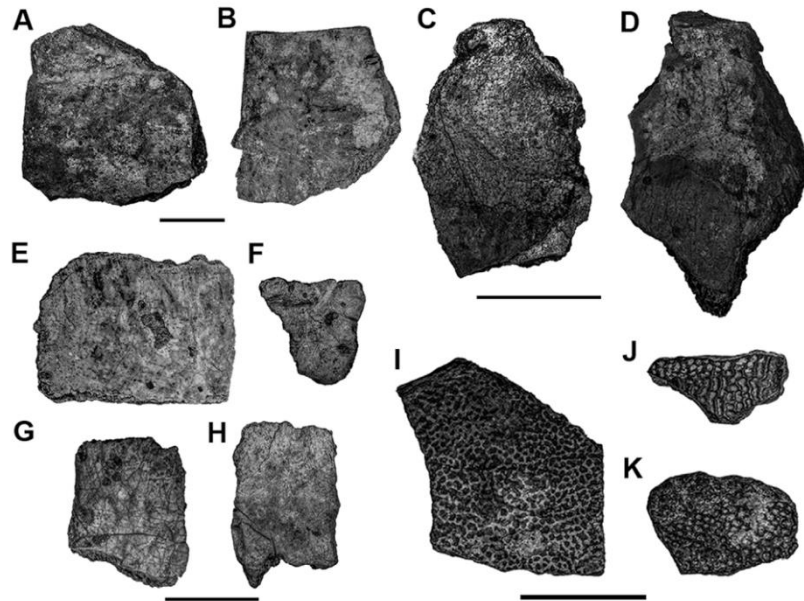


Fig. 4. Dorsal view of fragments of turtle shell remains from Las Garzas, Mexico (Chihuahua), Late Cretaceous (Campanian): A-D, cf. Baenidae, four shell fragments; A, IGM-11489; B, IGM-11490; C, IGM-11491; D, IGM-11492. E-H, cf. *Denazinemys nodosa*, four costal fragments, E, IGM-11493; F, IGM-11494; G, IGM-11495; H, IGM-11496. I-K, Trionychidae indet., three shell fragments, I, IGM-11502; J, IGM-11503; K, IGM-11504. Scale bar equals 20 mm.

Table 2

Richness of nonmarine turtle observed in assemblages from Judith River (79.14–75 Ma), Kaiparowits (76 Ma), Fruitland/Kirkland (75.5–73 Ma), El Gallo (74.87–73.59 Ma), Aguja (74 Ma), Cerro del Pueblo (72.5 Ma) and Horseshoe Canyon and St. Mary River (72 Ma to 70 Ma) formations located in western North America.

Taxa	Aguja	El Gallo	Cerro del Pueblo	Fruitland/Kirkland	Judith River	Kaiparowits	Horseshoe Canyon	St. Mary River
Compsemeyidae								
<i>Compsemys</i> sp.	X	X	X	X		X		
Pleurosternidae				X				
Baenidae								
<i>Denazinemys nodosa</i>	X			X		X		
<i>Scabremys ornata</i>	X			X				
<i>Boremys grandis</i>				X	X	X	X	X
<i>Neurankylus</i> sp.	X		X	X	X	X		
<i>Neurankylus baueri</i>				X				
<i>Thescelus</i> sp.	X			X		X		
<i>Thescelus hemispherica</i>				X				
<i>Thescelus rapiens</i>				X				
<i>Plestobaena</i>					X		X	X
Kinosternidae								
<i>Kinosternidae</i> indet.			X	X		X		
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	X		X					
<i>Hoplochelys</i> sp.	X		X					
Chelydridae								
<i>Chelydridae</i> indet.		X	X		X	X	X	X
<i>Protochelydra</i> sp.			X					
Bothremydidae								
<i>Bothremys</i> sp.	X		X					
Adocidae								
<i>Adocus</i> sp.	X		X	X	X	X		
<i>Adocus bossi</i>				X				
<i>Adocus kirtlandius</i>				X				
Nanhsiungchelyiidae								
<i>Basilemys</i> sp.	X	X		X	X	X	X	X
Trionychidae								
<i>Trionychidae</i> indet.	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aspideretoides</i> sp.	X			X				
<i>Aspideretoides austerus</i>				X				
<i>Aspideretoides robustus</i>				X				
<i>Helopanoplia</i> sp.						X		
Helochelydridae								
<i>Naomichelys speciosa</i>		X			X			

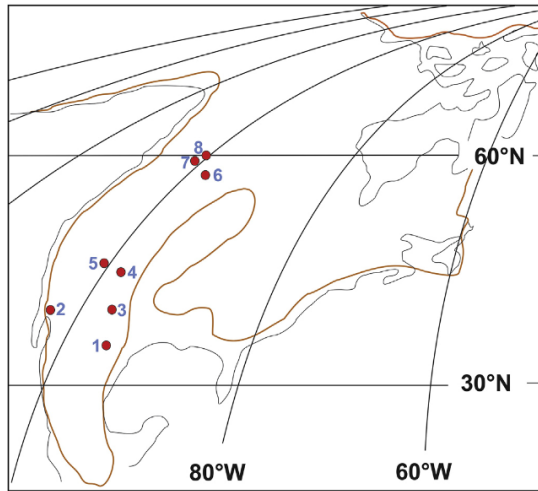


Fig. 5. Map of North America in the Campanian-Maastrichtian showing the position of turtle assemblage discussed in this manuscript. 1. Cerro del Pueblo Formation, Coahuila (32°N paleolatitude); 2. El Gallo Formation, Baja California, (40°N paleolatitude); 3. Aguja Formation (40°N paleolatitude); 4. Fruitland-Kirkland formations, New Mexico (45°N paleolatitude); 5. Kaiparowits Formation, Utah (47°N paleolatitude); 6. Judith River Formation, Montana (58°N paleolatitude); 7. St. Mary River Formation, Canada (59°N paleolatitude); 8. Horseshoe Canyon Formation, Canada (60°N paleolatitude). Modified from Brinkman (2003). Paleolatitudes taken from Scotese and Golonka (1992); Ward et al. (1997) and Miller et al. (2006).

fragments that have a peculiar ornamentation consisting of small, glazed, and closely spaced tubercles that may form sinuous strands. Specimens of *Compsemys victa* from the Cerro del Pueblo Formation show this ornamentation (Brinkman, 2014). Previously, *C. victa* was only known in Mexico from the Cerro del Pueblo and El Gallo formations (Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998; López-Conde et al. (2018a)). Thus, the presence of c.f. *Compsemys victa* in the Aguja Formation extends its geographic range to Chihuahua, Mexico.

TESTUDINES Batsch, 1788.

PAN-TRIONYCHIDAE Joyce et al. (2004).

TRIONYCHIDAE Fitzinger (1826).

TRIONYCHIDAE indet.

Referred specimens—IGM-11497; IGM-11498; IGM-11499; IGM-11500; and IGM-11501 from Altares (Fig. 2F–J). IGM-11502; IGM-11503; and IGM-11504 from Las Garzas (Fig. 4I–K). In total eight shell fragments were reviewed.

Occurrence—Altares (28°56′ 27″ N - 103° 22′ 27″ W) and Las Garzas (28° 59′ 20″ N - 103° 18′ 30″ W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—The presence of Trionychidae from the Aguja Formation is documented by eight shell fragments collected in two different localities. These fragments display the characteristic ornamentation of the carapace surface of the group, which consists of a sculpturing pattern that can range from pits to vermiculating ridges (Danilov and Vitek, 2012; Vitek and Joyce, 2015). In the specimens from the Aguja Formation, the thin connected ridges display a honeycomb-like network pattern. This ornamentation pattern is similar to some specimens that have been described from other formations as Fruitland/Kirkland (Sullivan et al., 2013), Aguja (Sankey, 2006), Cerro del Pueblo (Brinkman, 2014) and El Gallo Formation (López-Conde et al. (2018a)). However, it has been suggested that the ornamentation is not a reliable character for the recognition of different species of Trionychidae (e.g., Gardener and Russell, 1994). For this reason, the

identification is at family level. Differences in shell ornamentation patterns could be explained by other factors, including the age of the individual, the original position of the fragment on the shell, or the amount of transportation and weathering (Tomlinson, 1997).

Remarks—The distinctive pitted trionychid shell ornamentation is best developed on the lateral third of the external surface, only weakly expressed near the midline. The shell fragments referred to Trionychidae are common in Upper Cretaceous deposits in the Western Interior; they occur from 70% to 90% of all localities (Sankey, 2006). Similarly, Trionychidae is the most abundant turtle in the Aguja Formation. The presence of trionychid shell fragments in Mexico has been documented previously by Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz (1998), Rivera-Sylva et al. (2009), Brinkman (2014) and López-Conde et al. (2018a). These new records expand the biogeographic distribution of the Trionychidae to the state of Chihuahua.

CRYPTODIRA Cope (1868).

NANHSIUNGCHELYIDAE Yeh (1966).

BASILEMYS Hay (1908).

Basilemys sp.

Referred specimens—IGM-11510 and IGM-11511 from Altares (Fig. 2D and E). IGM-11512 from Duetto Miseria (Fig. 3I). In total three shell fragments were reviewed.

Occurrence—Altares (28°56′ 27″ N - 103° 22′ 27″ W) and Duetto Miseria (28° 58′ 43″ N - 103° 22′ 34″ W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—The shell fragments of Aguja Formation in Mexico have the distinctive shell sculpture consisting of linearly arranged shallow pits with small pyramidal elevations between them, uniformly arrayed polygonal dimples separated by thin sharply defined triangular walls. As in specimens of *Basilemys* reported from the Aguja (Sankey, 2006) and the El Gallo formations (López-Conde et al. (2018a)), the depressions are shallow and oval, about 1 mm deep and up to 4 mm in diameter; there are approximately 4 depressions per/cm.

Remarks—The genus *Basilemys* is the only North American representative of the clade Nanhsiungchelyidae (Joyce and Norell, 2005). This turtle genus is restricted to the Late Cretaceous (Hutchison and Archibald, 1986). The presence of *Basilemys* sp. in Mexico has been documented previously for first time in the El Gallo formation by López-Conde et al. (2018a). These new records in Chihuahua extend the distribution of *Basilemys* sp. in the Late Cretaceous of Mexico and the Chihuahua state.

CRYPTODIRA Cope (1868).

DUROCRYPTODIRA Danilov and Parham (2008).

KINOSTERNOIDEA Baur (1893)

cf. *Yelmochelys rosarioae* Brinkman et al. (2016).

Referred specimens—IGM-11505; IGM-11506; IGM-11507; IGM-11508; and IGM-11509 (Fig. 3D–H), five shell fragments.

Occurrence—Duetto Miseria (28° 58′ 43″ N - 103° 22′ 34″ W), Chihuahua, Mexico. Aguja Formation, Late Cretaceous (Campanian).

Description—The presence of cf. *Yelmochelys rosarioae* in the Aguja Formation is documented by the third neural (Fig. 3D), one fragment of costal (Fig. 3E), a piece of a plastron element (Fig. 3F) and two indeterminate fragments (Fig. 3G and H). Our material shares the same smooth surface sculpturing, consisting of fine, short, entwined, fiber-like structures with numerous minute foramina reported by Brinkman et al. (2016). The shell fragment identified as the third neural is identical to that reported by Brinkman et al. (2016), which is hexagonal in shape and has short antero-lateral edges. The sulcus separating vertebral scutes one and two, which crosses the middle of the bone, has a short anterior projection at the midline. According to Brinkman et al. (2016), complete costals are rare. The collected costal is relatively broad, irregular in shape, and bears an articular surface for the thoracic rib. The sulcus of the pleural is observed. The costal is curved when seen in edge view, indicating that the carapace was vaulted. In relation to the piece of a plastron element according to Brinkman et al. (2016), it could be the medial portion of hypoplastron.

Remarks— Due to the fragmentary nature of the materials, it is not possible to make a deeper description of the specimen collected in the Aguja Formation that is attributed to cf. *Yelmochelys rosarioae*.

Kinosternoids were endemic to North America during the Cretaceous. Kinosternoids records in North America occur in the Campanian from Kaiparowits Formation of Utah (Eaton et al., 1999; Hutchison et al., 2013). Other kinosternoid was recognized by Hutchison and Archibald (1986) based on material from the Hell Creek Formation (Maastrichtian). Subsequently, it has been reported from the Campanian of Utah (Hutchison et al., 2013), New Mexico (Sullivan et al., 2013), and in Mexico the kinosternoid group is abundantly represented by isolated elements from the Cerro del Pueblo and Cañon del Tule formations (Rodríguez-de la Rosa and Cevallos-Ferriz, 1998; Brinkman and Rodríguez de la Rosa, 2006). In this way, in this work we reported the first record of cf. *Yelmochelys rosarioae* from the Aguja Formation and the second in Mexico and expands the biogeographic distribution to the state of Chihuahua.

6. Discussion

To evaluate the importance of the assembly of turtles recognized in the Aguja Formation a comparative study with other faunal associations of North America was undertaken (Table 2). All these faunal associations have Laramidian affinities (Fig. 5). The Woodbine Formation (Texas), is a characteristic locality corresponding to Appalachia, and unfortunately no comparison can be made against the turtle diversity from Laramidian assemblage, because the Woodbine Formation is of Cenomanian age (Brent et al., 2019).

We observed an important richness of turtles in formations like Cerro del Pueblo with ten taxa (Table 2), Kaiparowits with eleven taxa (Table 2), Aguja with twelve taxa (Table 2), and being the most abundant the Fruitland/Kirkland formations with nineteen taxa (Table 2), all of them located in southern latitudes in North America in relation to those formations in the northern part of North America like Judith River with eight taxa (Table 2), Horseshoe Canyon and St. Mary River with five taxa each (Table 2). It seems that the difference in the diversity of taxa is associated with latitude.

Holroyd et al. (2001) recognize that the ecological complexity and abundance of appropriate habitats are factors that can be correlated with turtle diversity within a region. As well, turtle distributions are restricted by latitudinal gradient of the average temperature. A latitudinal shift in an overall turtle diversity gradient was noted by Tarduno et al. (1998) to account for the presence of turtles and other ectothermic mesoreptiles in high-latitude localities during the Late Cretaceous. In this way, the changes in turtle richness reflect latitudinal shift, those richness patterns are reflection of changes in climate resulting in north-south shifts in a latitudinal diversity gradient (Brinkman, 2003).

This latitudinal variability suggests that at any time turtles would have had a climatically controlled northern limit of distribution, and the richness of turtles would have decreased as this limit was reached. Thus, the drop-in turtle richness in the Northern localities suggests that temperature was lower, resulting in a southern shift in the turtle richness gradient (Brinkman, 2003).

For example, the Campanian Wapiti Formation (63°N paleolatitude) in Alberta had yielded a single turtle peripheral, in the also Campanian Prince Creek Formation (75°N paleolatitude) in northern Alaska, turtles and other ectothermic mesoreptiles are absent. The decrease in richness of turtles is consistent with the hypothesis of latitudinal gradient (Fiorillo and Gangloff, 2000). The scarcity and low richness of turtles in the Horseshoe Canyon Formation (Alberta) is not a reflection of amount of time spent collecting from these areas or the amount of exposure of the formation. A taphonomic bias can be excluded as a possible reason for the rarity of turtles in these formations, thus the rarity of turtles in the formation can be assumed to have a paleoecological rather than a taphonomic basis (Brinkman, 2003). The difference in richness in

turtles of the Horseshoe Canyon and St. Mary River formations, Alberta compared with Fruitland/Kirkland, Kaiparowits, Cerro del Pueblo and Aguja formations agrees with this prediction (Fig. 5).

7. Conclusions

This is the first formal report of turtles collected from the Upper Cretaceous, Aguja Formation, in northern Chihuahua, Mexico. The turtle richness of the upper shale member of the Aguja Formation is comparable to Cerro del Pueblo and Kaiparowits formations and being higher this richness in the Fruitland/Kirkland Formation.

The study of Cretaceous turtle shell fragments is important because they are abundant and recurrent members of the different faunal associations of vertebrates in most fossiliferous localities of North America. Until now, this is the third study where the richness of Cretaceous turtles in Mexico is reported, previous studies were done in the Cerro del Pueblo and El Gallo formations.

As a result of this study it is important to mention the first record of cf. *Yelmochelys rosarioae* for the Aguja Formation. In addition, the expanding of the geographical distribution of cf. *Denazinemys nodosa* beyond Texas, where the materials found are also fragmentary but, like those collected in Chihuahua, they are diagnostic for their taxonomic assignment. Furthermore, we report the second record of *Basilemys* sp. in Mexico, previously reported from the El Gallo Formation, this type of turtle is quite common in different localities of United States. The presence of *Basilemys* sp. is present in all the associations reviewed here with the exception of the Cerro del Pueblo formation, maybe because it has not been collected or reported yet. Moreover, here we report the third record of cf. *Compsemys victa* for the Late Cretaceous of Mexico. Finally, is important to mention the always recurrent presence of the remains of Trionychidae, which can be considered the most abundant turtle in the different localities of North America.

The turtles, while occasionally collected and identified as parts of various other studies, they never have been systematically studied, despite its importance this group plays in the Upper Cretaceous terrestrial and aquatic ecosystems. Therefore, it is useful to study turtles as a group on their own merit in order to gain more knowledge about the ecology during the Late Cretaceous.

This is how studies of turtle assemblage in different formations of the late Cretaceous in Mexico have become relevant, because in this way we know the richness of Testudines in Mexico. The richness of Cretaceous turtles may increase with future fieldwork in other Mexican formations; however, what is currently observed in the Cerro del Pueblo, El Gallo, and the Aguja formations could be interpreted as a close approximation of the real diversity of non-marine turtles during the Late Cretaceous in Mexico.

Author statement

Oliver Lopez-Conde, María Luisa Chavarría-Arellano, and Marisol Montellano-Ballesteros contributes in the same way to the elaboration of the present manuscript.

Declaration of competing interest

No author of the manuscript "Nonmarine Cretaceous turtles from the Aguja Formation (Campanian) of Chihuahua, Mexico" have a conflict of interest

Acknowledgments

The authors are grateful to all the people that collaborate in the field seasons in Chihuahua from 2000 to 2005, especially to René Hernández-Rivera and Gerardo Álvarez-Reyes for their confidence and teaching in the field. The first author thanks María Guadalupe Conde

Gutierrez for their confidence, and support. We thank the financial support from National Geographic Society 2000 "Exploring for late Cretaceous vertebrate in the Northern Coahuila and Chihuahua"; DGAPA IN 202802 "Cretácico Tardío continental del Norte de los Estados de Coahuila and Chihuahua" given to Marisol Montellano-Ballesteros. I further extend my thanks to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for their support. In addition to CONACyT scholarship 545082.

References

- Adkins, W.S., 1932. Mesozoic systems in Texas. In: Sellards, Adkins and Plummer: the Geology of Texas, vol. 1. Stratigraphy: Univ. Texas Bull. 3232, pp. 240–518.
- Aguilera, J., 1896. Bosquejo Geológico de México, vol. 4. Instituto Geológico de México, Boletín, pp. 1–120.
- Andrade-Ramos, P., 2003. Paleontología de una localidad del Cretácico Tardío de Altare, Chihuahua. Tesis de Licenciatura. 60 Facultad de Ciencias. UNAM.
- Batsch, A.J., 1788. Versuche einer Anleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena.
- Baur, G., 1893. Notes on the classification of the cryptodira. Am. Nat. 27, 672–675.
- Befus, K.S., Hanson, R.E., Lehman, T.M., Griffin, W.R., 2008. Cretaceous basaltic phreatomagmatic volcanism in west Texas: maar complex at pena mountain, Big Bend national Park, Texas. J. Volcanol. Geoth. Res. 173, 245–264.
- Benammi, M., Montellano-Ballesteros, M., 2006. New data from the continental Late Cretaceous faunas from northern Mexico. J. Vertebr. Paleontol. 26 (3) (Abstracts).
- Brent, A., Smith, H.F., Noto, C.R., Grossman, A., 2019. A new baenid, "*trinitichelys*" *maini* sp. nov., and other fossil turtles from the upper cretaceous arlington archosaur site (Woodbine Formation, cenomanian), Texas, USA. Palaeontol. Electron. 22(<https://doi.org/10.26879/1001.3.81>) 1–29.
- Breyer, J.A., Busbey, A.B., Hanson, R.E., Befus, K.E., Griffin, W.R., Hargrove, U.S., Bergman, S.C., 2007. Evidence for late cretaceous volcanism in trans-pecos, Texas. J. Geol. 115, 243–251.
- Brinkman, D., 2003. A review of non-marine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. Can. J. Earth Sci. 40, 557–571.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylvia, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Brinkman, D., Nicholls, E.L., 1993. The skull of *Neurankylus eximius* (Testudines: Baenidae) and a reinterpretation of the relationships of this taxon. J. Vertebr. Paleontol. (3), 273–281.
- Brinkman, D.B., Rodríguez de la Rosa, R.A., 2006. Nonmarine turtles from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 35, 229–233.
- Brinkman, D., Aquillón-Martínez, M.C., De León-Dávila, C.A., Jamniczky, H., Eberth, D.A., Colbert, M., 2009. *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal chelonid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. Paleobiol. 28, 76–88.
- Brinkman, D.B., Aguillon-Martínez, M.C., Hutchison, J.H., Brown, C.M., 2016. *Yelmochelys rosarioae* gen. et sp. nov., a stem kinosternid (Testudines: Kinosternidae) from the Late Cretaceous of Coahuila. 33. ucm paleobios.30601 Paleobios, Mexico.
- Cabrera, F.G., Narváez, J.M., Hernández, R., Gómez, A., 1982. Explotación carbonífera de la cuenca de Ojinaga, Chihuahua. Comisión Federal de Electricidad, pp. 41–61.
- Carbot-Chanona, G., Than-Marchese, B., 2013. Presencia de *Enchodosa* (Osteichthyes: aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (CretácicoTardío) de Chiapas, México. Palaontol. Mexic. 63, 8–16.
- Cope, E.D., 1868. On the origin of genera. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 20, 242–300.
- Cope, E.D., 1873. On the extinct Vertebrata of the Eocene of Wyoming, observed by the expedition of 1872, with notes on the geology. United States Geological Survey of the Territories 6, 545–649.
- Cope, E.D., 1882. Contributions to the history of vertebrata of the lower eocene of Wyoming and New Mexico, made during 1881. Proc. Am. Phil. Soc. 20, 139–197.
- Danilov, I.G., Parham, J.F., 2008. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. J. Vertebr. Paleontol. 28 (2), 306–318.
- Danilov, I., Vitek, N., 2012. New data on the soft-shelled turtles from the Upper Cretaceous Kyrkkuduki locality on southern Kazakhstan. Proceedings of the Zoological Institute RAS 316, 50–56.
- Eaton, J.G., Cifelli, R.L., Hutchison, J.H., Kirkland, J.L., Parrish, J.M., 1999. Cretaceous vertebrate faunas from the Kaiparowits Plateau, south-central Utah. 99–1. Utah Geological Survey Miscellaneous Publications, pp. 345–353.
- Eberth, D.A., 1992. A Geochronology of the Nonmarine Judith River Formation of Southern Alberta. Society for Sedimentary Geology, Program with Abstracts, Fort Collins, pp. 24–25.
- Eberth, D., Sampson, S., Rodríguez-De la Rosa, R.A., Aguillón-Martínez, M.C., Brinkman, D.B., López-Espinosa, J., 2003. Las aguilas: an unusually rich campanian-age vertebrate locale in southern Coahuila, Mexico. J. Vertebr. Paleontol. 23 (3), 47 Supplement. Abstracts of Papers.
- Eberth, D.A., Delgado-de Jesús, C.R., Lerbekmo, J.F., Brinkman, D.B., Rodríguez-de la Rosa, R.A., Sampson, S.D., 2004. Cerro del Pueblo Fm (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, Mexico: reference sections, age, and correlation. Rev. Mex. Ciencias Geol. 21, 335–352.
- Fassett, J.E., Steiner, M.B., 1997. Precise age of C33n–C32r magnetic-polarity reversal, san Juan Basin, New Mexico and Colorado. In: Mesozoic Geology and Paleontology of the Four Corners Region. New Mexico Geological Society Guidebook, 48th Field Conference, 1997, pp. 239–247.
- Fiorillo, A.R., Gangloff, R.A., 2000. Theropod teeth from the Prince Creek Formation (cretaceous) of northern Alaska, with speculations on arctic dinosaur paleoecology. J. Vertebr. Paleontol. 20, 675–682.
- Fitzinger, L., 1826. Nue Classification der Reptiliennachhrehnnturlichen. Verwandtschaften, Vienna.
- Gaffney, E., 1972. The systematic of the North American family Baenidae (reptilia, cryptodira). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 147, 241–320.
- Gaffney, E., 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 155, 387–436.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., 1988. A phylogeny of turtles. In: Benton, M.J. (Ed.), The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1, Amphibians, Reptiles, Birds. Clarendon Press, Oxford, pp. 157–219.
- Gardner, J., Russell, A., 1994. Carapacial variation among soft-shelled turtles (Testudines: Trionychidae), and its relevance to taxonomic and systematic studies of fossil taxa. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 193, 209–244.
- Gilmore, C.W., 1916. Vertebrate faunas of the ojo alamo, Kirtland, and Fruitland formations. 98. United States Geological Survey Professional Paper, pp. 279–302.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M., 2012. The Geologic Time Scale. Elsevier, Amsterdam, pp. 1144.
- Hay, O., 1908. The Fossil Turtles of North America, vol. 75. Carnegie Inst. Washington, pp. 568.
- Hirayama, R., Brinkman, D., Danilov, I., 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. Russ. J. Herpetol. 7, 181–198.
- Holroyd, P.A., Hutchison, J.H., Strait, S.G., 2001. Turtle diversity and abundance through the lower eocene willwood Formation of the southern bighorn basin. In: Gingerich, P.E. (Ed.), Paleocene–Eocene Stratigraphy and Biotic Change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming. University of Michigan Papers on Paleontology, pp. 97–107 Paper 33.
- Hutchison, J.H., Archibald, J.D., 1986. Diversity of turtles across the cretaceous/tertiary boundary in northeastern Montana. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 55, 1–22.
- Hutchison, J., Eaton, J., Holroyd, P., Goodwin, M., 1998. Larger vertebrates of the Kaiparowits Formation (campanian). In the grand staircase-escalante national monument and adjacent areas. In: Hill, L., Koselak, J. (Eds.), Learning from the Land: Grand Staircase-Escalante National Monument Science Symposium Proceedings. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, pp. 391–398.
- Hutchison, J.H., Knell, M.J., Brinkman, D.B., 2013. Turtles from the Kaiparowits formation, Utah. In: Titus, A.L., Loewen, M.A. (Eds.), At the Top of the Grand Staircase, the Late Cretaceous of Southern Utah. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, pp. 295–318.
- Ifrim, C., 2006. The Fossil Lagerstätte at Vallecillo. In: North-eastern Mexico: Pelagic-Plattencalks Related to Cenomanian-Turonian Boundary Anoxia. University of Karlsruhe. Ph.D. dissertation. University of Karlsruhe, Germany, pp. 151.
- Joyce, W., Norell, M., 2005. *Zangerlia ukhaachelys*, new species, a nanhsiungchelyid turtle from the late cretaceous of ukhaa tolgod, Mongolia. Am. Mus. Novit. 3481, 1–19.
- Joyce, W., Parham, J., Gauthier, J.A., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. J. Paleontol. 78, 989–1013.
- Klein, I.T., 1760. Klassifikation und kurze Geschichte der vierfüßigen Thiere (translation by F. D. Behn). Lübeck, Germany, Jonas Schmidt, pp. 381.
- Larson, D.W., Longrich, N.R., Evans, D.C., Ryan, M.J., 2013. A new species of *Neurankylus* from the milk River formation (cretaceous: santonian) of Alberta, Canada, and a revision of the type species *N. eximius*. In: Brinkman, D.B., Holroyd, P.A., Gardner, J.D. (Eds.), Morphology and Evolution of Turtles. Springer, Dordrecht, pp. 389–405.
- Lehman, T.M., 1981. The alamo wash local fauna: a new look at the old ojo alamo fauna. In: Lucas, S., Rigby, K., Kues, B. (Eds.), Advances in San Juan Basin Paleontology. University of New Mexico Press, Albuquerque, New Mexico, pp. 189–221.
- Lehman, T.M., 1985. Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology of Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) Sedimentary Rocks in Trans-Pecos. Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin, Texas, pp. 299.
- Lehman, T.M., Wick, S.L., Brink, A.A., Shiller, T.A., 2019. Stratigraphy and vertebrate fauna of the lower shale member of the Aguja Formation (lower Campanian) in West Texas. Cretac. Res. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.02.028>.
- Leidy, J., 1856. Notices of extinct vertebrata discovered by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux country under command of Lieut. G. K. Warren. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 8, 311–312.
- Lerbekmo, J.F., Braman, D.R., 2002. Magnetostratigraphic and biostratigraphic correlation of late campanian and maastrichtian marine and continental strata from the red deer valley to the cypress hills, Alberta, Canada. Can. J. Earth Sci. 39, 539–557.
- López-Conde, O.A., 2016. Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiense de La Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México. 81 Tesis de Maestría. UNAM.
- López-Conde, O., Alvarado-Ortega, J., 2017. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México. In: XV Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 80.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015. The oldest record of turtles in Mexico (late jurassic, sabinal formation, oaxaca). Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology. pp. 167.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017. A new platychelyiidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico: Papers in Palaeontology 3 (2), 161–174.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., Porras-

- Múzquiz, H., 2019. The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila. *J. S. Am. Earth Sci.* 94. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., Porras-Múzquiz, H., 2018b. The first records of protostegidae in Mexico (late cretaceous). In: 78th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, pp. 170 Albuquerque, NM, USA.
- López-Conde, O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R., 2019a. El primer registro del baénido *Scrabremys* sp. para el Cretácico Tardío (Campaniano) de la Formación Aguja, Chihuahua. In: Convención Geológica Nacional, pp. 18.
- López-Conde, Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R., 2019c. Tortugas del Cretácico Tardío (Campaniano) de la Formación Aguja, Chihuahua, México. In: XVI Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 105.
- Lucas, S.G., Sullivan, R.M., 2006. *Denazinemys*, a new name for some late cretaceous turtles from the upper cretaceous of the san Juan Basin, New Mexico. In: In: Lucas, S.G., Sullivan, R.M. (Eds.), Late Cretaceous Vertebrates from the Western Interior. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, vol. 35, pp. 223–228.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018. Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. *J. S. Am. Earth Sci.* 88, 693–699.
- Lucas, S.G., Kues, B.S., Gonzalez-Leon, C.M., 1995. Paleontology of the upper cretaceous cabullona group, northeastern Sonora. In: Jacques-Ayala, C., Gonzalez-Leon, C.M., Roldan-Quintana, J. (Eds.), Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas. Geological Society of America Special paper 301, Boulder, Colorado, pp. 143–215.
- Lyson, T., Joyce, W., 2011. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *J. Paleontol.* 85, 789–801.
- Maxwell, R.A., Dietrich, J.W., 1965. Geologic summary of the Big Bend region. In: Geology of the Big Bend Area, Texas, with Road Log and Papers on Natural History of the Area: West Texas Geological Society Special Publication, No. 65-51, pp. 11–33.
- Miller, I.M., Brandon, M.T., Hickey, L.J., 2006. Using leaf margin analysis to estimate the mid-Cretaceous (Albian) paleolatitude of the Baja B.C. block. *Earth Planet Sci. Lett.* 245, 95–114.
- Monroy-Mujica, I.H., 2009. Microvertebrados fósiles cretácicos tardíos (Campaniano Tardío) de la Formación Aguja en el Noroeste de Coahuila, México. Tesis de Licenciatura, vol. 111 Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM.
- Nichols, D.J., 1997. Palynology and ages of some Upper Cretaceous formations in the Markagunt and northwestern Kaiparowites plateaus, southwestern Utah. In: Maldonado, F., Nealey, L.D. (Eds.), Geologic Studies of the Basin and Range–Colorado Plateau Transition in Southeastern Nevada, Southwestern Utah, and Northwestern Arizona, 1995. vol. 2153. U.S. Geological Survey, Bulletin, pp. 81–95.
- Parham, J., Pyenson, N., 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *J. Paleontol.* 84 (2), 231–247.
- Peng, J., Russell, A.P., Brinkman, D.B., 2001. Vertebrate Microsite Assemblages (Exclusive of Mammals) from the Foremost and Oldman Formations of the Judith River Group (Campanian) of Southeastern Alberta: an Illustrated Guide, vol. 24. The Provincial Museum of Alberta, Natural History Occasional Paper, pp. 1–54.
- Pérez-García, A., 2012. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *J. Vertebr. Paleontol.* 32 (3), 545–556.
- Pérez-García, A., Royo-Torres, R., Cobos, A., 2015. A new European Late Jurassic pleurosternid (Testudines, Paracryptodira) and a new hypothesis of paracryptodiran phylogeny. *J. Syst. Palaeontol.* 13 (4), 351–369. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.911212>.
- Renne, P., Fulford, M., Busby-Spera, C., 1991. High resolution chronostratigraphy on the late Cretaceous el Gallo formation, Baja California, Mexico. *Geophys. Res. Lett.* 18, 459–462.
- Reynoso, V., Cabral-Perdomo, M., Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayua formation. In: Espinosa-Arribarrén, J., Montellano-Ballesteros, M., Applegate, S. (Eds.), Guide Book of the Field Trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Avances en Investigación. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106–110.
- Rivera-Sylva, H.E., Frey, E., Palomino-Sánchez, F.J., Guzmán-Gutiérrez, J.R., Ortiz-Mendieta, J.A., 2009. Preliminary report on a late cretaceous vertebrate fossil assemblage in northwestern Coahuila, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana Volumen* 61 (2), 239–244.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Aranda-Manteca, F., 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados en la Formación El Gallo, (Campaniano Tardío) del estado de Baja California. In: VII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 65.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Cevallos-Ferriz, S., 1998. Vertebrates of the El Pellill locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.* 18 (4), 751–764.
- Sankey, J., 2006. Turtles of the upper Aguja formation (late campanian), Big Bend national Park, Texas. In: Lucas, S.G., Sullivan, R. (Eds.), Late Cretaceous Vertebrates from the Western Interior. New Mexico Museum of Natural History and Science, pp. 235–243 Bulletin.
- Sankey, J.T., Gose, W.A., 2001. Late cretaceous mammals and magnetostratigraphy, Big Bend, Texas. Occasional Papers of the Museum of Natural Science, vol. 77. Louisiana State University, pp. 1–16.
- Scotese, C.R., Golonka, J., 1992. PALEOMAP Paleogeographic Atlas, PALEOMAP Progress Report N. 20. Department of Geology, University of Texas at Arlington, Texas.
- Sullivan, R., Jasinski, S., Lucas, S.G., 2013. Re-assessment of late campanian (kirtlandian) turtles from the upper cretaceous Fruitland and Kirtland formations, san Juan Basin, New Mexico, USA. In: Brinkman, D., Holroyd, P., Gardener, J. (Eds.), Morphology and Evolution of Turtles. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht, pp. 337–387.
- Tarduno, J.A., Brinkman, D.B., Renne, P.R., Cottrell, R.D., Scher, H., Castillo, P., 1998. Evidence for extreme climate warmth from Late Cretaceous Arctic vertebrates. *Science (Washington, D.C.)* 282, 2241–2244.
- Tomlinson, S.L., 1997. Late Cretaceous and Early Tertiary Turtles from the Big Bend Region, Brewster Country. Ph.D. dissertation. Texas Tech University, Lubbock, Texas, pp. 194.
- Torres-Rodríguez, E., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R., Benammi, M., 2010. Theropod teeth from the upper cretaceous of the state of Coahuila, Mexico. *Rev. Mex. Ciencias Geol.* 27, 72–83.
- Vitek, N., Joyce, W., 2015. A review of the fossil record of the new world turtles of the clade Pan-Trionychidae. *Bull. - Peabody Mus. Nat. Hist.* 56, 185–244.
- Ward, P.D., Hurtado, J.M., Kirschvink, J.L., Verosub, K.L., 1997. Measurements of the cretaceous paleolatitude of vancouver island: consistent with the Baja British Columbia hypothesis. *Science* 277, 1642–1645.
- Yeh, H., 1966. A new cretaceous turtle of nanhsiung, northern kwangtung. *Vertebr. Palasiat.* 10, 197–200.

López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2020. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. *Cretaceous Research*. Volumen 119. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>

Cretaceous Research 119 (2021) 104710



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Cretaceous Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/CretRes



A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico



Oliver A. López-Conde ^{a, c, *}, Adán Pérez-García ^b, María L. Chavarría-Arellano ^c, Jesús Alvarado-Ortega ^d

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, Paseo de la Senda del Rey 9, 28040, Madrid, Spain

^c Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, Mexico

^d Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 30 April 2020

Received in revised form

29 August 2020

Accepted in revised form 17 November 2020

Available online 25 November 2020

Keywords:

Bothremyidini

Coal mine

Late Cretaceous

North America

Palaú

ABSTRACT

During the Late Cretaceous, pleurodiran turtles were taxonomically diverse and, inhabited a variety of environments, within a practically worldwide distribution. Among this group, the most widespread at that time was Bothremydidae, which was represented in North America by four taxa: *Algorachelus tiberti*, *Chedighaii hutchisoni*, *Chedighaii barberi*, and *Bothremys cooki*. Nevertheless, the presence of Bothremydidae in Mexico is so far very scarce, and the few reports were recognized at indeterminate generic level and have, not been analyzed in detail. In this paper we describe the first Bothremyidini from Mexico, collected in a coal mine in Coahuila in the Late Cretaceous of the Olmos Formation (upper Campanian). The coal mines in this region are known for their paleoflora, but this turtle specimen is the first vertebrate to be notified. This specimen displays a unique combination of characters that allows its attribution to a new representative, *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov., thus expanding knowledge about the diversity of this group in the American Cretaceous record.

© 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Pleurodira (i.e., the side-necked turtles) are today a relict group with a relatively low diversity, as they are restricted to freshwater habitats in the Southern Hemisphere (Iverson, 1992; Rhodin et al., 2018). However, during the Late Cretaceous and Paleogene, pleurodires were taxonomically diverse and, inhabited a variety of environments within a virtually worldwide distribution (Lapparent de Broin, 2000; Gaffney et al., 2006). Bothremydidae was among the most widespread clades of Pleurodira during the Late Cretaceous and the Paleogene (Gaffney et al., 2006). The origin of both the crown Pleurodira and Bothremydidae is Gondwanic (Lapparent de Broin, 2000). Bothremydidae is an extinct clade of pelomedusoid

turtles and its fossil record, ranging from the Early Cretaceous to the Paleogene at least, has been identified in North and South America, Europe, Africa, India, and Madagascar (Gaffney et al., 2006; Romano et al., 2014). Although the first representatives of Bothremydidae were freshwater forms, some lineages were adapted to brackish and marine waters, allowing a dispersion greater than that achieved by most groups of pleurodires (Rabi et al., 2012; Pérez-García, 2016, 2018a).

In addition to reviewing the taxonomic and phylogenetic relationships of the group, Gaffney et al. (2006) provided a taxonomy that divided Bothremydidae into four primary clades: the Indian Kurmademydini, the South American and African Cearachelyini, and the circum-Atlantic Bothremyidini and Taphrosphyini (Gaffney et al., 2006; Cadena et al., 2012). Following previous ideas, Rabi et al. (2012) provided an updated paleobiogeographic assessment for Bothremyidini, indicating that the group originated in Gondwana during the Early Cretaceous and only secondarily colonized Europe and North America by African lineages during the Santonian or before. This hypothesis has been recently confirmed by the study of new findings, and it has been acknowledged that the ol

* Corresponding author. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico.

E-mail addresses: vertebrate_palaentology@comunidad.unam.mx (O.A. López-Conde), palaentologo@gmail.com (A. Pérez-García), marichavarra@outlook.com (M.L. Chavarría-Arellano), alvarado@geologia.unam.mx (J. Alvarado-Ortega).

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>

0195-6671/© 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

dispersion from Gondwana to Laurasia took place during the Cenomanian (Pérez-García, 2016; 2018a).

Bothremyidae was originally known from North American fossil remains (Hay, 1908), currently identified as coming from Paleogene levels (Gaffney et al., 2006). The tribes recognized in the fossil record of North America are Bothremydini and Taphrosphyini. At present, Bothremydini is represented in North America by four taxa: *Algorachelus tibert* (Joyce et al., 2016); *Chedighaii hutchisoni* (Gaffney et al., 2006); *Chedighaii barberi* (Gaffney et al., 2006, 2009) and *Bothremys cooki* (Leidy, 1865). Taphrosphyini is only known by *Chupacabrachelys complexus* (Lehman and Wick, 2010).

The discovery of an almost complete carapace of a Bothremydini in the Mexican upper Campanian record is presented here. The systematic attribution of this new specimen is discussed, and it is recognized as the first member of Bothremydini from Mexico.

2. Geological setting

The Olmos Formation was derived from highlands of the Laramide Uplift to the west and deposited by fluvio-deltaic systems in the easternmost part of the Rio Grande Embayment of the Gulf Coast Basin (Pessagno, 1969). During the Late Cretaceous in that region, an epicontinental sea developed along sedimentary basins of the center-west of North America. Known as the Western Interior Seaway, this epicontinental sea covered much of eastern Mexico. Chihuahua and Coahuila formed a large peninsula characterized by different habitats that included fluvial and deltaic systems, such as floodplains, lagoons and marshes (Estrada-Ruiz et al., 2013). In northern Mexico, different deltaic systems formed during the Campanian-Maastrichtian with two different deltas recognized in northern Coahuila (Flores-Espinoza, 1989). The more important is located in the Sabinas Basin and is represented by the Olmos Formation (upper Campanian). This geologic formation, which is economically important for coal mining, contains a diverse fossil flora that is perhaps the most important flora for the Cretaceous flowering plants in Mexico (Weber, 1972; Estrada-Ruiz et al., 2007). In fact, the fossil flora of the Olmos Formation is much better known than its fossil vertebrate fauna, and includes a wide variety of ferns, conifers, and angiosperms (Weber, 1978; Cervillos-Ferriz and Ricalde-Moreno, 1995; Estrada-Ruiz et al., 2007, 2008, 2010). The Olmos Formation has been interpreted as deltaic and fluvial systems; it is above the upper Campanian San Miguel Formation and is overlain by the upper Maastrichtian Escondido Formation (Flores-Espinoza, 1989). Planktonic foraminifera date the Olmos Formation as Maastrichtian (Pessagno, 1969). However, an alternative age of upper Campanian has been suggested by Flores-Espinoza (1989), based on ammonite biostratigraphy. The currently available evidence suggests that the upper part of the Olmos Formation and the lower part of the Escondido Formation are definitely lower Maastrichtian, and that the lower and middle Olmos Formation might be upper Campanian. Thus, marine invertebrates like *Exogyra ponderosa* and *Baculites baculus* indicate that the Olmos Formation is upper Campanian to lower Maastrichtian in age (Kirkland et al., 2006). The Olmos Formation (73.5 Ma) has recently been dated by detrital zircons collected in sandstones in the lithofacies B, representing an upper Campanian age (Centeno-González et al., 2019). The specimen described here, IGM-11517, was collected near the town of Palaú (Coahuila, Mexico) (Fig. 1), in a coal mine called Don Evaristo (27°51'16" N - 101°24'16" W) (Fig. 2).

3. Material and methods

This first fossil turtle from the upper Campanian from the Olmos Formation (Mexico) is deposited in the Colección Nacional de

Paleontología "María del Carmen Perrillat", Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (Mexico City). These remains include a relatively complete shell that has allowed us to confirm the identification of the new turtle *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. The new taxon is compared to the other forms of Pelomedusoides so far defined in the Cretaceous record, as well as with numerous representatives of the different lineages that are part of this clade. These comparisons have been made considering the information provided by previous authors (Leidy, 1865; Matheron, 1869; Nopcsa, 1931; Carrington da Costa, 1940; Antunes and Broin, 1988; Tong et al., 1998; Laurent et al., 2002; Gaffney et al., 2006; Lehman and Wick, 2010; Cadena et al., 2012; Joyce et al., 2016; Pérez-García, 2018a).

Institutional abbreviations: IGM, Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrillat", Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.

4. The American record of Bothremyidae

Bothremydodda (Taphrosphyini+Bothremydini, sensu Gaffney et al., 2006) is the only lineage of Pleurodira for which Cretaceous dispersal events from Gondwana to Laurasia are known. The clades recognized in the fossil record of North America are Bothremydini and Taphrosphyini. The North American Cretaceous Bothremydini record is relatively abundant with the oldest find being that of the Cenomanian *Algorachelus tibert* (Joyce et al., 2016; Pérez-García, 2018a), whereas the only putative record of Taphrosphyini for the Cretaceous corresponds to the Campanian *Chupacabrachelys complexus* (Lehman and Wick, 2010).

Bothremyidae was originally known from North American remains (Hay, 1908), currently identified as coming from Paleogene levels, attributed to the Taphrosphyini *Taphrosphys sulcatus* (Gaffney et al., 2006). At present, Bothremydini is represented in North America by four taxa: *Algorachelus tibert* (Joyce et al., 2016), collected in the Cenomanian of Utah (Naturita Formation); *Chedighaii hutchisoni* (Gaffney et al., 2006), collected in the Campanian of New Mexico (Kirtland Formation); *Chedighaii barberi* (Gaffney et al., 2006, 2009), collected in the Campanian of Arkansas (Brownstown Marl Formation) and *Bothremys cooki* (Leidy, 1865), collected in the Maastrichtian of New Jersey (Navesink Formation).

The presence of Bothremyidae in Mexico is so far very scarce. García and Reynoso (2002) reported the presence of two shells similar to *Bothremys* in the Cerro del Pueblo Formation, but they differ from that taxon in the proportions of the nuchal plate and plastral scutes. In a subsequent review of the turtles of the Cerro del Pueblo Formation, Brinkman and Rodríguez-de la Rosa (2006) recognized the presence of two new specimens of Bothremyidae. The first was a large-bodied taxon, similar to the representatives of *Bothremys* in having a wide and low domed shell, and in the development of plastral buttresses. The second was a partial skull, which was regarded as more closely related to the genus *Chedighaii* than to *Bothremys* (Brinkman, 2014). All those materials from the Cerro del Pueblo Formation are considered to be generically indeterminate at present, as they have not yet been analyzed in detail. The North American bothremydid record also includes a taxon attributed to Taphrosphyini, *Chupacabrachelys complexus*, collected in the Campanian of Texas (Lehman and Wick, 2010).

The oldest unambiguous American Pelomedusoides are from South America *Atolchelys lepida*, from deposits in the Morro do Chaves Formation of Brazil, represents a basal member of Bothremyidae (upper Barremian) and simultaneously the oldest crown Pleurodira. A bothremydid is present in the Albian record of the Ararape Basin of Brazil: *Cearachelys placidoi* (Cearachelyini) (Gaffney et al., 2001). The bothremydid *Inaechelys pernambucensis* was collected in the Early Paleocene (Danian) of the Maria Farinha

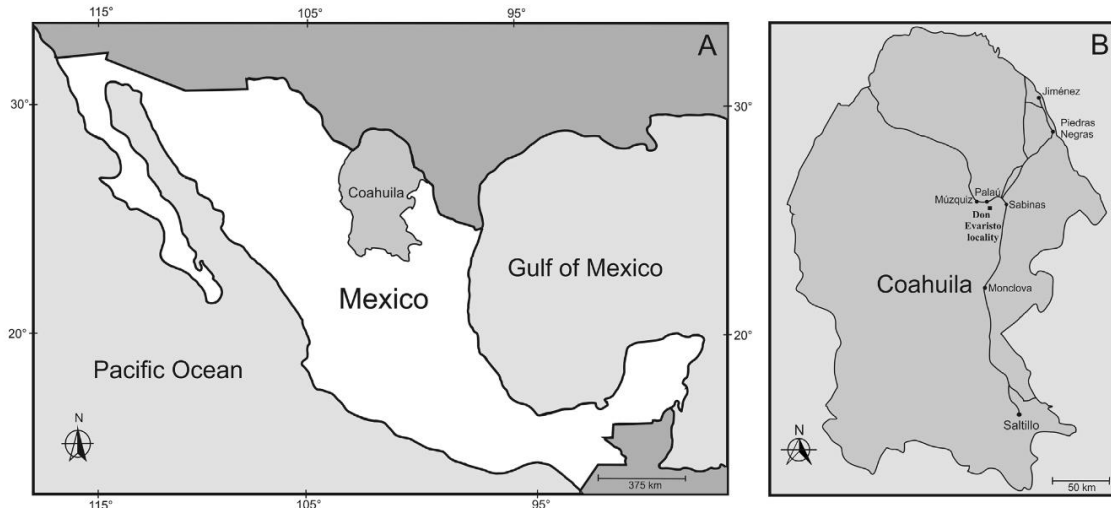


Fig. 1. A: Location of the state of Coahuila, where the new turtle studied here, *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. (Pleurodira, Bothremyidae), was found in Late Cretaceous (upper Campanian) strata. B: Locality where the holotype of the new turtle was collected within the Olmos Formation.

Formation, in Brazil. It represents a member of Bothremydini (Carvalho et al., 2016). Another Paleocene representative of Bothremydini in South America is *Puentemys mushaisaensis* from the Cerrejón Formation, Colombia (Cadena et al., 2012). The other currently known American Taphrosphyini records are from the Paleocene-Eocene, corresponding to the North American *Taphrosphys sulcatus* from the Paleocene (Danian) in the United States of America (Gaffney et al., 2006), and the South American *Motolomama olssoni*, from the Eocene in Peru (Pérez-García, 2018b).

5. Systematic paleontology

- Testudines Batsch, 1788
- Pleurodira Cope, 1864
- Pelomedusoides Cope, 1868

- Bothremyidae Baur, 1891
- Bothremydini Gaffney et al., 2006

***Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov.**

Holotype. *Palauchelys montellanoi* (IGM-11517) (Figs. 3-4).
Etymology. Generic name is formed by Palaú, in reference to the area where it was found and 'chelys' (turtle). Specific name is in honor of Dra. Marisol Montellano Ballesteros, the first female vertebrate paleontologist in Mexico.
Type locality and horizon. Don Evaristo coal mine (27°51'16" N - 101°24'16" W), near the town of Palaú, Coahuila, Mexico. Olmos Formation, Sabinas Basin, upper Campanian (Late Cretaceous).
Diagnosis. IGM-11517, can be attributed to Pan-Pleurodira considering the following character combination: a pair of reduced mesoplastra, not meeting in midline; a single intergular scute;



Fig. 2. Don Evaristo coal mine, near Palaú (Coahuila, México), where the new turtle studied here, *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. (Pleurodira, Bothremyidae), was found in Late Cretaceous (upper Campanian) strata.

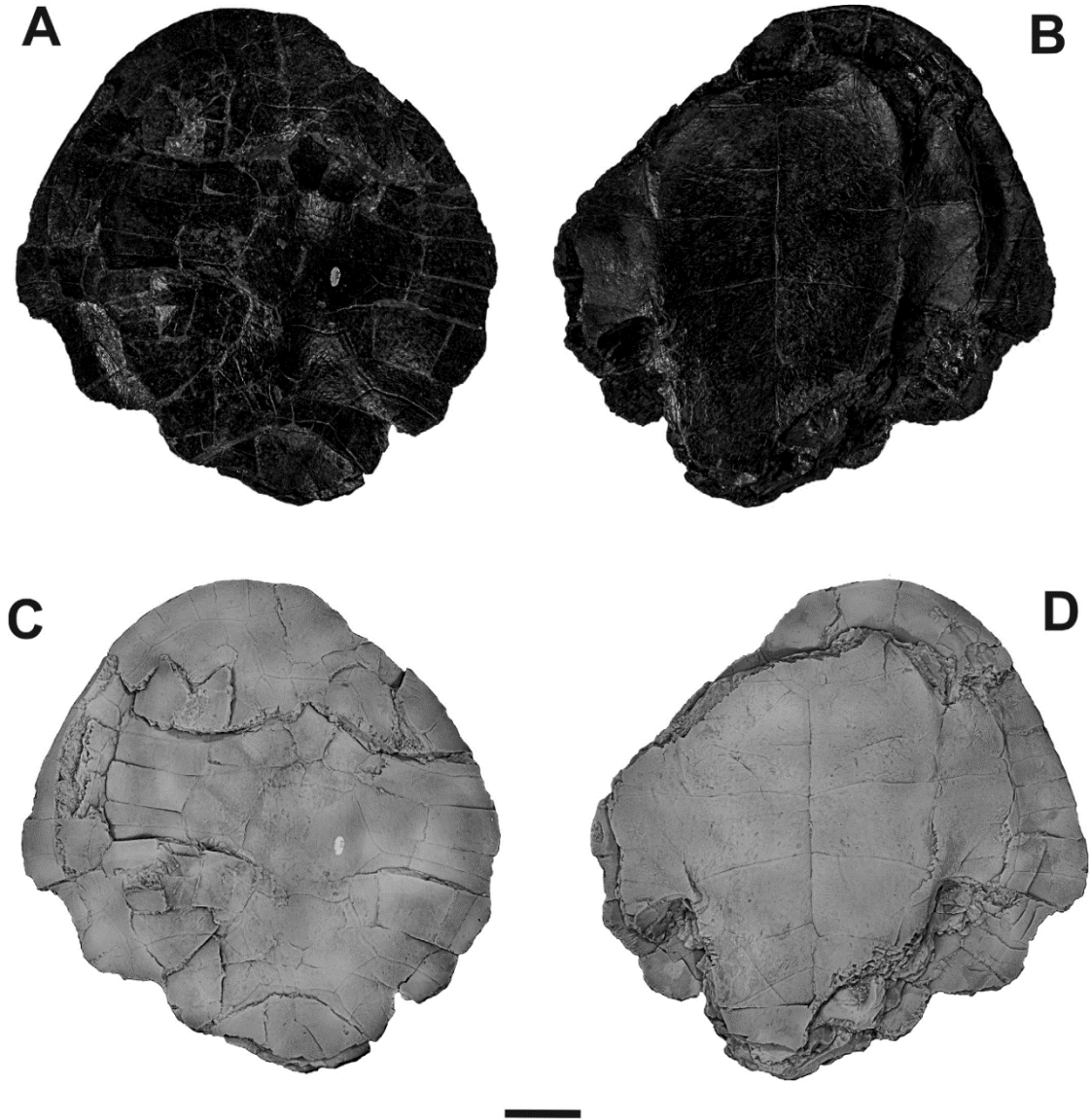


Fig. 3. IGM-11517, holotype of *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. corresponding to the shell of a Bothremydini pleurodiran turtle, from the Late Cretaceous (upper Campanian), in the Don Evaristo coal mine (Coahuila, Mexico). A: Dorsal view. B: Ventral view. C: Dorsal view, after the edition of photographs. D: Ventral view, after the edition of photographs. Scale bar equals 5 cm.

absence of inframarginals and pelvis sutured to the shell. It is recognized as a member of Pelomedusoides based on continuous neural series, composed by hexagonal plates with short anterolateral margins (except the first and the last one), lacking contact with the suprapygal; absence of shell fontanelles. It is recognized as a member of Bothremydidae based on rectangular neural I; contact of the axillary buttress with the main body of peripheral III; contact of the inguinal buttress with costal V; absence of a cervical scute; and costal I twice as long as costal II. It is recognized as a member of

Bothremydini based on: absence of the strong texture observed on the outer surface of the shell of Taphrosphyini; length of costal I not markedly exceeding twice the costal II length; wider than long marginal I; substraight posterior plastral lobe lateral margins; and mesoplastra almost as wide as long. IGM-11517 differs from the other members of Bothremydini by the following character combination: oval carapace, reaching its maximum width at the level of the seventh peripherals; very shallow nuchal notch; wider than long nuchal plate, sub-octagonal in shape; six neurals; antero-

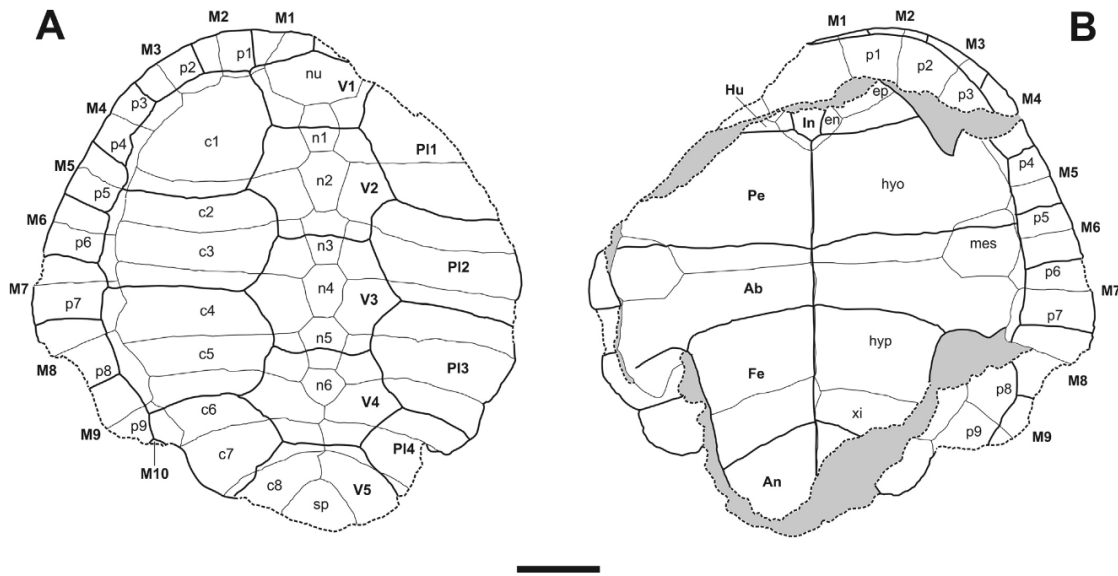


Fig. 4. IGM-11517, holotype of *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. corresponding to the shell of a Bothremydini pleurodiran turtle, from the Late Cretaceous (upper Campanian), in the Don Evaristo coal mine (Coahuila, Mexico). A: drawing of the dorsal view. B: drawing of the ventral view. Abbreviations: Ab, abdominal; An, anal; c, costal; en, entoplastron; ep, epiplastron; Fe, femoral; hyo, hyoplastron; hyp, hypoplastron; Hu, humeral; In, intergular; M, marginal; mes, mesoplastron; n, neural; nu, nuchal; p, peripheral; Pe, pectoral; PI, pleural; sp, suprapygal; V, vertebral; xi, xiphoplastron. Scale bar equals 5 cm.

lateral end of the first vertebral not exceeding half of the posterior width of the first pair of peripherals; anterior sulcus of the fourth vertebral on the middle area of the fifth neural, and posterior sulcus on the seventh pair of costals; medial edge of the first pair of marginals shorter than the lateral edge; overlap of the first pair of marginals in half of the nuchal lateral margins; wider than long mesoplastra; absence of medial contact of the humerals due to the development of a large intergular, reaching the pectorals; and posterior margin of the intergular near the posterior part of the entoplastron.

Description. IGM-11517 is a relatively complete shell, but it is dorsoventrally compressed (Figs. 3–4). It lacks most of the carapace periphery except for the left antero-lateral region. The most anterior and posterior ends of the plastron are also absent. The maximum length of the preserved region of the carapace is 33.5 cm and the maximum width is 32 cm. The shape of the carapace is oval, reaching its maximum width at the level of the seventh peripherals.

The nuchal plate is wider than long and has a sub-octagonal shape (Figs. 3A, 3C, 4A). Its anterior margin shows a shallow notch, which extends throughout the medial half of the first pair of peripherals. The lateral edges of the nuchal are straight. Posteriorly, this plate is in contact with the neural series. This taxon has six neurals. The first one is sub-rectangular, slightly longer than it is wide. The second to fifth neurals are hexagonal, being longer than wide. The second is the longest of the neural series. The length of these plates decreases from this neural until the last one. The sixth neural is pentagonal. This plate is slightly wider than it is long. The neural series does not contact the suprapygal, a medial contact between the last three pairs of costals being present. Although, the posterior portion of the suprapygal is not preserved, a sub-triangular shape can be interpreted for this plate. The first pair of costals is the longest in the series, being twice as long as the second one. The first peripherals are relatively short, considering their length. The

anterior margin of the first peripheral is almost twice as wide as the posterior one.

This specimen does not have a cervical scute (Figs. 3A, 3C, 4A). The first vertebral is almost twice as wide as it is long. It is pentagonal in shape. Medially, this scute reaches the anterior half of the nuchal. Laterally, it overlaps near half the width of the posterior area of the first pair of peripherals. The second to fourth vertebrae, which are hexagonal in shape, are also wider than they are long. The widths of all these scutes are similar. Their lateral vertices define a cute angles. Anteriorly, the fifth vertebral overlaps the seventh pair of costal plates. The pleural scutes are relatively wide because the pleuro-marginal sulci are located on the peripheral series. These scutes overlap a small area of these plates, generally lower than their medial third.

The length of the preserved region of the plastron is 28 cm (Figs. 3B, 3D, 4D). The anterior lobe was wider than the posterior one, but noticeably shorter, probably being more than twice as wide as it was long. The posterior lobe is interpreted as being almost as long as it is wide. The preserved region of the lateral margins of the anterior lobe allows us to interpret that it had a sub-rounded shape. However, the lateral margins of the posterior lobes were sub-straight.

The preserved region of the entoplastron allows us to recognize it as diamond-shaped, possibly almost as long as wide (Figs. 3B, 3D, 4B). It was relatively small, its width being less than that of each mesoplastron. The mesoplastra are laterally located. These plates are slightly wider than long. The axillary buttresses reached the posterior half of the third pair of peripheral plates. The inguinal buttresses were in contact with the eighth pair of peripherals. Medially, the hypoplastra are almost as long as the hyoplastra. The partial scars of the left ischium and pubis can be recognized. These elements were sutured to the plastron.

The taxon studied here has a single intergular scute (Figs. 3B, 3D, 4B). It is long, reaching the pectorals. Therefore, a medial contact

between the humerals is not present. The pectorals do not overlap or contact the epiplastra, since the humero-pectoral sulcus is located on a posterior position relative to the epi-hyoplastral suture. The pectoro-abdominal sulci are sub-straight, and almost perpendicular to the axial plane. Medially, these scutes are located proximal to the nearly parallel hyo-hyoplastron sutures. These sulci overlap the anterior region of the mesoplastra. The marginal scutes do not overlap these plates. Medially, the abdominals are short, probably being the shortest. The femoro-anal sulcus is located on the anterior half of the xiphoplastra, but the anals are well away from the hyoplastra.

6. Discussion

IGM-11517 can be attributed to Pan-Pleurodira considering the following character combination: a pair of reduced mesoplastra, not meeting in midline; a single intergular scute; absence of inframarginals and pelvis sutured to the shell. It is recognized as a member of Pelomedusoides based on the absence of carapace and plastral fontanelles and the continuous neural series, not reaching the suprapygal, with hexagonal second to penultimate plates, whose shortest margins are antero-laterally located. IGM-11517 can be diagnosed as a representative of Bothremydidae by the presence of a rectangular neural I; contact of the axillary buttress with the main body of peripheral III, and of the inguinal buttress with costal V; absence of a cervical scute; and enlargement of costal I, which is twice as long as the second (Gaffney et al., 2006; Pérez-García, 2019).

The specimen IGM-11517 lacks several characters diagnostic of the clade Taphrosphyini, and is thus recognized as a member of Bothremydini: surface covered by a strong texture consisting of irregular raised polygons delimited by a network of deep furrows; first costal length greater than twice the length of the second one; equidimensional first pairs of marginals; subrounded lateral margins of the posterior plastral lobe; and longer than wide mesoplastra (Gaffney et al., 2006; Pérez-García, 2018b).

In fact, IGM-11517 differs from the only putative Cretaceous member of Taphrosphyini in the American record, *Chupacab-rachelys complexus*, in numerous characters (see Lehman and Wick, 2010). Thus, the wide and shallow nuchal notch of IGM-11517 differs from the deeper and narrower one in *C. complexus*; the wider than long and sub-octagonal nuchal of IGM-11517 contrasts with that in *C. complexus*, which is wider than long and irregular; the first neural in *C. complexus* is slightly longer than the second, in contrast IGM-11517 the second neural is longer than the first one and the second is the longest of the neural series, whereas the fourth and fifth neurals of the holotype and the referred specimen of *C. complexus* are the longest of the neural series; the sixth neural of the holotype in *C. complexus* is asymmetric, but although that of the referred specimen is pentagonal, its posterior part forms an acute angle, whereas the posterior area of the pentagonal last neural of IGM-11517 forms an obtuse angle; the length of each costal is practically the same from the second to the eighth in *C. complexus*, while on the left side of IGM-11517 the fourth is the longest and on the right side the second is the longest, the anterior and posterior edges of the first pairs of peripherals of IGM-11517 are wider than those observed in *C. complexus*; the seventh pair of peripherals of IGM-11517 only contacts the fourth costals, whereas those of *C. complexus* contact the fourth and fifth costals; the eighth pair of costals of IGM-11517 contact the fourth, fifth and sixth costals, whereas those of *C. complexus* only contact the fifth and sixth pairs; the posterior angle on the entoplastron in *C. complexus* is acute, but is obtuse in IGM-11517; the sulci between the pectoral and the abdominal scutes are located on the posterior-medial area

of the mesoplastron in *C. complexus*, but on the anterior area in IGM-11517.

As indicated (see the section corresponding to the American record of Bothremydidae), Bothremydini is recognized in North America by the following four taxa: *Algorachelus tibert* (Joyce et al., 2016); *Chedighaii hutchisoni* (Gaffney et al., 2006); *Chedighaii barberi* (Gaffney et al., 2006) and *Bothremys cooki* (Leidy, 1865). The shells of *C. hutchisoni* and *B. cooki* are unknown.

Chedighaii barberi is the largest Bothremydini in North America, with a shell length of about 53 cm, whereas in IGM-11517 the maximum length of the preserved region of the carapace is 33.5 cm, and that of *A. tibert* is 18 cm. The nuchal of *A. tibert* and *C. barberi* are hexagonal, contrasting with the sub-octagonal morphology of that of IGM-11517. IGM-11517 has six neurals, instead the number of neurals in *C. barberi* can vary from six to seven, and seven neurals are recognized for *A. tibert*. Although the first vertebral is also pentagonal in *A. tibert*, that of *C. barberi* is irregular, with seven sides. IGM-11517, *C. barberi* and *A. tibert* show a short lateral contact between the first vertebral and the second marginal. The anterior sulcus of the fourth vertebral is almost in the middle area of the fifth neural in IGM-11517, whereas it is near to the posterior area in *C. barberi* and *A. tibert*. Although the posterior sulcus of the fourth vertebral in IGM-11517 and *C. barberi* is on the seventh costal, that of *A. tibert* is on the eighth one. The first marginal in *C. barberi* and *A. tibert* is square, but rectangular in IGM-11517. The sulcus between the pectoral and the abdominal scutes of IGM-11517 and *C. barberi* is closer to the suture between the hyoplastra and the hypoplastra, but it is further from the suture in *A. tibert*. The humeral scutes have a medial contact in *A. tibert* and *C. barberi*, but not in IGM-11517 due to the long development of the intergular. The posterior margin on the intergular is located in the most anterior area of the entoplastron in *C. barberi*, in the middle area in *A. tibert*, but near to the posterior in IGM-11517.

IGM-11517 not only differs from the so far described North American members of Bothremydini, but also for the others currently known, and therefore is recognized as a new form. This Mexican specimen is larger than some members of Bothremydini, such as *Araiochelys hirayamai* (29 cm), *Elochelys perfecta* (25 cm) and *Algorachelus peregrinus* (20 cm), but smaller than others, such as *Puentemys mushaisaensis* (1.5 m), *Chedighaii barberi* (53 cm), *Polysternon provinciale* (48 cm) and *Iberoccitanemys convenarum* (37 cm). The Mexican specimen differs from the other Bothremydini because its nuchal is sub-octagonal, whereas it is pentagonal in *P. mushaisaensis* and *R. soutoi*, trapezoidal in *I. convenarum*, *F. mechinorum* and *P. provinciale* and hexagonal in *A. peregrinus* and *E. perfecta*. IGM-11517 has six neurals, *A. peregrinus* has five, six or seven, *P. mushaisaensis* and *I. convenarum* have six to seven; and seven neurals are recognized in *E. perfecta*, *R. soutoi*, *F. mechinorum* and *P. provinciale*. The first vertebral is pentagonal in IGM-11517 and trapezoidal in *A. peregrinus*, *R. soutoi*, *P. mushaisaensis*, *E. perfecta*, *P. provinciale*, *F. mechinorum* and *I. convenarum*. The first vertebral reaches the postero-medial margin of the second marginal in *A. peregrinus*, *F. mechinorum*, *P. provinciale*, *R. soutoi*, *P. mushaisaensis* and *I. convenarum*, but in the case of IGM-11517 and *E. perfecta* this scute has a short lateral contact with the second marginal. The anterior sulcus of the fourth vertebral is almost in the middle portion of the fifth neural in IGM-11517, whereas it is near to the posterior area in *A. peregrinus*, *I. convenarum*, *E. perfecta*, *R. soutoi*, *F. mechinorum* and *P. provinciale* and below the fifth neural in *A. hirayamai*. Furthermore, the posterior sulcus of the fourth vertebral is on the seventh costal in IGM-11517, but on the eighth costal in *F. mechinorum*, *P. provinciale*, *R. soutoi*, *I. convenarum*, *E. perfecta*, *A. peregrinus* and *P. mushaisaensis*. The first marginal in *A. peregrinus* and IGM-11517 is rectangular, but it is square in

Table 1Carapacial characters used here for the comparison of the bothremydid turtle *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. with other members of Bothremyidini.

Taxa	Shell length	Nuchal morphology	Number of neurals	Vertebral I morphology	Contact between vertebral I and marginal II	Position of the anterior sulcus of the vertebral IV	Position of the posterior sulcus of vertebral IV	Marginal I morphology
<i>Palauchelys montellanoi</i>	33.5 cm	sub-octagonal	6	pentagonal	short lateral contact	middle length of the neural V	on the costal VII	rectangular
<i>Chedighaii barberi</i>	53 cm	hexagonal	6 to 7	heptagonal	short lateral contact	posterior area of the neural V	on the costal VII	square
<i>Algorachelus tibert</i>	18 cm	hexagonal	7	pentagonal	short lateral contact	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Puentemys mushaisaensis</i>	150 cm	pentagonal	6 to 7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	middle length of the neural VI	on the costal VIII	square
<i>Iberocitanemys convenarum</i>	37 cm	trapezoidal	6 to 7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Elochelys perfecta</i>	25 cm	hexagonal	7	trapezoidal	short lateral contact	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Rosasia soutoi</i>	35 cm	pentagonal	7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Foxemys mechinorum</i>	34.5 cm	trapezoidal	7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Polysternon provinciale</i>	48 cm	trapezoidal	7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	posterior area of the neural V	on the costal VIII	square
<i>Algorachelus peregrinus</i>	20 cm	hexagonal	5 to 7	trapezoidal	reaching the postero-medial margin of the second marginal	posterior area of the neural V	on the costal VIII	rectangular

Table 2Plastral characters used here for the comparison of the bothremydid turtle *Palauchelys montellanoi* gen. et sp. nov. with other members of Bothremyidini.

Taxa	Pectoro-abdominal sulci relative to the hyo-hyoplastral sutures	Humeral scutes medial contact	Position of the intergular posterior margin
<i>Palauchelys montellanoi</i>	close	absent	near the posterior entoplastral area
<i>Chedighaii barberi</i>	close	present	in the most anterior entoplastral area
<i>Algorachelus tibert</i>	away	present	in the middle entoplastral area
<i>Puentemys mushaisaensis</i>	away	present	in the most anterior entoplastral area
<i>Iberocitanemys convenarum</i>	away	absent	in the middle entoplastral area
<i>Elochelys perfecta</i>	away	absent	in the middle entoplastral area
<i>Rosasia soutoi</i>	away	present	in the most anterior entoplastral area
<i>Foxemys mechinorum</i>	away	present	in the most anterior entoplastral area
<i>Polysternon provinciale</i>	away	present	in the most anterior entoplastral area
<i>Algorachelus peregrinus</i>	away	present	in the most anterior entoplastral area

R. soutoi, *E. perfecta*, *I. convenarum*, *P. mushaisaensis*, *F. mechinorum* and *P. provinciale* (Table 1).

The pectoro-abdominal sulci are closer the suture between the hyoplastra and the hypoplastra in IGM-11517, whereas they are further from these sutures in *A. peregrinus*, *A. hirayamai*, *I. convenarum*, *E. perfecta*, *F. mechinorum*, *P. provinciale*, *P. mushaisaensis* and *R. soutoi*. The humero-pectoral sulci have medial contact in *A. peregrinus*, *F. mechinorum*, *P. provinciale*, *P. mushaisaensis* and *R. soutoi*, but a medial contact is absent in *I. convenarum*, *E. perfecta* and IGM-11517. The posterior margin of the intergular is located on the most anterior area of the entoplastra in *A. peregrinus*, *F. mechinorum*, *P. provinciale*, *R. soutoi* and

P. mushaisaensis, on the middle area in *I. convenarum* and *E. perfecta*, and near the posterior area in IGM-11517 (Table 2).

7. Conclusions

Bothremydidids are a clade of originally freshwater pleurodiran turtles, of which some lineages adapted to a nearshore marine lifestyle. Thus, salinity was not a constraint for their dispersal. Bothremydididae originated in Gondwana during the Early Cretaceous and only secondarily colonized Europe and North America during the Late Cretaceous. Close biogeographical relationships have recently been recognized among Cenomanian bothremydid

turtles from the Middle East, Europe and North America, evidencing the relative fast and wide geographical distribution dispersal event carried out by the clade Bothremydini, which is regarded as the oldest dispersal to Laurasia for this lineage of Gondwanic origin. Thus, Bothremydini reached the western Atlantic Ocean at least in the upper Cenomanian.

A turtle shell from the Late Cretaceous (upper Campanian) of Mexico (Don Evaristo coal mine, Paláu, Coahuila) has been described and discussed here, and thus determined as a new representative of the clade Bothremydini. *Palauchelys montellano* (IGM-11517) is the first record of Bothremydini to be described for Mexico. The study of the new turtle expands knowledge about the diversity of this group in the American Cretaceous record.

Acknowledgments

We are grateful to Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrillar”, Instituto de Geología, UNAM, for allowing us to work with the specimen described in this work. We are also grateful to M. Sc. Angel Alejandro Ramírez Velasco for sharing the information about the presence of the specimen. The first author sincerely thanks María Guadalupe Conde Gutierrez for her confidence and support. The authors are profoundly grateful to Hector Porras-Múzquiz for the assistance in the work carried out at the coal mine. We would like to thank anonymous reviewers whose comments have greatly improved the manuscript. Financial support for this research was provided by the UNAM (DGAPA-PAPIIT IN110920) and the Ministerio de Ciencia e Innovación (PID2019-111488RB-I00). The first author extends the acknowledgements to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for their support, in addition to the CONACyT scholarship 545082.

References

- Antunes, M.T., Broin, de F., 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: Remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia sutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciencias da Terra* 9, 153–200.
- Batsch, G.C., 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Jena, I. Akademische Buchhandlung, pp. 1–528.
- Baur, G., 1891. Notes on some little-known American fossil tortoises. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 43, 411–430.
- Brinkman, D.B., Rodríguez-de la Rosa, R.A., 2006. Nonmarine turtles from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian), Coahuila state, Mexico. In: Lucas, S.G., Sullivan, R.M. (Eds.), Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior, vol. 35. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 229–233.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the Mesozoic of Mexico (Chapter 3). In: Riveras-Silva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Cadena, E.A., Bloch, J.J., Jaramillo, C.A., 2012. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of northwestern Colombia. *Journal of Paleontology* 86, 689–699.
- Carrington da Costa, J., 1940. Um novo quelonio fóssil. *Comunicacoes dos Servicos Geologicos de Portugal* 21, 107–125.
- Carvalho, A.F.A., Ghilardi, A.M., Barreto, A.M.F., 2016. A new side-neck turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Paleocene (Danian) Maria Farinha Formation, Paraíba Basin, Brazil. *Zootaxa* 4126, 491–513.
- Centeno-González, N.K., Porras-Múzquiz, H., Estrada-Ruiz, E., 2019. A new fossil genus of angiosperm leaf from the Olmos Formation (upper Campanian), of northern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 91, 80–87.
- Cervillos-Ferriz, S.R.S., Ricalde-Moreno, O.S., 1995. Palmeras fósiles del norte de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica* 66, 37–106.
- Cope, E.D., 1864. On the limits and relations of the Raniformes, vol. 16. *Publications of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, pp. 181–183.
- Cope, E.D., 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20, 242–300.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007. Fossil woods from the Late Campanian-Early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145, 123–133.
- Estrada-Ruiz, E., Upchurch, G.R., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2008. Flora and climate of the Olmos Formation (Upper Campanian - Lower Maastrichtian), Coahuila, Mexico: a preliminary report. *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions* 58, 273–283.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (Late Campanian-Early Maastrichtian) Coahuila, Mexico. *American Journal of Botany* 97, 1179–1194.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Callejas-Moreno, J., Upchurch, G.R., 2013. Floras tropicales cretácicas del norte de México y su relación con floras del centro-sur de América del Norte. *Polibotánica* 36, 41–61.
- Flores-Espinoza, E., 1989. Stratigraphy and sedimentology of the Upper Cretaceous terrigenous rocks and coal of the Sabinas-Monclova area, northern Mexico (Unpubl. Ph.D. thesis). University of Texas at Austin, p. 315.
- Gaffney, E.S., Campos, D.A., Hirayama, R., 2001. *Cearachelys*, a New Side-Necked Turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the early Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates* 3319, 1–20.
- Gaffney, E.S., Tong, H., Meylan, P.A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300, 1–698.
- Gaffney, E.S., Hooks, G.E., Schneider, V., 2009. New material of North American side-neck turtles (Pleurodira: Bothremydidae). *American Museum Novitates* 3655, 1–26.
- García, R., Reynoso-Rosales, V.H., 2002. Dos caparzones de tortugas del género Bothremys de la Formación Cerro del Pueblo y su importancia en la biogeografía de la familia Bothremydidae. *Resúmenes del VIII Congreso Nacional de Paleontología*, p. 51.
- Hay, O.P., 1908. The fossil Turtles of North America, vol. 7. *Publications of the Carnegie Institution of Washington*, pp. 1–568.
- Iverson, J.B., 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world, vol. XIII. Indiana: Privately published, Richmond, Indiana, p. 363.
- Joyce, W.G., Lyson, T.R., Kirkland, J.I., 2016. An early bothremydid (Testudines, Pleurodira) from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Utah, North America. *PeerJ* 4, e2502. <https://doi.org/10.7717/peerj.2502>.
- Kirkland, J.I., Hernández-Rivera, R., Gates, T., Paul, G.S., Nesbitt, S., Serrano-Brañas, C.I., García-de la Garza, J.P., 2006. Large hadrosaurine dinosaurs from the latest Campanian of Coahuila, Mexico. In: Lucas, S.G., Sullivan, R.M. (Eds.), *Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, vol. 35, pp. 299–315.
- Lapparent de Broin, F., 2000. African chelonians from the Jurassic to the Present: Phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologica Africana* 36, 43–82.
- Laurent, Y., Tong, H., Claude, J., 2002. New side-necked turtle (Pleurodira: Bothremydidae) from the Upper Maastrichtian of the Petites-Pyrénées (Haute-Garonne, France). *Cretaceous Research* 23, 465–471.
- Lehman, T.M., Wick, S.L., 2010. *Chupacabrachelys complexus*, n. gen. n. sp. (Testudines: Bothremydidae), from the Aguja Formation (Campanian) of West Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1709–1725.
- Leidy, J., 1865. Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formations of the United States. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 14, 1–135.
- Matheron, P., 1869. Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluviolacustres crétacés du bassin à lignite de Fuveau. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belle-Lettres et Arts de Marseille* 1, 1–39.
- Nopsca, F., 1931. Sur de nouveaux restes de tortues du Danien du Midi de la France. *Bulletin de la Société Géologique de France* 1, 223–236.
- Pérez-García, A., 2016. A new turtle taxon (Podocnemidoidea, Bothremydidae) reveals the oldest known dispersal event of the crown Pleurodira from Gondwana to Laurasia. *Journal of Systematic Palaeontology* 15, 1–23.
- Pérez-García, A., 2018a. New information on the Cenomanian bothremydid turtle *Algorachelys* based on new, well-preserved material from Spain. *Fossil Record* 21, 119–135.
- Pérez-García, A., 2018b. New genera of Taphrosphyina (Pleurodira, Bothremydidae) for the French Maastrichtian ‘*Tretosternum*’ *ambiguum* and the Peruvian Ypresian ‘*Podocnemis*’ *olssoni*. *Historical Biology* 32, 55–560.
- Pérez-García, A., 2019. The African Aptian *Francemys gadoufaouaensis* gen. et sp. nov.: New data on the early diversification of Pelomedusoides (Testudines, Pleurodira) in northern Gondwana. *Cretaceous Research* 102, 112–126.
- Pessagno, E.A., 1969. Upper Cretaceous stratigraphy of the western gulf coast area of Mexico, Texas and Arkansas. *Geological Society of America Memoir* 111, Boulder, Colorado, p. 139.
- Rabi, M., Tong, H., Botfalvai, G., 2012. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine* 149, 662–674.
- Rhodin, A.G.J., Van Dijk, P.P., Parham, J.F., 2018. Turtles of the World: Annotated Checklist of Taxonomy and Synonymy. *Chelonian Research Monographs* 5, 1–38.
- Romano, P.S.R., Gallo, V., Ramos, R.R.C., Antonioli, L., 2014. *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. *Biology Letters* 10, 20140290. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0290>.
- Tong, H., Gaffney, E.S., Buffetaut, E., 1998. *Foxemys*, a new side-necked turtle (Bothremydidae: Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France. *American Museum Novitates* 3251, 1–19.
- Weber, R., 1972. La vegetación maestrictiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 33, 5–19.
- Weber, R., 1978. Some aspects of the Upper Cretaceous angiosperm flora of Coahuila, vol. 30. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Mexico*, pp. 38–46.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en los artículos que integran esta tesis doctoral están aportando información relacionada con el objetivo general inicialmente planteado, que consiste en determinar la identidad taxonómica de las tortugas fósiles mesozoicas de México, además de indagar sobre su distribución paleobiogeográfica, y en donde fuese el caso los factores paleoambientales que condicionaron su distribución durante el Mesozoico en América del Norte.

Para conocer la anatomía conservada de estos ejemplares se realizó un arduo estudio taxonómico de cada uno de los elementos fósiles conservados. Gracias a estos ejercicios de taxonomía alfa, se pudo ampliar la distribución paleogeográfica de varios taxones que, hasta antes de este estudio doctoral, sólo eran conocidos para localidades de Canadá y Estados Unidos de América y que actualmente también se han dado a conocer en varias localidades del norte de México.

Además, se ha dado a conocer nuevas especies que han ayudado a ampliar el conocimiento de las tortugas fósiles en México y de sus implicaciones paleobiogeográficas que en el caso de *Notoemys tlaxiacoensis*, ha ayudado a reforzar la hipótesis del origen de la Familia Platycheilyidae en el corredor hispanico y no en Europa como se creía anteriormente (López-Conde et al., 2017a). Ya que estos nuevos taxones descritos están ayudando a llenar espacios temporales en el registro fósil de la Familia Platycheilyidae.

A modo de compendio, se recopilan aquí los principales resultados obtenidos en cada uno de los artículos publicados, los cuáles han cubierto cada uno de los objetivos propuestos en este trabajo doctoral.

The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila, Mexico: Este artículo fue el requisito solicitado por el posgrado en Ciencias Biológicas, este manuscrito tuvo como eje principal la descripción de la primera tortuga marina fósil de México, además de incluir por primera vez la descripción de elementos taxonómicos desconocidos en la anatomía en este grupo de tortugas marinas y que este nuevo ejemplar a traído a la luz.

El ejemplar asignado a *Desmatochelys* cf. *D. lowii*, es el primer ejemplar descrito de manera formal de la Familia Protostegidae, el cuál fue uno de los tres taxones de tortugas marinas que existieron durante el Mesozoico. Este ejemplar fue colectado en la Formación Austin (Cretácico Superior, Campaniano), al norte del estado de Coahuila en la cantera San Carlos. Este ejemplar está constituido únicamente por elementos poscraneales (impresiones y elementos óseos), es importante resaltar que se ha conservado casi completa y articulada la extremidad anterior derecha con lo cual se llena un vacío en el conocimiento de esta extremidad (aleta), ya que anteriormente únicamente se habían colectado elementos aislados. Algo notable, es la conservación por primera vez de las dos extremidades posteriores en un representante del género *Desmatochelys* ya que estos elementos eran desconocidos, además de ser notable la conservación de la extremidad posterior izquierda, la cual está completa y articulada. Las extremidades posteriores eran únicamente conocidas en otras especies de la Familia Protostegidae tal es el caso de *Protostega gigas* (Wieland, 1906) y *Rhinochelys nammourensis* (Tong et al., 2006).

Después del estudio taxonómico se estableció una importante afinidad a tortugas marinas descritas previamente (*Desmatochelys lowii* (Williston, 1894) y *Desmatochelys padillai* (Cadena y Parham, 2015)). Se observó una importante variabilidad en varios elementos con valor taxonómico (p.e. forma del húmero), pero muchas de estas modificaciones se pueden asignar a variabilidad ontogenética.

Este nuevo ejemplar asignado a *Desmatochelys* cf. *D. lowii* amplía el rango estratigráfico de *Desmatochelys*, el cuál era previamente conocido para el Aptiano-Albiano de Colombia (*Desmatochelys padillai*). *Desmatochelys lowii*, era conocido en América del Norte del Cenomaniano de Nebraska, Turoniano de Arizona, Kansas y Dakota del Sur (Williston, 1894; Zangerl and Sloan, 1960; Elliott et al., 1997; Cadena y Parham, 2015). Nicholls (1992), reportó la presencia de *Desmatochelys* en el Campaniano de Vancouver, pero este registro se considera dudoso debido a lo fragmentario del material.

De esta manera, el descubrimiento y descripción del ejemplar mexicano de *Desmatochelys* contribuye a extender el registro de este grupo de tortugas marinas más allá del Turoniano hasta el Campaniano. A pesar de esto el registro fósil de *Desmatochelys lowii* aun presenta un vacío durante el Coniaciano y el Santoniano.

Los ejemplares atribuidos a *Desmatochelys lowii* proceden de diferentes localidades ubicadas en lo que anteriormente fue el Mar Interior de América del Norte, todas estas localidades con edades del Cretácico Superior. *Desmatochelys* cf. *D. lowii*, representa el registro más sureño que se ha colectado actualmente del Cretácico Superior y sin lugar a duda es uno de los taxones de tortugas marinas más enigmáticos. Este ejemplar aún tiene mucha información que proporcionarnos relacionado a su afinidad taxonómica y a cuestiones de dimorfismo sexual haciendo uso del actualismo biológico.

Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*: Anteriormente, en afloramientos de la Formación Sabinal, del Jurásico Superior (Kimmeridgiano) en la localidad Llano Yosobé, se había descrito la tortuga más antigua para México, ampliando el alcance estratigráfico para este taxón en México, ya que hasta antes de la descripción de *Notoemys tlaxiacoensis*, el registro más antiguo correspondía a tortugas no descritas de la Formación Tlayúa, que corresponden al Cretácico Inferior (Albiano) (Reynoso et al., 2000).

Para la elaboración de la descripción y posterior diagnóstico de *Notoemys tlaxiacoensis* se realizó una comparación morfológica detallada con los demás representantes del género *Notoemys*: *Notoemys oxfordiensis*, del Jurásico Superior (Oxfordiano) de Cuba; *Notoemys laticentralis*, del Jurásico Superior (Titoniano) de Argentina y *Notoemys zapatoacaensis*, del Cretácico Inferior (Valanginiano) de Colombia; adicionándose el nuevo registro de *Notoemys tlaxiacoensis*, del Jurásico Superior (Kimmeridgiano) de México. Es importante mencionar que este género de tortugas hasta la fecha se distribuye únicamente en América.

El uso de los caparzones en este estudio morfológico es adecuado debido a que cuentan con los caracteres diagnósticos que han definido a este género de tortugas. Uno de los objetivos fue identificar y reconocer las variaciones anatómicas observadas tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho

y plastrón en cada especie y generar un documento donde se encuentre la descripción morfológica de los caparazones de las especies del género *Notoemys*. Los datos obtenidos mediante el estudio morfológico amplían el conocimiento de cada uno de los elementos óseos y córneos del caparazón. Es importante mencionar que únicamente se utilizaron los caparazones debido a que no todos los representantes de este género disponen de elementos craneales y postcraneales.

Actualmente no existe duda alguna con relación a la pertenencia taxonómica de cada especie ubicada dentro del género *Notoemys*, debido a que cada una de ellas se apega a la diagnosis propuesta por Cattoi y Freiberg (1961). Como se mencionó anteriormente, este estudio taxonómico hizo énfasis en las diferencias observadas en cada uno de los ejemplares estudiados y de cómo su asignación taxonómica mediante este estudio morfológico soportaba y reforzaba sus relaciones filogenéticas (López-Conde et al., 2017a).

Platycheilyidae, es una familia de tortugas que tuvieron su distribución en Laurasia y Gondwana. Esta familia está constituida por dos géneros, el género *Platycheily* conocido únicamente en Europa y el género *Notoemys* registrado en América y que cuenta con los registros más antiguos en la antigua región de Laurasia (Cuba y México) y que posiblemente utilizaron el corredor hispánico como su principal ruta de dispersión hacia América del Sur y probablemente a Europa, haciendo uso de los mares someros que se originaron durante la fragmentación de Pangea (López-Conde y Alvarado-Ortega, 2017b). El que *Notoemys* se haya encontrado hasta el momento solo en América, se debe posiblemente a que su origen fue durante la fragmentación temprana de Pangea en algún punto del naciente corredor hispánico que sería coincidente con la distribución de masas continentales y océanos durante el Jurásico Superior (Storey, 1995).

Es relevante mencionar que al menos con este grupo de tortugas no se cumplen las distintas teorías, que hablan de un intercambio faunístico del Mar de Tethys con dirección al Proto-Pacífico a través del corredor hispánico como ocurrió con otros reptiles marinos y peces (Gasparini, 1977; López-Conde y Alvarado Ortega, 2017b). Para el género *Notoemys*, el registro fósil nos indica que el origen de estas tortugas fue durante el Jurásico Superior en algún punto del corredor hispánico y a partir de ahí comenzó a distribuirse hacia América del Sur y Europa (López-Conde y Alvarado-Ortega, 2017b).

Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico: En este artículo, la riqueza de tortugas del Cretácico Superior de la Formación El Gallo, ubicada en Baja California, México fue revisada debido a que hasta antes de este trabajo se conocía únicamente la presencia *Naomichelys speciosa* (Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca, 2000). Durante las temporadas de campo entre los años 2004-2018, se recolectaron una gran cantidad de fragmentos de caparazón de tortuga, siendo siempre abundante la presencia de *Naomichelys speciosa*. Los restos fragmentarios de caparazones de tortuga contribuyen poco a la comprensión de las relaciones evolutivas de las tortugas, pero muchos de ellos debido a su ornamentación permiten identificar a nivel de familia o hasta especie, por lo que si proporcionan datos sobre la riqueza de tortugas presentes en asociaciones fósiles.

Basados en fragmentos de caparazón y su ornamentación se reconocieron cuatro taxones adicionales para la Formación El Gallo, estas nuevas tortugas descritas corresponden a *Compsemys victa*, *Basilemys* sp., Trionychidae indet., y cf. Chelydridae. Con el reconocimiento de estos nuevos taxones el conocimiento de la riqueza de tortugas en la Formación El Gallo se incrementó. En este artículo se reporta el primer registro para México de *Basilemys* sp., además de la presencia de cf. Chelydridae en el lado occidental de Laramidia, además de la ampliación de la distribución geográfica de *Compsemys victa* y Trionychidae que hasta antes de este estudio se conocía únicamente para la Formación Cerro del Pueblo.

Una diferencia notable entre la Formación El Gallo y otras formaciones del Campaniano superior del Occidente de América del Norte es la presencia más reciente de *Naomichelys speciosa* sobre otras formaciones más antiguas como la Formación Judith River en Montana la cuál esta datada entre 78Ma-75Ma y la Formación El Gallo esta datada en el intervalo de 74 Ma-73 Ma.

El registro fósil mesozoico de tortugas de México es importante en cuanto a sus implicaciones taxonómicas y biogeográficas, por lo que esta localidad es importante para establecer patrones latitudinales de distribución. De esta manera, las tortugas de la Formación El Gallo son importantes por su localización geográfica ya que esta asociación de fósiles es la más sureña y occidental de Laramidia en América del Norte durante el Cretácico Superior (Brinkman, 2014).

Por mucho la Formación Cerro del Pueblo, es la que hasta la fecha tiene la mayor riqueza de tortugas no marinas para el Cretácico Superior de México, esta formación cuenta con 10 taxones (*Compsemys victa*, *Neurankylus* sp., Kinosternidae indet., *Yelmochelys rosarioae*, *Hoplochelys* sp., Chelydridae indet., *Protochelydra* sp., *Bothremys* sp., *Adocus* sp. y Trionychidae indet). Mientras tanto en la Formación El Gallo hasta la fecha sólo se han reconocido 5 taxones (*Compsemys victa*, Chelydridae indet., *Basilemys* sp., Trionychidae indet y *Naomichelys speciosa*). De esta manera la Formación El Gallo sería la segunda formación en México donde se daría a conocer la riqueza de tortugas mesozoicas de México (López-Conde et al., 2020)

Nonmarine turtles from the Aguja Formation Late-Cretaceous (Campanian) of Chihuahua, Mexico: La Formación Aguja, en Texas, es considerada como una de las asociaciones faunística de vertebrados continentales mejor estudiadas del Cretácico Superior, caso contrario a lo ocurrido en estos mismos sedimentos, ubicados en el estado de Chihuahua, donde hasta la fecha el registro de vertebrados continentales es escaso. Los estratos no marinos de la Formación Aguja y su fauna son relevantes para documentar la variación latitudinal en las asociaciones de fauna continental durante el Campaniano.

Los materiales de tortuga descritos en este artículo, está constituido por fragmentos del caparazón perteneciente a varios individuos, a pesar de su estado de conservación, estos fragmentos de caparazón han conservado su ornamentación, la cuál es lo suficiente informativa para su identificación taxonómica. Si bien muchos de los ejemplares son fragmentos, vale la pena señalar su presencia con el fin de obtener una imagen más clara de la riqueza total en esta formación.

Este manuscrito presenta información relacionada a fragmentos de caparazón de tortuga colectados en tres localidades ubicadas dentro de la Formación Aguja, dichas localidades son: Altares, Dueto Miseria y Las Garzas en el norte del estado de Chihuahua. Como resultado de este trabajo taxonómico se han dado a conocer seis taxones de tortugas para la Formación Aguja de sedimentos ubicados en México. Los fragmentos de caparazón descritos pertenecen a cf. Baenidae, cf. *Denazinemys nodosa*, cf. *Compsemys victa*, Trionychidae indet, *Basilemys* sp., y cf. *Yelmochelys rosarioae*. Con el reconocimiento de estos seis taxones, nuevos registros se reportan para la Formación Aguja (cf. *Yelmochelys rosarioae*) y para México (cf. *Denazinemys nodosa*) (López-Conde et al., 2020)

El conocimiento de la riqueza de tortugas cretácicas en la Formación Aguja en México se incrementa, además de confirmar la propuesta de una variabilidad existente en la riqueza a lo largo de distintas localidades de América del Norte, ya que esta variabilidad latitudinal sugiere que las tortugas habrían tenido un límite de distribución controlado por la variabilidad climática, y la riqueza de tortugas habría ido disminuyendo a medida a que fuese mayor la latitud.

Para evaluar la importancia de la asociación de tortugas descritas para la Formación Aguja, se elaboró un estudio comparativo con otras asociaciones faunísticas de América del Norte, todas ellas ubicadas en Laramidia. El resultado de este estudio comparativo arroja la riqueza existente hasta la fecha en las siguientes formaciones: Fruitland/Kirkland con 19 taxones; Aguja con 12 taxones; Kaiparowits con 11 taxones; Cerro del Pueblo con 10 taxones; todas estas ubicadas en latitudes sureñas de América del Norte, caso contrario en lo observado en formaciones ubicadas en latitudes mayores, tal es el caso de las formaciones Judith River con 8 taxones y Horseshoe Canyon/St. Mary River con 5 taxones cada una.

Tarduno et al. (1998); Holroyd et al. (2001) y Brinkman (2003), reconocen que los cambios en la riqueza de tortugas reflejan un cambio latitudinal, esos patrones son un reflejo de cambios en el clima que resultan en cambios en el gradiente latitudinal. Esta variabilidad latitudinal sugiere que las tortugas habrían tenido un límite de distribución controlado climáticamente, y la riqueza de tortugas habría disminuido a medida que se alcanzó este límite. Por lo tanto, la riqueza de tortugas en las localidades del norte sugiere que la temperatura fue más baja.

El estudio de fragmentos de caparazón de tortugas cretácicas es importante ya que este grupo de reptiles son de los más abundantes y recurrentes de las asociaciones faunísticas de vertebrados de las localidades en América del Norte

A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico: Durante el Cretácico Superior y el Paleógeno Bothremydidae, estuvo entre los clados más diversos de Pleurodira y ocupaban una variedad importante de ambientes dentro de su distribución prácticamente mundial (Gaffney et al., 2006). El origen de Bothremydidae es gondwánico (Lapparent de Broin, 2000) y ha sido reportado para América del Norte y Sur, Europa, África, India y Madagascar (Gaffney et al., 2006; Romano et al., 2014). Las primeras formas de Bothremydidae fueron de agua dulce, pero posteriormente algunos linajes se adaptaron a aguas salobres y marinas, permitiendo una dispersión mayor (Rabi et al., 2012; Pérez-García, 2016, 2018).

Gaffney et al. (2006), dividieron a Bothremydidae en cuatro tribus: Kurmademydini (India); Cearachelyini (América del Sur y África) y Bothremydini / Taphrosphyini (Océano Atlántico occidental) (Gaffney et al., 2006; Cadena et al., 2012). De acuerdo con Rabi et al. (2012), Bothremydini se originó en Gondwana durante el Cretácico Inferior y colonizó Europa y América del Norte sólo de manera secundaria por linajes africanos durante el Santoniano. Esta hipótesis ha sido confirmada recientemente por el estudio de nuevos hallazgos, y se ha reconocido que la dispersión más antigua de Gondwana a Laurasia tuvo lugar durante el Cenomaniano (Pérez-García, 2016; 2018).

Hasta antes de la publicación de este artículo, únicamente se conocían los registros formales de cuatro taxones para América del Norte *Algorachelus tibert*, *Chedighaii hutchisoni*, *Chedighaii barberi*, y *Bothremys cooki*. Sin embargo, el conocimiento de Bothremydidae en México es hasta ahora muy escaso, y los pocos registros mencionados no han sido analizados en detalle.

En este artículo se describe el primer Bothremydini de México, colectado en una mina de carbón llamada Don Evaristo en Coahuila del Cretácico Superior (Campaniano superior) de la Formación Olmos. Las minas de carbón de la región carbonífera de Coahuila son conocidas por su importante registro en paleoflora, pero esta tortuga corresponde al primer vertebrado en ser colectado dentro de una mina de carbón en México. Este ejemplar ha sido descrito y discutido en este artículo como un nuevo representante del clado Bothremydini. Debido a la combinación única de caracteres presente en esta tortuga, nos permitió nombrar un nuevo género y especie como *Palauchely montellanoi*, con lo cual se expande el conocimiento sobre la diversidad de este grupo en el registro del Cretácico americano (López-Conde et al., 2020).

Literatura citada

- Brinkman, D., 2003. A review of non-marine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 40, 557–571.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the Mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Cadena, E.A., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A., 2012. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of Northeastern Colombia. *Journal of Paleontology* 86, 689–699.
- Cadena, E.A., Parham, J.F., 2015. Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia. *PaleoBios* 32, 1–42.
- Cattoi, N., Freiberg, M.A., 1961, Nuevo hallazgo de *Chelonia* extinguidos en la República Argentina: *Physis*, 22, 202
- Elliott, D.K., Irby, G.V., Hutchinson, J.H., 1997. *Desmatochelys lowi*, a marine turtle from the Upper Cretaceous. In: Callaway, J.M., Nicholls, E.M. (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, pp. 243–258.
- Gaffney, E.S., Tong, H., Meylan, P.A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300, 1–698.
- Gasparini Z., 1977, Consideraciones sobre los Metriorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia): su origen, taxonomía y distribución geográfica: *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, 5, 1–9.
- Holroyd, P.A., Hutchison, J.H., Strait, S.G., 2001. Turtle diversity and abundance through the lower Eocene Willwood Formation of the southern Bighorn Basin. In: Gingerich, P.E. (Ed.), *Paleocene–Eocene Stratigraphy and Biotic Change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming*. University of Michigan Papers on Paleontology, pp. 97–107 Paper 33.
- Lapparent de Broin, F., 2000. African chelonians from the Jurassic to the Present: Phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologica Africana* 36, 43–82.

- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017a. A new platychelyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers in Palaeontology* 3 (2), 161–174.
- López-Conde, O.A., Alvarado-Ortega, J., 2017b. Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*. *Paleontología Mexicana*. Volumen 6, número 2, pp. 79-89.
- López-Conde O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., 2020. Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*. Volumen 102, 102668. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>
- López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2020. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. *Cretaceous Research*. Volume 119. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>
- Nicholls, E., 1992. Note on the occurrence of the marine turtle *Desmatochelys* (Reptilia: Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of Vancouver Island. *Can. J. Earth Sci.* 29 (2), 377–380.
- Pérez-García, A., 2016. A new turtle taxon (Podocnemidoidea, Bothremydidae) reveals the oldest known dispersal event of the crown Pleurodira from Gondwana to Laurasia. *Journal of Systematic Palaeontology* 15, 1-23.
- Pérez-García, A., 2018a. New information on the Cenomanian bothremydid turtle *Algorachelus* based on new, well-preserved material from Spain. *Fossil Record* 21, 119-135.
- Rabi, M., Tong, H., Botfalvai, G., 2012. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine* 149, 662-674.
- Reynoso, V., Cabral-Perdomo, M., Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayua Formation. In: Espinosa-Arrubarrena, J., Montellano-Ballesteros, M., Applegate, S. (Eds.), *Guide Book of the Field Trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*. *Avances en Investigación*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106–110.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Aranda-Manteca, F., 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados en la formación El Gallo, (Campaniano Tardío) del estado de Baja California. In: *VII Congreso Nacional de Paleontología*. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 65.

- Romano, P.S.R., Gallo, V., Ramos, R.R.C., Antonioli, L., 2014. *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. *Biology Letters* 10, 20140290. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0290>.
- Storey, B.C., 1995, The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwana land: *Nature*, 377, 301–308.
- Tarduno, J.A., Brinkman, D.B., Renne, P.R., Cottrell, R.D., Scher, H., Castillo, P., 1998. Evidence for extreme climate warmth from Late Cretaceous Arctic vertebrates. *Science (Washington, D.C.)* 282, 2241–2244.
- Tong, H., Hirayama, R., Makhoul, E., Escuillié, F., 2006. *Rhinochelys* (Chelonioidea: Protostegidae) from the late cretaceous (cenomanian) of Nammoura, Lebanon. *Atti della Società italiana di scienze naturali e del museo civico di storia naturale di Milano*. 147 (I), 113–138.
- Wieland, G.R., 1906. The osteology of *Protostega*. *Memoirs of the Carnegie Museum* 2, 279–298 figs. 1–8, pags. 31–33.
- Williston, S.M., 1894. A new turtle from the Benton Cretaceous. 3. *Kansas University Quarterly*, pp. 5–18.
- Zangerl, R., Sloan, R.E., 1960. A new specimen of *Desmatochelys lowi* (Williston), a primitive cheloniid sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana Geol.* 14, 7–40.

CONCLUSIONES

El estudio de las tortugas mesozoicas de México continúa siendo una materia pendiente, esto debido principalmente a que muchas localidades no han reportado la presencia de tortugas y en aquellas donde se conoce la presencia de este grupo su estudio no se ha realizado. Esta misma problemática se observa también en localidades cenozoicas, las cuáles de acuerdo con los reportes podrían contener una riqueza mayor a la conocida en localidades mesozoicas.

Recientemente, los estudios de tortugas mesozoicas han tomado relevancia, y después de ser sólo un grupo de vertebrados de poco interés en los estudios paleontológicos, actualmente ha tenido un repunte su estudio taxonómico, sistemático y biogeográfico.

En los artículos que comprenden esta tesis se han dado a conocer nuevos géneros y especies para México, además de ampliar el registro paleogeográfico de varios taxones, que hasta antes de este trabajo sólo se conocían en localidades de Canadá y Estados Unidos de América. Por otra parte, el registro fósil sólo era conocido por tortugas continentales y uno de los resultados de esta tesis, fue dar a conocer el primer reporte formal de una tortuga marina mesozoica para México.

De los puntos importantes que se deben mencionar en este trabajo de tesis, es traer a la mesa la discusión paleogeográfica sobre la distribución de varios taxones a lo largo del corredor hispánico. Ya que la visión tradicional menciona que muchos organismos utilizaron este corredor a partir del mar de Tetis para ocupar nuevos nichos a lo largo de este corredor, Laurasia y Gondwana, lo cual se observa principalmente en reptiles marinos y peces. Pero esta visión tradicional, no aplica para las tortugas de la Platycheilyidae y en especial del género *Notoemys*, que de acuerdo con el registro fósil se originó en Laurasia o en un sitio ubicado a lo largo del naciente corredor hispánico durante el mismo Jurásico Superior o un poco antes.

De esta forma *Notoemys* hizo uso del corredor hispánico para distribuirse tanto en Laurasia, Gondwana y diversificándose en Europa en el otro grupo de tortugas que completa la diversidad de Platycheilyidae (*Platycheilus*). Con ayuda de la evidencia fósil se puede observar que este grupo de tortugas

no siguió el patrón de distribución observado en otros reptiles marinos y peces, ya que las tortugas se distribuyeron a partir del corredor hispánico a otras localidades de lo que actualmente es Europa.

El conocimiento del registro fósil de tortugas mesozoicas para los estados de Baja California y Chihuahua ha sido uno de los aportes realizados en esta tesis doctoral. Ambos estados tienen formaciones con localidades cretácicas, tal es el caso de la Formación “El Gallo” en Baja California y la Formación Aguja en Chihuahua. La riqueza de tortugas mesozoicas en el territorio nacional se incrementó debido a los estudios taxonómicos realizados en estas formaciones ya que hasta antes de este estudio el conocimiento de las tortugas era desconocido.

El estudio de los fragmentos de caparazón basados en su ornamentación o textura superficial es importante, debido a que son los miembros más abundantes y recurrentes en las diferentes asociaciones faunísticas de vertebrados de la mayoría de las localidades fosilíferas de América del Norte. Como resultado de este estudio taxonómico, se dio a conocer la presencia de varios taxones más allá de Estados Unidos de América, además de ampliar el registro de varios grupos a nuevas formaciones de México.

Los nuevos taxones que se describieron a para la Formación “El Gallo”: *Naomichelys speciosa*, la tortuga más abundante en esta formación, además de ser la única localidad en México donde se ha reportado. *Basilemys* sp., siendo la primera vez reportada para México. Se ha ampliado la distribución paleogeográfica de dos taxones descritos previamente sólo para la Formación Cerro del Pueblo, *Compsemys victa* y Trionychidae. Finalmente, se dieron a conocer los primeros registros de *Compsemys victa* y Chelydridae en el lado occidental de Laramidia.

Los nuevos taxones que se describieron a para la Formación Aguja: *Yelmochelys rosarioae*, el primer registro en la Formación Aguja y el segundo en México (reportado anteriormente en la Formación Cerro del Pueblo). *Denazinemys nodosa*, el primer registro para México (conocida sólo en Estados Unidos de América). *Basilemys* sp., el segundo registro a nivel nacional, reportado anteriormente en la Formación “El Gallo”. *Compsemys victa*, el tercer reporte para México (reportado anteriormente en las formaciones Cerro del Pueblo y “El Gallo”). cf. Baenidae, reportado anteriormente sólo para la Formación Cerro del Pueblo. Finalmente, Trionychidae indet., la cual se considera la tortuga más abundante en las diferentes localidades de América del Norte.

Además, se realizó un estudio latitudinal comparativo con otras asociaciones de tortugas de América del Norte ubicadas a lo largo de la costa oeste (Laramidia). A lo largo de este estudio comparativo, se observó una importante riqueza en formaciones como Fruitland/Kirkland con diecinueve taxones, Aguja con doce taxones, Kaiparowits con once taxones, y Cerro del Pueblo con diez taxones, todas estas formaciones ubicadas en latitudes meridionales de América del Norte. Caso contrario en lo observado en formaciones ubicadas en latitudes altas donde la riqueza de tortugas es reducida tal es el caso de las formaciones Judith River con ocho taxones, Horseshoe Canyon y St. Mary River con cinco taxones cada una, por lo que se observa una importante diferencia en la riqueza relacionada a la ubicación latitudinal de cada una de estas formaciones.

Se ha reconocido que la distribución de las tortugas mesozoicas está restringida por el gradiente latitudinal, ya que la reducción en la riqueza de norte a sur a lo largo de estas formaciones nos presenta una importante influencia de la temperatura como factor determinante. Esta variabilidad latitudinal sugiere que las tortugas han tenido un límite de distribución climático al norte controlado, y la riqueza de tortugas habría disminuido a medida que se alcanzara este límite. Por lo tanto, la riqueza de tortugas en las localidades del norte sugiere que la temperatura fue más baja, caso contrario a lo ocurrido en formaciones meridionales. Esto claramente ha sido observado en las formaciones Wapiti (63° de paleolatitud norte), donde se ha colectado un solo fragmento de placa periférica y en Prince Creek (73° de paleolatitud norte) donde las tortugas y otros organismos ectotérmicos están ausentes.

Desmatochelys cf. lowii, es una tortuga Protostegidae (uno de los clados más enigmáticos de tortugas marinas), de distribución cosmopolita, pero con los representantes más majestuosos distribuidos a lo largo del Mar Interior de América del Norte, durante el Cretácico Superior. El espécimen reportado en esta tesis doctoral corresponde al primer ejemplar descrito formalmente de una tortuga marina cretácica. Este ejemplar ha ayudado a comprender los distintos vacíos existentes en la anatomía de estas tortugas, principalmente de las extremidades anteriores y posteriores, las cuáles hasta antes de este ejemplar eran pobremente conocidas.

Palauchelys montellanoi, es el primer registro de una tortuga Bothremydini en México. Existen varios reportes previos de tortugas Bothremydidae en México, pero todos hasta la fecha informales. Este ejemplar fue colectado dentro de una mina de carbón llamada Don Evaristo. Las tortugas Bothremydidae es un clado de tortugas pleurodiras originalmente de agua dulce, de las cuales algunos linajes se adaptaron a un estilo de vida marino cercano a la costa, por lo que la salinidad no fue un obstáculo para su dispersión. De acuerdo con lo conocido en el registro fósil, estas tortugas se originaron en Gondwana durante el Cretácico Inferior y posteriormente durante el Cretácico Superior colonizaron Europa y haciendo uso del Océano Atlántico occidental se dispersaron a América del Norte en el Cenomaniano superior o posiblemente un poco antes.

Conocimiento actual

Tabla 2: Registro de tortugas mesozoicas publicadas formalmente en México hasta el año 2021. (Modificado de López-Conde et al., 2020).

Taxón	Estado	Edad	Formación	Referencia
<i>Notoemys tlaxiacoensis</i>	Oaxaca	Kimmeridgiano	Sabinal	López-Conde et al. (2015; 2017a)
<i>Notoemys tlaxiacoensis</i>	Oaxaca	Kimmeridgiano	Sabinal	López-Conde (2016), López-Conde y Alvarado-Ortega (2021)
cf. Araripemydidae	Puebla	Albiano	Tlayúa	Reynoso et al. (2000)
Turtlesp. indet.	Nuevo León	Turoniano	Agua Nueva	Ifrim (2006)
Trionychidae indet.	Coahuila	Turoniano	Indidura	Brinkman (2014)
Protostegidae indet.	Coahuila	Coniaciano	Eagle Ford	López-Conde et al. (2018b)
Protostegidae indet.	Coahuila	Coniaciano	Eagle Ford	López-Conde et al. (2018b)
cf. Trionychidae	Coahuila	Turoniano	Cerro del Pueblo	Aguilera (1896)
<i>Desmatochelys cf. D. lowii</i>	Coahuila	Campaniano	Austin	López-Conde et al. (2019b)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campaniano	San Carlos	Brinkman (2014)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campaniano	Javelina	Brinkman (2014)
c.f. Baenidae	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
c.f. <i>Denazinemys nodosa</i>	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
Trionychidae indet.	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
c.f. <i>Yelmochelys rosarioae</i>	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
<i>Basilemys</i> sp.	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
c.f. <i>Compsemys victa</i>	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2020a)
<i>Scabremys ornata</i>	Chihuahua	Campaniano	Aguja	López-Conde et al. (2019a)
<i>Naomichelys speciosa</i>	Baja California	Campaniano	El Gallo	Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca (2000), López-Conde et al. (2017b, 2108a)
<i>Compsemys victa</i>	Baja California	Campaniano	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
<i>Basilemys</i> sp.	Baja California	Campaniano	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
Trionychidae indet.	Baja California	Campaniano	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
cf. Chelydridae	Baja California	Campaniano	El Gallo	López-Conde et al. (2018a)
cf. Trionychidae	Sonora	Campaniano	Corral de Enmedio	Lucas et al. (1995)
cf. Trionychidae	Sonora	Campaniano	Packard	Lucas et al. (1995)
<i>Palauchelys montellanoi.</i>	Coahuila	Campaniano	Olmos	López-Conde et al. (2020b)
<i>Mexichelys coahuilensis</i>	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2009), Parham y Pyenson (2010)
cf. <i>Bothremys</i> sp.	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. <i>Chedighaii</i> sp.	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
<i>Compsemys victa</i>	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Neurankylus</i> sp.	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Chelydridae	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. <i>Adocus</i> sp.	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman (2014)
cf. Trionychidae	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Campaniano	Cerro del Pueblo	Brinkman et al. (2016)
<i>Yelmochelys rosarioae</i>	Coahuila	Maastrichtiano	Cañón del Tule	Brinkman et al. (2016)
cf. Trionychidae	Coahuila	Maastrichtiano	Cañón del Tule	Brinkman y Rodríguez-de la Rosa (2006), Brinkman (2014)
cf. Kinosternidae	Coahuila	Maastrichtiano	Cañón del Tule	Brinkman (2014)
cf. <i>Hoplochelys</i> sp.	Coahuila	Maastrichtiano	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998)
cf. Chelydridae	Coahuila	Maastrichtiano	Cañón del Tule	Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1998), Brinkman (2014)
Tortuga indeterminada.	Chiapas	Maastrichtiano	Ocozocoautla	Carbot-Chanona et al. (2013)

En la tabla 2, se resumen los registros formales de tortugas mesozoicas mexicanas hasta 2021. Este sustancial incremento en los reportes formales se debe a los trabajos realizados de manera intensiva y extensiva en localidades del norte de México, además de que las tortugas se han convertido en el objeto principal de estudio de distintos grupos de trabajo. Por lo que, al estudiar a las tortugas por sus propios méritos, ha favorecido su conocimiento.

El conocimiento de las tortugas mesozoicas se puede incrementar mediante el trabajo en un futuro en otras formaciones mexicanas; sin embargo, lo que se observa actualmente en las formaciones Aguja, Austin, Cerro del Pueblo, El Gallo, Olmos y Sabinal, podría interpretarse como una aproximación a la diversidad de tortugas que habitaron el territorio nacional. Queda pendiente el estudio de los materiales reportados en las formaciones Corral de En medio, Eagle Ford, Lutita Packard, Ocozocoautla y San Carlos. Estos materiales han sido conocidos por reportes informales y otros continúan siendo inéditos. Actualmente, estos materiales han empezado a ser retomados y a trabajarse formalmente. Además, muchos materiales de tortugas fósiles aún se encuentran en diferentes colecciones científicas en sus cajones esperando ser nuevamente “descubiertas” y que durante mucho tiempo no han recibido la atención pertinente para poder iniciar su estudio.

Literatura citada

- Aguilera, J., 1896. Bosquejo Geológico de México, vol. 4. Instituto Geológico de México, Boletín, pp. 1–120.
- Brinkman, D.B., Rodriguez de la Rosa, R.A., 2006. Nonmarine turtles from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 35, 229–233.
- Brinkman, D., Aquillón-Martínez, M.C., De León-Dávila, C.A., Jamniczky, H., Eberth, D.A., Colbert, M., 2009. *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal cheloniid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. *PaleoBios* 28, 76–88.
- Brinkman, D., 2014. Turtles of the Mesozoic of Mexico. In: Rivera-Sylva, H., Carpenter, K., Frey, E. (Eds.), *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press, pp. 30–43.
- Brinkman, D.B., Aguillon-Martinez, M.C., Hutchison, J.H., Brown, C.M., 2016. *Yelmochelys rosarioae* gen. et sp. nov., a stem kinosternid (Testudines; Kinosternidae) from the Late Cretaceous of Coahuila. 33. ucmp_paleobios_30601 *PaleoBios*, Mexico.
- Carbot-Chanona, G., Than-Marchese, B., 2013. Presencia de *Enchodus* (Osteichthyes: aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (CretácicoTardío) de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*. 63, 8–16.
- Ifrim, C., 2006. The Fossil Lagerstätte at Vallecillo. In: *North-eastern Mexico: Pelagic Plattenkalks Related to Cenomanian-Turonian Boundary Anoxia*. University of Karlsruhe. Ph.D, dissertation. University of Karlsruhe, Germany, pp. 151.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015. The oldest record of turtles in Mexico (Late Jurassic, Sabinal Formation, Oaxaca). *Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology*. pp. 167.
- López-Conde, O.A., 2016, Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México: Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 81 pp.

- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017a. A new platychelyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca. Mexico: Papers in Palaeontology 3 (2), 161–174.
- López-Conde, O., Alvarado-Ortega, J., 2017b. Estudio sobre la diversidad de tortugas del Mesozoico de México. In: XV Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 80.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Brinkman, D.B., Montellano-Ballesteros, M., 2018a. Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. Journal of South American Earth Sciences 88, 693–699. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.10.005>
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., Porras-Múzquiz, H., 2018b. The first records of Protostegidae in Mexico (Late Cretaceous). In: 78th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, pp. 170 Albuquerque, NM, USA.
- López-Conde, O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R., 2019a. El primer registro del baénido *Scrabremys* sp. para el Cretácico Tardío (Campaniano) de la Formación Aguja, Chihuahua. In: Convención Geológica Nacional, pp. 18.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., Porras- Múzquiz, H., 2019b. The first record of *Desmatochelys* cf. *D. lowii* from the Late Cretaceous (Campanian) of Coahuila. J. S. Am. Earth Sci. 94. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.05.020>.
- López-Conde, O.A., Chavarría-Arellano, M.L., Montellano-Ballesteros, M., 2020a. Nonmarine turtles from the Aguja Formation (Late Cretaceous, Campanian) of Chihuahua, Mexico. Journal of South American Earth Sciences, 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102668>
- López-Conde, O.A., Pérez-García, A., Chavarría-Arellano, M.L., Alvarado-Ortega, J., 2020b. A new bothremydid turtle (Pleurodira) from the Olmos Formation (upper Campanian) of Coahuila, Mexico. Cretaceous Research. Volume 119. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104710>
- López-Conde, O.A. and Alvarado-Ortega, J., 2021. New remains of *Notoemys tlaxiacoensis* from the Llano Yosobé, Sabinal Formation (Upper Jurassic, Kimmeridgian), Oaxaca, Mexico. Paleontología Mexicana, volume 10, núm. 2, pp. 123-128.

- Lucas, S.G., Kues, B.S., Gonzalez-Leon, C.M., 1995. Paleontology of the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora. In: Jacques-Ayala, C., Gonzalez-Leon, C.M., Roldan-Quintana, J. (Eds.), *Studies on the Mesozoic of Sonora and Adjacent Areas*. Geological Society of America Special paper 301, Boulder, Colorado, pp. 143–215.
- Parham, J., Pyenson, N., 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *J. Paleontol.* 84 (2), 231–247.
- Reynoso, V., Cabral-Perdomo, M., Clark, J., 2000. The reptiles of the Tlayua formation. In: Espinosa-Arrubarrena, J., Montellano-Ballesteros, M., Applegate, S. (Eds.), *Guide Book of the Field Trips of the 60th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*. *Avances en Investigación*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106–110.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Cevallos-Ferriz, S., 1998. Vertebrates of the El Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (4), 751–764.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Aranda-Manteca, F., 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados en la Formación El Gallo, (Campaniano Tardío) del estado de Baja California. In: VII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, pp. 65.