



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA**

**DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL KIMMERIDGIANO DE
LA FORMACIÓN SABINAL, TLAXIACO, OAXACA, MÉXICO.**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL

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

**COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ.
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR: DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER GOYENECHEA.
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO.**

MÉXICO, D.F. MARZO 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

**DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL KIMMERIDGIANO DE
LA FORMACIÓN SABINAL, TLAXIACO, OAXACA, MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL

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

COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ.
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. IRENE GOYENCHEA MAYER GOYENCHEA.
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO.

MÉXICO, D.F. MARZO 2016

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 30 de noviembre de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **LÓPEZ CONDE OLIVER ARIEL**, con número de cuenta **89192207**, con la tesis titulada **"DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE LAS TORTUGAS FÓSILES DEL KIMMERIDGIANO DE LA FORMACIÓN SABINAL, TLAXIACO, OAXACA, MÉXICO."**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**:

Presidente: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Vocal: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
Secretario: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Suplente: DR. RODRIGO MACIP RÍOS
Suplente: DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER-GOYENECHEA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de febrero de 2016.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM., por el apoyo brindado durante el periodo de estudio de la maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico recibido como becario durante el periodo 2014-1 2015-2. Número de CVU/Becario 545282.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica PAPIIT IN 207314.

A los miembros del comité tutor:

- Dr. Jesús Alvarado Ortega.
- Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández.
- Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea

A título personal:

A mis profesores y en especial a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, al M.C. René Hernández Rivera, al Técnico Gerardo Álvarez por su apoyo y consejos a lo largo de mi formación académica. Al Dr. Jesús Alvarado Ortega por permitirme colaborar con él en la realización de este proyecto y contar con su confianza, apoyo y paciencia. Al Arqueólogo Enrique Chacón por compartir las bellezas de Chihuahua y brindarme todas las facilidades para la realización de mis trámites y examen de grado.

A los miembros de mi jurado por su tiempo, sugerencias y contribuciones al presente trabajo.

A mi señora madre María Guadalupe Conde Gutiérrez por su apoyo en todo momento.

A María Luisa Chavarría Arellano por todo lo que fue, es y será.

A mis compañeros del posgrado y del laboratorio de paleontología de vertebrados, a todos ellos gracias por sus consejos y amistad.

También agradezco a la Dra. Juliana Sterli por sus atenciones, ayuda y comentarios durante mi estancia en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio, de la Ciudad de Trelew, Provincia de Chubut, Argentina.

A las siguientes colecciones paleontológicas por las facilidades prestadas para la elaboración de esta tesis:

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina).

MEF, Museo Egidio Feruglio (Chubut, Argentina).

MGJRG IPN, Museo Geológico José Royo y Gómez, Instituto Colombiano de Geología y Minas (Bogotá, Colombia).

MOZ-PV, Museo Olsacher de Zapala, Colección Paleontológica de Vertebrados (Neuquén, Argentina).

NMS, Naturmuseum Solothurn (Solothurn, Suiza).

Por último a la secretaria de la coordinación del posgrado en Ciencias Biológicas María Rodríguez Jiménez por su invaluable ayuda en los trámites del posgrado.

ÍNDICE

RESUMEN -----	10
ABSTRACT-----	11
INTRODUCCIÓN -----	12
OBJETIVO GENERAL Y OBJETIVOS PARTICULARES -----	18
ANTECEDENTES-----	19
ÁREA DE ESTUDIO -----	21
- Paleogeografía del área de Tlaxiaco durante el Jurásico -----	24
- Unidades estratigráficas de la Cuenca Tlaxiaco -----	25
MATERIAL Y MÉTODOS -----	28
- Prospección y Colecta -----	28
- Preparación -----	29
- Material de comparación -----	30
- Material paleontológico -----	34
- Material fotográfico -----	35
RESULTADOS-----	38
- Ejemplar JAO 267-A -----	38
- Ejemplar JAO 267-B -----	41
- Ejemplar JBL 46 -----	42
- Paleontología Sistemática -----	50
DISCUSIÓN -----	65
CONCLUSIÓN-----	69
LITERATURA CITADA-----	71

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Localización del área de estudio.
- Figura 2:** Provincias fisiográficas de México.
- Figura 3:** Superficie de la cuenca de Tlaxiaco.
- Figura 4:** Fotografía de Llano Yosebé.
- Figura 5:** Capas de lutita.
- Figura 6:** Fotografía donde se observan los nódulos y capas de lutita.
- Figura 7:** Fotografía del carapacho con Cloruro de Amonio.
- Figura 8:** Fotografía del plastrón con Cloruro de Amonio.
- Figura 9:** Esquema del carapacho.
- Figura 10:** Esquema del plastrón.
- Figura 11:** *Platycheilus oberndorferi* (carapacho y plastrón), Naturmuseum Solothurn (NMS 8685).
- Figura 12:** *Notoemys laticentralis* (carapacho y plastrón), Museo Olsacher Zapala (MOZ-PV-2487).
- Figura 13:** *Notoemys laticentralis* (carapacho), holotipo: Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-18043).
- Figura 14:** *Notoemys zapatocaensis*; holotipo (carapacho), Museo Geológico José Royo y Gómez. Instituto Colombiano de Geología y Minería (MGJRG IPN 15-EAC 140120031).
- Figura 15:** *Notoemys zapatocaensis*; holotipo (plastrón), Museo Geológico José Royo y Gómez. Instituto Colombiano de Geología y Minería (MGJRG IPN 15-EAC 140120031).
- Figura 16:** Elementos que componen el punto de colecta JAO 267-A
- Figura 17:** Fragmentos correspondientes al plastrón.
- Figura 18:** Húmero
- Figura 19:** Vértebra caudal
- Figura 20:** Húmero y vertebras caudales.
- Figura 21:** Vertebra caudal.
- Figura 22:** *Idoceras sp.*, se encuentra asociado a los ejemplares colectados.
- Figura 23:** Fragmento de carapacho
- Figura 24:** Fragmento de plastrón
- Figura 25:** Elementos óseos y córneos del carapacho del ejemplar del punto de colecta JAO 267-B.
- Figura 26:** Elementos óseos y córneos del plastrón del ejemplar del punto de colecta JAO 267-B.

Figura 27: Fotografía del carapacho.

Figura 28: Fotografía donde se logran observar los escudos córneos del carapacho.

Figura 29: Fotografía donde se logran observar las placas óseas del carapacho.

Figura 30: Fotografía donde se observan los elementos axiales (vista dorsal).

Figura 31: Fotografía del plastrón.

Figura 32: Escudos córneos del plastrón.

Figura 33: Placas óseas del plastrón.

Figura 34: Elementos axiales del plastrón desde una perspectiva ventral.

Figura 35: Estructura del plastrón donde se señalan la posible ubicación de la fontanela.

Figura 36: Se observa la diferencia en forma, tamaño, disposición y número de fontanelas presentes en *P. oberndorferi*, *N. oxfordiensis*, *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis*, *P. etalloni* y *D. whitei*.

Figura 37: Carapachos y plastrones de ejemplares del clado Platychelyidae.

Figura 38: Autapomorfias observadas en el ejemplar JBL 46.

Figura 39: Distribución del clado Platychelyidae durante el Jurásico Tardío.

Figura 40: Distribución estratigráfica y biogeográfica del clado Platychelyidae (Modificado de Cadena-Rueda, E. A. and Gaffney, E. 2015).

LISTA DE TABLAS:

Tabla 1: Registro de tortugas cretácicas colectadas en México.

Tabla 2: Forma y contactos existentes entre las placas óseas que forman parte del carapacho de la nueva especie de *Notoemys* del Llano Yosobé, descrita en este trabajo.

Tabla 3: Forma y contactos existentes entre los escudos córneos que forman parte del carapacho de la nueva especie de *Notoemys* del Llano Yosobé, descrita en este trabajo.

Tabla 4: Comparación del caparazón entre los ejemplares del clado Platychelyidae y el ejemplar de Tlaxiaco, México.

RESUMEN

El registro de Testudines durante el Mesozoico en México estaba restringido al Cretácico; pero recientes descubrimientos han colocado este registro en el Jurásico Tardío (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.

Recientemente se han descubierto tortugas en estratos marinos del Kimmeridgiano (Jurásico Tardío) pertenecientes a la Formación Sabinal, cerca de la ciudad de Tlaxico, Oaxaca, México. Los estratos de lutitas bituminosas de la Formación Sabinal se han revelado como una fuente importante de fauna de vertebrados e invertebrados, algunos de ellos bien conservados ya que han sido incluidos dentro de nódulos calcáreos. Esta unidad geológica fue depositada dentro de la cuenca de Tlaxiaco, la cual durante el Jurásico-Cretácico fue un área de acumulación de sedimentos continentales y marinos dominados por transgresiones-regresiones marinas. Esta cuenca está incluida en el camino del corredor Hispánico que unía el oeste del Mar de Tethys con el paleo-pacífico además de ser el último contacto entre Gondwana y Laurasia, por lo tanto las faunas terrestres y marinas de la Formación Sabinal tiene implicaciones importantes para la documentación de patrones y procesos biogeográficos y paleoecológicos.

Los primeros resultados en el estudio de los Testudines de Tlaxiaco sugiere la posibilidad de una nueva especie de tortugas de Jurásico Tardío. Anteriormente estos especímenes fueron mencionados como representantes de la familia Plesiochelyidae que se distribuían en Europa también durante el Jurásico Tardío, posteriormente al realizar la identificación taxonómica se llegó a la conclusión que el material fósil de Tlaxiaco podría pertenecer a un nuevo integrante de la familia Platycheilyidae, con representantes en Europa (*Platycheily*) y América (*Notoemys*). Por lo tanto la existencia de tortugas del Kimmeridgiano en México confirma que el corredor Hispánico podría ser la frontera entre las faunas del mar de Tethys y el Paleo-Pacífico.

ABSTRACT

The previous Mesozoic record of Testudines in Mexico was restricted to the Cretaceous; recent discoveries pulled the Mesozoic record to the Late 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.

Recently we discovered turtles in the Kimmeridgian (Late Jurassic) marine strata belonging to the Sabinal formation, near Tlaxico, Oaxaca, Mexico. The bituminous shale strata Sabinal had been revealed as a source of vertebrate and invertebrate fauna. Some of them are well preserved because they are enclosed into calcareous nodules. This geological unit was deposited within the Tlaxiaco Basin, which during the Jurassic-Cretaceous was a depocenter of continental and marine sediments under dominated by the transgressive-regressive marine condition. This basin was included in the pathway of the Hispanic Corridor that joins the western Sea of Tethys with the Paleopacific and the last contact between Gondwana and Laurasia; hence the terrestrial and marine faunas of Sabinal formation have important implications to accomplish the biogeographic and paleoecological patterns and processes.

The first result of this study on the testudines from Tlaxiaco suggests that they are a potential new species from Late Jurassic Turtles. Previously these specimens were thought as representative of the Late Jurassic European family Plesiochelyidae, subsequently the taxonomic identification suggest that the fossil material of Tlaxiaco it could belong to a new representative of Platycheilyidae, with representatives in Europe (*Platycheily*) and North America (*Notoemys*). Hence, the occurrence of Kimmeridgian turtles in Mexico confirms that the Hispanic corridor could be the border of the Tethyan and Paleopacific faunas.

INTRODUCCIÓN

Las tortugas son un grupo de reptiles altamente especializados e inconfundibles porque poseen un caparazón que envuelve gran parte o la totalidad del cuerpo. La naturalidad de este grupo de organismos nunca se ha puesta en duda; sin embargo, ha sido identificado bajo diferentes nombres científicos, como Chelonia (Dubois y Bour, 2010), Testudines (Linnaeus, 1758; Batsch, 1788) y Testudinata (Klein, 1760). 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. Por otro lado, los avances teóricos y tecnológicos que impulsan el quehacer de la sistemática moderna (i.e. Cladística) han posibilitado el surgimiento de distintas hipótesis filogenéticas que necesariamente agrupan a las tortugas (recientes y fósiles) en categorías taxonómicas diferentes.

Los fósiles más antiguos de tortugas han sido colectados en yacimientos continentales del Triásico Tardío (Norian \approx 210 ma) en Alemania, (Joyce, 2007; Joyce et al., 2004; Anquetin, 2012; entre otros). No obstante, no fue sino más de 100 ma después, que este grupo alcanzó una diversidad taxonómica importante durante el Cretácico temprano (DeBraga y Rieppel, 1997; Gaffney, 1990; Laurin y Reisz, 1995; Lee, 1996; Lee, 1997; Meylan, 2001; entre otros).

Aunque todas las tortugas recientes están agrupadas en el orden Testudines y dos subórdenes -Pleurodira y Cryptodira- Carus, 1834, Burke, 1989; Gaffney, 1990; Gaffney y Kitching, 1994; Laurin y Reisz, 1995; Lee, 1996; DeBraga y Rieppel, 1997 y Lee, 1997; entre otros); tal esquema taxonómico ha sido modificado cada vez que se integran especies fósiles a este contexto (Joyce, 2007).

Hace cerca de medio siglo, Gaffney (1975a-c) reconoció que todas las tortugas actuales y fósiles, excepto aquellas de los géneros *Proganochelys*, *Palaeochersis* y *Australochelys*, forman parte de alguno de los dos subórdenes. Así, el clado Testudinata permitió agrupar los Testudines y esos géneros fósiles afines y primitivos simplemente reconocidos como miembros del “tronco evolutivo de las tortugas”, a las que después también se sumó el género *Odontochelys* (Li et al. 2008).

Hasta hace ocho años, Gaffney et al., (2007) continuaban sosteniendo que, las tortugas ya se habrían diferenciado en dos grupos desde el Triásico; sin embargo, otros autores comenzaron a acuñar nuevas categorías taxonómicas para dar cabida y nombrar de manera adecuada a las distintas líneas evolutivas y los taxa extintos en torno a los dos subórdenes representados por las tortugas vivas; así se nombraron clados más amplios e incluyentes, como Panpleurodira y la Pancryptodira (Anquetin et al., 2009; Danilov y Parham, 2008; Fraas, 1913).

Gaffney y Meylan (1988, 1991) también han mencionado que, fue durante el Jurásico tardío y el Cretácico temprano donde se produjo la radiación de tortugas que condujo al surgimiento de los grupos modernos. Esta radiación coincidió con una serie de cambios o modificaciones morfológicas ocurridas en el cráneo de las tortugas y con la aparición de los procesos trocleares. Estos cambios en el cráneo de las tortugas están relacionados con la mecánica de la alimentación. Dicha modificación morfológica también está ligada a cambios climáticos ocurridos durante el Jurásico Tardío producidos por un descenso de las temperaturas, así como cambios en las comunidades bióticas continentales y marinas (Joyce et al., 2004).

Recientemente surgió una nueva hipótesis general, la cual afirma que la diferenciación de los pleurodiros y criptodirios realmente ocurrió 50 millones más tarde de lo sugerido por Gaffney (1975a-c), y que esto tuvo lugar entre el Jurásico Medio y el Tardío (Joyce, 2007; Sterli, 2008; Anquetin, 2012). Así los taxa fósiles y extintos que una vez estuvieron asociados a cada uno de estos subórdenes, han venido siendo reinterpretados como parte del “tronco evolutivo” de estos animales y colocados sólo como miembros de Testudinata.

El Jurásico Tardío también es el periodo en el que las tortugas logran conquistar por primera vez el ambiente marino (Jenkins et al., 1994; Danilov y Parham, 2006; Datta et al., 2000; Chun et al., 2008; De la Fuente y Fernández, 2010). Ante estas disputas, sobre el momento de origen de las tortugas modernas, ocurrido entre el Triásico Tardío o el Jurásico Medio-Tardío, y su invasión al medio marino, cualquier descubrimiento de tortugas fósiles con edades dentro de este intervalo de tiempo podrá aportar las claves para resolver esta situación taxonómico-evolutiva (Sterli, 2009).

El registro más antiguo de tortugas para América corresponde a *Palaeochersis talampayensis*, del Triásico Tardío de la Formación Los Colorados (Argentina) (Rougier et al., 1995; Gaffney et al., 2007; Joyce, 2007). Para el Jurásico Temprano están los registros de la Formación Kayenta en Arizona y corresponde a *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987; Gaffney y Kitching 1995; Sterli et al., 2007). Durante el Jurásico Medio en la Formación Cañadón Asfalto, localidad Queso Rallado, Provincia de Chubut, Argentina se tiene el registro de *Condorchelys antigua* (Sterli et al., 2010). En el Jurásico Tardío en América del Norte se reconocen 4 especies halladas en la Formación Morrison: *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Dorsetochelys buzzops* y *Uluops uluops* (Gaffney, 1979; Brinkman et al., 2000; Broin, 2000; Anquetin, 2007, 2012). Para las Antillas se cuenta con el registro de *Notoemys oxfordiensis* y en América del Sur de *Notoemys zapatoensis*, *Notoemys laticentralis* y *Neusticemys neuquina* (Gaffney, 1975b; Rieppel, 1980; Gasparini et al., 1997; De la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001).

Actualmente el registro de tortugas del Jurásico tardío para América se ha visto enriquecido con los recientes descubrimientos realizados en la localidad de Llano Yosobé con ejemplares que han sido asignados al clado Platycheilyidae, el cual tiene un registro que va del Jurásico Tardío (Oxfordiano) al Cretácico Temprano (Valanginiano), distribuyéndose tanto en Europa como en América. Platycheilyidae está compuesto por los géneros *Platycheily* y *Notoemys*, tanto en Laurasia (*Platycheily* y *Notoemys*) como en Gondwana (*Notoemys*) (Cadena-Rueda y Gaffney, 2005).

Para *Platycheily* se ha planteado la hipótesis de que fue una tortuga de agua dulce que habitaba sistemas fluviales, pantanos y lagunas cercanas a la costa y mantenía patrones correspondientes a ambientes continentales (Bram, 1965; Billon-Bruyat et al., 2005). Para *Notoemys* se ha mencionado que ocupaba ambientes costeros y de plataforma continental de poca profundidad como los que pudo haber encontrado durante la formación del corredor hispánico, lo cual pudo contribuir a ampliar la distribución de este género tanto en Laurasia como en Gondwana (Karl y Tichy, 2000).

El registro fósil de tortugas para México es escaso y su estudio sistemático resulta pobre debido, en la gran parte de los casos, a la escasez y condición fragmentada del caparazón. En su “Bosquejo Geológico de México”, Aguilera (1896) reportó el primer registro de una tortuga fósil en México, la cual fue recolectada en yacimientos marinos del Cretácico tardío (Turoniano) en División de Peyotes, Parras, Coahuila; entre los restos recuperados se encontraban placas óseas un caparazón que él identificó como restos del género *Trionyx*. Además se conocen varios reportes formales para tortugas fósiles del Mesozoico, los cuales están basados en ejemplares provenientes de rocas de la Formación Cerro del Pueblo, cuya edad se ubica en el Cretácico Tardío (Campaniano, 72.5 millones de años) (Eberth, et. al. 2004). Brinkman et. al (2009), describieron y nombraron a *Euclastes coahuilaensis*, que posteriormente fue renombrada como *Mexichelys coahuilaensis* por Parham y Pyeson (2010). Además de registros correspondientes a *Toxochelys latimeris* que fue colectada en la localidad La Parrita, en el Municipio de General Cepeda (Herrera-Flores, 2007).

Las tortugas fósiles de México son importantes en el establecimiento de patrones de distribución latitudinal, ya que representan a los ejemplares más sureños de América del Norte por lo que proporcionan información para desarrollar hipótesis biogeográficas (Meylan y Gaffney, 1991; King y Burke, 1997) y ecológicas (Meléndez, 1985).

Los estados donde se ha recolectado material fósil de tortugas del Mesozoico son Puebla (Albiano), Coahuila (Turoniano-Campaniano), Chihuahua (Campaniano), Baja California (Masstrichtiano) y Chiapas (Masstrichtiano). Estos ejemplares son de suma importancia ya que con ellos se pueden establecer patrones de diversidad, ecológicos y biogeográficos; además de su composición taxonómica (Tabla 1) (Herrera-Flores, 2007; Brinkman et. al., 2009; Parham y Pyenson, 2010; Blanco et. al., 2001).

Resultando importantes las localidades de Jurásico Tardío de México ya que ayudarán a comprender las relaciones biogeográficas a través del corredor hispánico entre América y Europa, además se ha sugerido una afinidad entre los reptiles marinos del Jurásico Tardío de Gondwana y Laurasia (Gasparini, 1977). Las similitudes existentes entre faunas de invertebrados de América del Sur, El Caribe y el oeste el Tethys ayudan a darle soporte a esta teoría (Riccardi, 1991; Gasparini y Fernández, 1996, 1997).

Actualmente se propone que los peces y los reptiles marinos utilizaron el corredor hispánico durante el Jurásico Tardío para ampliar su área de distribución. Con esto se resalta la importancia de los fósiles de reptiles marinos encontrados en el área de Tlaxiaco localidad ubicada en el estado de Oaxaca, ya que pueden ayudar a comprender las relaciones de las faunas del Tethys y el Pacífico a lo largo del corredor hispánico.

El papel que los reptiles ocupan dentro del ecosistema oceánico es reducido, pero durante gran parte de la era Mesozoica esta situación fue completamente diferente ya que diversos grupos de reptiles invadieron los hábitats marinos, incluso convirtiéndose en los grandes depredadores del mar. Entre estos grupos de reptiles marinos que se distribuían ampliamente durante el Mesozoico y alcanzaron su mayor diversidad durante el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, se encuentra el Orden de los Testudines, que también cumplían un importante rol como presas y depredadores (Baur, 1887; Tong et al., 2002; Sukhanov, 2006 y Motani, 2009).

Tabla 1: Registro de tortugas cretácicas colectadas en México (Modificado de Reynoso, 2006).

Taxón	Localidad	Material	Época	Edad	Formación
<i>Araripemydidae</i>	Puebla	Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
<i>Araripemydidae</i>	Puebla	Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
Tortuga sp indet	Puebla	Caparazón	Cretácico Temprano	Albiano	Tlayúa
<i>Naomychelys</i>	Baja California	-	Cretácico Tardío	Campaniano	El Gallo
Tortuga sp indet	Coahuila	Molde interno de cráneo	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
Tortuga sp indet	Nuevo León	-	Cretácico Tardío	Turoniano - Coniaciano	Agua Nueva
Tortuga sp indet	Chihuahua	-	Cretácico Tardío	Campaniano - Maestrichtiano	Aguja y Javelina
Tortuga sp indet	Coahuila	-	Cretácico Tardío	Campaniano - Maestrichtiano	Aguja y Javelina
<i>Chelonia</i>	Coahuila	-	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Chrysemys</i> <i>Compsemys victa</i>	Coahuila	placas neurales y costales y fragmentos del hipoplastrón	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Cf. Haplochelys</i>	Coahuila	Placas neurales, costales y periféricas Fragmentos del plastrón	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Kinosternoidea</i>	Coahuila	Placas neurales, costales, periféricas, pigial y fragmentos del plastrón	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Naomichelys</i>	Baja California	Placas costales y fragmentos del plastrón	Cretácico Tardío	Campaniano	El Gallo
<i>Protochelydra</i>	Coahuila	Placa periférica	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
Rastro	Coahuila	-	Cretácico Tardío	Campaniano	-
<i>Trionichydae</i>	Coahuila	Placas neurales, costales; fragmentos de carapacho y plastrón y fémur derecho	Cretácico Tardío	-	Cerro del Pueblo
<i>Bothremys sp</i>	Coahuila	Caparazón completo	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo
<i>Trionichydae</i>	Sonora	-	Cretácico Tardío	Campaniano - Maestrichtiano	Corral de Enmedio – Grupo Cabollona
<i>Trionichydae</i>	Sonora	-	Cretácico Tardío	Campaniano - Maestrichtiano	Corral de Enmedio – Grupo Cabollona
<i>Trionyx sp</i>	Coahuila	-	Cretácico Tardío	Turoniano	-
Tortuga sp indet	Chihuahua	-	Cretácico Tardío	Campaniano	Aguja y Javelina
<i>Mexichelys</i>	Coahuila	-	Cretácico Tardío	Campaniano	Cerro del Pueblo

OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar la identidad específica de las tortugas fósiles JAO-267 y JBL 46 del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano), colectados en yacimientos de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México.

Objetivos particulares

- Describir la anatomía conservada en las tortugas fósiles del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) colectadas en los yacimientos fosilíferos del Llano Yosobé.
- Comparar la anatomía de las tortugas fósiles de Tlaxiaco con ejemplares de la Familia Platycheilyidae, para determinar si los ejemplares fósiles de México pertenecen a esta Familia.
- Determinar si las tortugas de la formación Sabinal corresponden a un nuevo grupo de tortugas de acuerdo con los caracteres encontrados.
- Discutir las implicaciones biogeográficas del hallazgo de éstos fósiles con relación a la distribución de la Familia Platycheilyidae a lo largo del corredor hispánico.

ANTECEDENTES

A finales del siglo XIX, fueron descubiertos los restos del primer vertebrado jurásico marino de la Cuenca Tlaxiaco, dentro de una mina de carbón en las cercanías Petlalcingo, el cual fue descrito como un “enaliosaurio”, en 1870 fue albergado en el Museo Nacional e incluido en el “Catálogo Paleontológico de México”, mismo que nunca vio la luz (Morelos-Rodríguez, 2012, p. 191). Actualmente el destino y/o depósito de este fósil de la Cuenca de Tlaxiaco es desconocido.

Más tarde, Félix (1891) (también véase Félix y Lenk, 1899) reportó el hallazgo de vertebrados marinos en otros yacimientos de la Cuenca Tlaxiaco cuya edad corresponde al Neocomiano (Cretácico temprano); siendo los primeros fósiles de peces óseos conocidos en México –*Thrissops sp.* (Ichthyodectiformes), *Otomitla speciosa* (Amiiformes) y *Belonostomus ornatus* (Aspidorynchiformes), que fueron colectados en el Cerro de la Virgen (donde afloran sedimentos de la Formación Tlaxiaco) a escasos kilómetros del Pueblo de Tlaxiaco. Este material fue llevado a Alemania y depositados en las colecciones de la Universidad de Leipzig.

A principios del siglo XX, Wieland (1910) describió un fragmento del rostro de un reptil marino como *Plesiosaurus mexicanus*, cuya edad posible fue considerada como neocomiana. Más tarde, Buchy (2008) identificó en este fósil los restos de un posible cocodrilo metriorrínchido de edad jurásica. Este mal registro de localidades fosilíferas de la Cuenca Tlaxiaco también ocurrió con Burckardt (1930), quien reportó el hallazgo de yacimientos kimmeridgianos con abundantes restos de peces marinos en las cercanías de Amoltepec, Oaxaca.

Applegate y Comas (1980) y Ferrusquia-Villafranca y Comas (1988) describieron otra localidad con vertebrados marinos en la Cuenca Tlaxiaco, mismos que fueron reportados como de edad neocomiana y colectados cerca del pueblo de Papalutla, al norte de la ciudad de Huajuapán de León. En este sitio fueron identificados algunos fragmentos óseos pertenecientes a cocodrilos marinos talatosuquíos, una especie indeterminada de *Pliosaurus*, así como los restos de una especie indeterminada del pez longirostrino del género *Belonostomus*.

Por otro lado, los fragmentos del cráneo de un cocodrilo marino fueron encontrados en una localidad del Jurásico superior en las cercanías del pueblo de Olinalá, Municipio de Cualác, en el estado de Guerrero (Baños y Ramales, 2011). Estos restos fueron identificados por Cadena-Rangel (2015) como parte de un representante de la especie *Cricosaurus vignaudii*.

Alvarado-Ortega et al. (2014) han identificado distintos grupos de peces y reptiles marinos encontrados en el Llano Yosobé, mismos que hasta ahora incluyen dientes y espinas de aletas de tiburón hybodontido *Planohybodus*, así como restos de peces Pycnodontiformes representantes del género *Gyrodus*, escamas de Lepisosteiformes como *Scheenstia* y otras formas indeterminadas, fragmentos del cuerpo y escamas de la familia Pleuropholidae, entre otros y restos de reptiles como son los cocodrilos talatosuquios, ictiosaurios y pliosaurios.

Alvarado-Ortega (2008) a través del proyecto “Estudios Paleoictiológicos de México”, comenzó a registrar los datos de localidades portadoras de vertebrados fósiles. Este proyecto fue la base para la prospección, colecta, preparación y estudio taxonómico adecuado de cada uno de los ejemplares recuperados de las distintas localidades. Se debe tener en cuenta que el principal objetivo de este proyecto estaba enfocado a la colecta de peces fósiles, pero en esas primeras jornadas de campo también se colectaron reptiles marinos, exceptuando tortugas.

En el 2009 se iniciaron los trabajos paleontológicos en el área de Tlaxiaco especialmente en Llano Yosobé, y La Lobera los cuales son depósitos marinos con edades del Kimmeridgiano-Tithoniano (López-Ticha, 1970, 1985). A partir de ese momento se ha trabajado constantemente en localidades de la Formación Sabinal, las cuáles son importantes debido a que se han colectado una gran variedad de peces y reptiles (Alvarado-Ortega, et.al. 2014).

Como resultado de los trabajos realizados en el área del Llano Yosobé, en el año de 2011 se colectó el primer ejemplar de tortugas (JAO-267) y posteriormente en el año de 2013 se colectó el segundo ejemplar (JBL 46), ambos del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano), por lo que corresponden al registro más antiguo para este taxón en México, ya que anteriormente las tortugas fósiles más antiguas correspondían al Albiano (Cretácico Temprano) de las canteras de Tlayúa, Puebla. Los fósiles de tortuga descritos en este trabajo son los primeros encontrados en toda la Cuenca Tlaxiaco.

ÁREA DE ESTUDIO

Los restos de tortugas fósiles fueron colectadas en la localidad denominada Llano Yosobé (Figura 1). Este sitio paleontológico se localiza aproximadamente a 3 km al suroeste del centro de la ciudad de Tlaxiaco y cabecera del Municipio con el mismo nombre, dentro de la Mixteca Alta, al noroeste del Estado de Oaxaca. Esta zona también está dentro de la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, limita al norte con el Eje Volcánico, al oeste con el Océano Pacífico, al este con la Llanura Costera del Golfo y al sur con la Sierra de Chiapas (Carrasco-Ramírez, 1981; Morán Zenteno et al., 1988; INEGI, 1989. Figura 2). El Llano Yosobé es una pequeña depresión dentro de la cadena de cerros localmente nombrados como La Titana que se encuentra en las coordenadas 17°16'N y 97°41'O, con una altitud promedio de 2,040 msnm (Alvarado-Ortega et al., 2014; Corro-Ortiz y Ruíz-González, 2011).

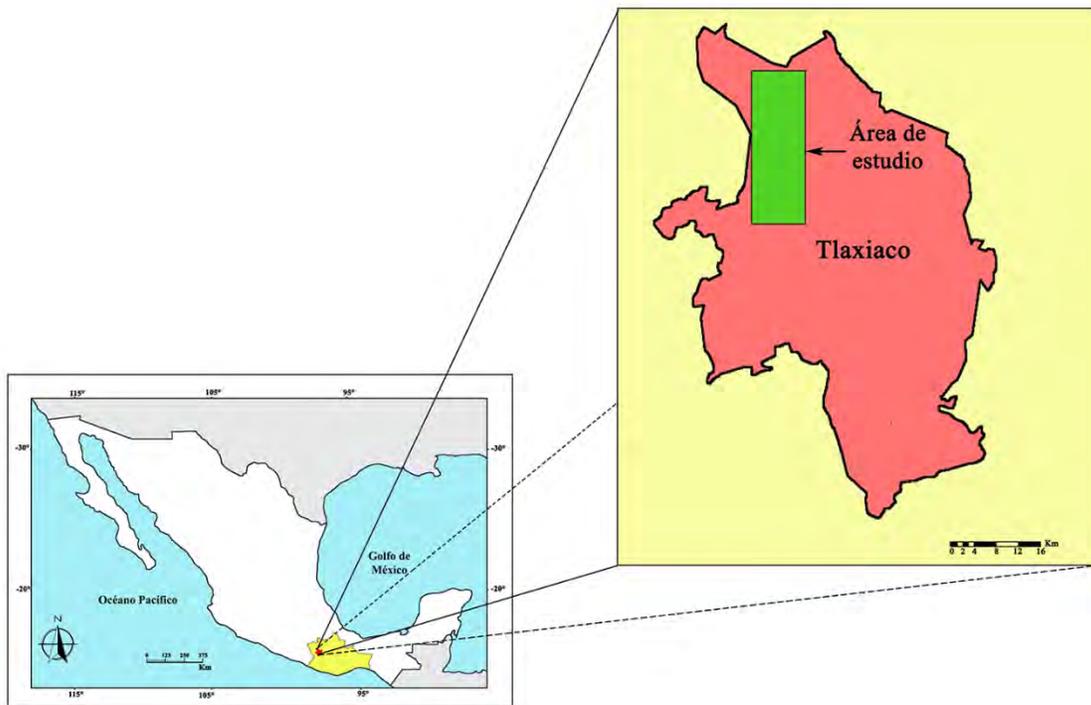


Figura 1: Mapa general del área de estudio ubicada dentro de la formación Sabinal.

La zona donde se encuentra el Llano Yosobé es geomorfológicamente compleja, donde se incluyen numerosas montañas y amplios valles que son producto de una complicada actividad geológica que actualmente es enmarcada por numerosos pliegues y fallas producto de una larga actividad tectónica y

volcánica regionales (Varela 1983). Además forma parte de una secuencia de rocas sedimentarias depositadas dentro de la Cuenca Tlaxiaco; cuya extensión comprende amplias regiones en los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero, cuyos depósitos permanecieron activos durante el Jurásico y el Cretácico inferior (Dávalos-Álvarez, 2006). El Llano Yosobé es una localidad recientemente descubierta que comenzó a ser explorada en 2009; este sitio paleontológico de vertebrados marinos se ha revelado como el más importante de su tipo en toda la Cuenca Tlaxiaco y el extremo sur de México (Gutiérrez-Zamora, 2011; Alvarado-Ortega et al., 2014).



Figura 2: Provincias fisiográficas de México donde se señala el área de estudio.

La cuenca Tlaxiaco (Figura 3) es una región importante para los estudios paleoictiológicos en México porque en ella fueron recolectados algunos de los primeros registro de peces fósiles encontrados en México (Felix y Lenk, 1899).

En el área de estudio, afloran rocas con edades que van desde el Paleozoico hasta el reciente. Se describen nueve unidades sedimentarias del Mesozoico, siete de ellas corresponden al Jurásico, que afloran en el Anticlinorio Tlaxiaco y fueron depositadas seis de ellas en un ambiente continental y una en ambiente marino (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011).

La litología consiste en una alternancia de estratos de caliza gris oscuro de espesor variable (entre 10 a 40 cm.) que alterna con lutitas bituminosas finamente laminadas, portadora de nódulos enriquecidos con carbonatos, semiesféricos y amorfos, fuertemente comprimidos, cuyo diámetro es variable entre unos pocos centímetros hasta cerca de 1 metro(Varela, 1983).

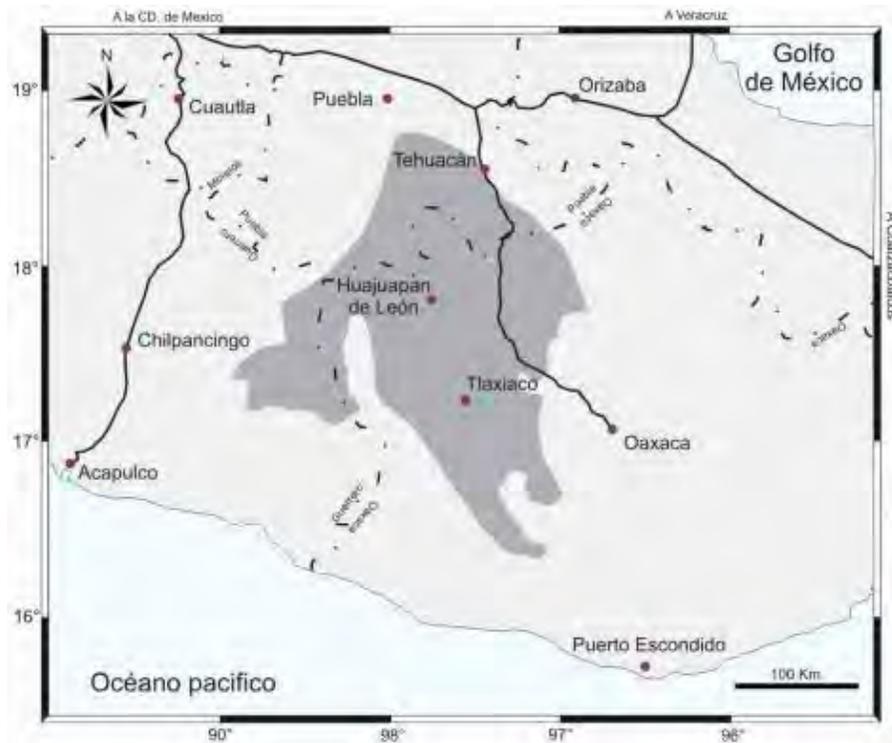


Figura 3: Superficie de la cuenca de Tlaxiaco (Tomado de: Barrientos-Lara, J.I., 2013).

En el Llano Yosobé se logró identificar que los estratos portadores de los vertebrados fósiles son precisamente los estratos lutíticos con nódulos. La conservación de los vertebrados fósiles presenta dos condiciones generales. Los huesos suelen encontrarse aislados ya sea dentro de los nódulos o bien en los estratos de lutita. También los fósiles pueden estar articulados o semi-articulados dentro de los nódulos, donde el ejemplar puede estar deformado por compresión (Gutiérrez-Zamora, 2011).

Paleogeografía del área de Tlaxiaco durante el Jurásico

Se interpreta como un ambiente fluvial con corrientes que transportaban material erosionado proveniente del complejo Acatlán, lo que ocasionó flujos de escombros en forma de avalanchas en las zonas de mayor relieve, dando origen al conglomerado Numí (Ortega-Gutiérrez, 1981 y Morán-Zenteno, 1987). Durante el Aaleniano tuvo lugar una transgresión en donde la subsidencia se incrementó, por lo que el nivel del mar aumentó. En el Bajociano y Calloviano se desarrolló un ambiente fluvial meándrico en un valle amplio y de baja pendiente. Esta condición cambió por una subsidencia continua lo que originó llanuras de inundación y desarrollo de lagos que evolucionaron a zonas pantanosas en un área próxima a la línea de costa, iniciando posteriormente una trasgresión con una mayor influencia marina (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011). Durante el Batonianose produjo una transgresión lo que originó un ambiente nerítico asociado a un ambiente de playa. Esta transgresión está relacionada a la apertura del Océano Atlántico (Vait *et al*, 1977). Al finalizar el Calloviano el material clástico trasportado disminuyó y hubo ausencia de material volcánico; se tuvo una etapa de subsidencia en el área de Tlaxiaco que corresponde a la fase final de rompimiento del Golfo de México, que originó depósitos marinos someros en una cuenca *sin-rift* (Cantú-Chapa, 1998).

Durante el Oxfordiano, la trasgresión marina continuó, presentándose una paleo-bahía, localizada en el extremo meridional del mar epicontinental, con este ciclo transgresivo disminuyó el transporte y depósitos de terrígenos. Se depositaron biomicritas fosilíferas en condiciones de alta energía que dieron origen a la Caliza con *Cidaris* (Meneses-Rocha, 1994). Se originó un punto triple, en el cual dos brazos continuaron extendiéndose, mientras que uno de ellos interrumpió su apertura donde se formó un sistema fluvial en la región de mayor relieve y un delta en la zona de transición con el océano (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011).

En el Jurásico Tardío, se presenta un ambiente dominante marino somero. Esto se interpreta por la disminución de material fino y el aumento de areniscas y abundantes fósiles de pelecípodos. Debido a los procesos de subsidencia, se tiene un depósito de terrígenos en un ambiente de playa con influencia de corrientes fluviales. A finales del Jurásico dos cuerpos marinos caracterizados por faunas peculiares, el Proto-Pacífico y el Mar de Thetys, se unieron (Carrasco, 1981 y Bommer y Ballent, 1996).

Unidades estratigráficas de la Cuenca Tlaxiaco

Conglomerado Numí: Erben (1956) propuso el nombre Conglomerado Cualac, para nombrar a las rocas que Guzmán (1950) llamó Cuarcita Cualac de edad Aaleniana. El conglomerado presenta estratificación en capas de hasta 5 m y gradación normal (Erben, 1956). Jiménez-Rentería (2004), describe a la unidad compuesta de conglomerados con clastos redondeados, con un diámetro mayor de 2 mm y brechas que se distinguen por tener clastos angulosos, su composición cuarcitita como único elemento petrológico le da nombre a la Formación Cuarcítica-Cualac. Localidad tipo: márgenes del Río Numí (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011). Ambiente de depósito: continental en un sub-ambiente de corrientes fluviales con épocas torrenciales (Carrasco, 1981).

Grupo Tecocoyunca: la parte inferior está compuesta por estratos de origen continental, la parte media presenta una intercalación de rocas continentales con influencia marina y en la parte superior se compone de una secuencia terrígena marina (Guzmán, 1950 y Alencaster, 1963). Las unidades estratigráficas que comprenden el Grupo Tecocoyunca son: Formación Zorrillo, Formación Taberna, Formación Simón, Formación Otatera, y la Formación Yucuñuti (Carrasco, 1981 y Jiménez-Rentería, 2004).

Formación Zorrillo: constituida de areniscas, presenta limolitas con estratificación cruzada, lutitas carbonosas y mantos de carbón con algunos niveles con concreciones calcáreo-hematíticas (Erben, 1956 y López-Ramos, 1983). Ambiente de depósito: costero pantanoso y de costa marginal, con un aporte menor de terrígenos y con una baja participación marina (Jiménez-Rentería, 2004).

Formación Taberna: formado por lutitas oscuras y calcáreas con concreciones calcáreas, además de margas y limolitas oscuras y arenisca de grano fino (Erben, 1956). Ambiente de depósito: marino somero con circulación restringida en condiciones reductoras, que favorecieron la preservación de fósiles marinos (López-Ramos, 1983).

Formación Simón: contiene areniscas de grano medio hasta grueso, areniscas conglomeráticas, limolitas y lodolitas. En esta formación a la mitad de su espesor existe un conglomerado del tipo Cualac (Erben, 1956). Ambiente de depósito: llanura de inundación la cual se encontraba muy próxima a la costa (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011).

Formación Otatera: contiene areniscas de grano fino a medio, estratificación delgada y cruzada (Erben, 1956). En el área de Tlaxiaco se tienen afloramientos sobre la terracería que va de Tlaxiaco a San Juan Mixtepec (Carrasco, 1999). Ambiente de depósito: cuenta con dos ambientes de depósito un nerítico somero y otro de playa, ya que se tiene areniscas de grano fino con areniscas de grano grueso de origen continental.

Formación Yucuñuti: con coquinas de pelecípodos y gasterópodos pequeños, con algunas concreciones calcáreas en color café claro, además de calizas compactas, calizas margosas suaves de color café y lutitas oscuras con concreciones esferoidales pequeñas (Erben, 1956). Ambiente de depósito: de litoral (Carrasco, 1981).

Formación Caliza con Cidaris: depósitos calcáreos de Margas de color gris claro a oscuro, con intercalaciones de calizas margosas de color gris (Buitrón, 1970). Esta secuencia de rocas calcáreas fosilíferas de edad Oxfordiano ha sido descrita por Félix (1891), Félix y Lenk (1899), Burkhardt (1930), Erben (1956) y Carrasco (1981), pero fue Erben (1956) quien dio nombre a esta secuencia de rocas sedimentarias fosilíferas, donde se observa la presencia del género de equinodermos *Cidaris*; corresponden a una edad del Oxfordiano. Localidad tipo: el cerro de Titania, ubicado al norte de Tlaxiaco, Oaxaca. Ambiente de depósito: ambiente marino somero de baja energía, el color claro del sedimento indica que las aguas estuvieron bien oxigenadas (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011).

Formación Sabinal: Constituida por calizas arcillosas interestratificadas con lutitas rojizas laminares y arenisca oscura alternadas con lutitas café margas y lutitas bituminosas color gris oscuro a negro con abundantes concreciones calcáreas y amonites (*Idoceras sp*) dispuestas en estratos laminares a delgados de 5, 10 y 20 cm. (Meneses- Rocca *et al.* 1994). Se ha determinado una edad entre Kimmeridgiano-Tithoniano, con base en la presencia de amonitas del género *Idoceras sp*. Ambiente de depósito: somero y de baja energía de tipo lagunar (Corro-Ortiz. y Ruíz-González. 2011).

Formación Tlaxiaco: Esta formación aflora en el área sur y centro de la cuenca de Tlaxiaco y se caracteriza por presentar una brecha constituida por fragmentos de calizas arcillosas, margas y lutitas bituminosas. En esta unidad se ha representado la unidad fosilífera de algunos microfósiles como: *Pseudocyclamina sp.*, *Glomospira sp.*, *Pseudotextulariella sp.*, *Chofatella sp.*, *Cadosina sp.*, *Permocalculus inopinatus* y *Salpingoporella sp.* La edad de esta unidad está basada en el análisis de contenido microfaunístico y macrofaunístico, se asigna una edad que corresponde desde el Berrasiano al Aptiano. Ambiente de depósito: energía media cercano a la línea de costa en donde los materiales se encuentran poco trabajados (Varela-Santa María, 1983).

MATERIAL Y MÉTODOS

Prospección y Colecta

Los ejemplares fósiles JAO-267 y JBL-46 se colectaron en Llano Yosobé, perteneciente a la formación Sabinal (Figura 4). Este trabajo consiste en la búsqueda sistemática y dirigida del material fósil, que puede encontrarse directamente en los estratos de lutita bituminosa (Figura 5) o incluido en nódulos (Figura 6). Cuando se encontró un nódulo positivo la búsqueda se intensificó en el área procurando ubicar el estrato portador, se tomaron los datos de las coordenadas, número de colecta, fecha, localidad y una breve descripción litológica, los ejemplares se marcaron con iniciales y número de colecta, se empacaron y se llevaron al laboratorio para su preparación.



Figura 4: Fotografía de Llano Yosobé.



Figura 5: Capas de lutita.



Figura 6: Fotografía donde se observan los nódulos.

Preparación

La preparación mecánica de los restos fósiles de tortuga se realizó haciendo uso de los *air-scribe*. Estas herramientas cuentan con una punta tipo aguja compuesta de una aleación de tungsteno, dicha punta se pone en movimiento horizontal (hacia arriba y abajo) a una velocidad de 30 000 ciclos por minuto cuando la herramienta es alimentada con una presión del aire de 6.2 Bar. (Gutiérrez-Zamora en 2011).

Para preparar los fósiles de este proyecto se utilizaron tres tipos de *air-scribe*; el Super-jack, el Paleo-Aro y el Micro-jack, que se diferencian en el grosor de la punta. La forma en que se utilizaron es la siguiente: para comenzar la preparación de los nódulos se empleó el Super-jack, ya que la punta de éste es más grande y genera fuertes vibraciones que permiten eliminar la mayor cantidad de roca en un menor tiempo, sin embargo debido a que las vibraciones son muy fuertes, llega un punto en el que el material fósil se puede dañar. En ese momento se cambió el instrumento por el Paleo-Aro, debido a que esta herramienta genera una menor vibración que no daña el material fósil cuando se acerca la punta. Algunos elementos fósiles son muy delgados o muy frágiles y al ser preparados con el Paleo-Aro corrían el riesgo de dañarse o perderse por completo. Para preparar este tipo de elementos se utilizó el Micro-jack; esta herramienta cuenta con una punta muy fina que permite desprender la matriz rocosa sin alterar la superficie de los elementos antes mencionados. Una vez expuesto el material fósil se aplicó una capa de plexigum. El objetivo de la preparación es mantener las propiedades físicas y su estabilidad química de los fósiles a lo largo del tiempo, evitando con esto que se dañen durante su manipulación.

Nomenclatura y abreviaturas anatómicas

La nomenclatura o nombres asignados a las estructuras del carapacho y plastrón de la tortuga aquí descrita fueron tomadas de Cadena, et al.(2013). Las abreviaciones usadas en las figuras que acompañan este trabajo fueron diseñadas explícitamente para ser utilizadas en este documento.

Acrónimos institucionales

Los siguientes acrónimos institucionales corresponden a las colecciones donde están depositados los fósiles de tortugas de especies nominales considerados en este trabajo con propósitos de comparación.

IGM, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM (Distrito Federal, México).

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina).

MEF, Museo Egidio Feruglio (Chubut, Argentina).

MGJRG IPN, Museo Geológico José Royo y Gómez, Instituto Colombiano de Geología y Minas (Bogotá, Colombia).

MOZ-PV, Museo Olsacher de Zapala, Colección Paleontológica de Vertebrados (Neuquén, Argentina).

NMS, Naturmuseum Solothurn (Solothurn, Suiza).

Material de comparación

Los fósiles enlistados a continuación son representantes de tortugas marinas jurásicas de la familia Platycheilyidae, cuya anatomía fue revisada en este trabajo para llevar a cabo un ejercicio de anatomía comparada que permitió validar la identidad taxonómica de los fósiles de tortuga de la Formación Sabinal estudiados en este trabajo.

- *Platycheilus oberndorferi*: Ejemplares NMS 8685, NMS 8686, y NMS 8692, colectados en los yacimientos marinos del Kimmeridgiano de la Formación Reuchenette, Suiza. El material incluye fragmentos y un ejemplar con carapacho y plastrón completo (Figura 11), resguardado en Naturmuseum Solothurn (Solothurn, Suiza).

- *Notoemys laticentralis*: MOZ-PV-2487, ejemplar que conserva un molde del carapacho conservado sobre la matriz rocosa y el plastrón totalmente conservado (Figura 12); este ejemplar proviene del Cerro Lotena, en el departamento de Zapala, provincia de Neuquén, Argentina, resguardado en el Museo Olsacher de Zapala (Neuquén, Argentina).

- *Notoemys laticentralis*: MACN-18043 (Holotipo), carapacho completo y bien conservado colectado en La Lajas, departamento de Picunches, provincia de Neuquén, Argentina (Figura 13). Los yacimientos marinos portadores de estos fósiles corresponden a los depósitos del Titoniano de la Formación Vaca Muerta, resguardado en Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina).

- *Notoemys zapatoacaensis*: MGJRG IPN 15-EAC 140120031 (Holotipo), ejemplar con gran parte del carapacho conservado, colectado en depósitos marinos de la Formación El Caucho (Valanginiano), en Zapatoca, Departamento de Santander, Colombia (Figura 14 y 15), resguardado en Museo Geológico José Royo y Gómez. (Bogotá, Colombia).

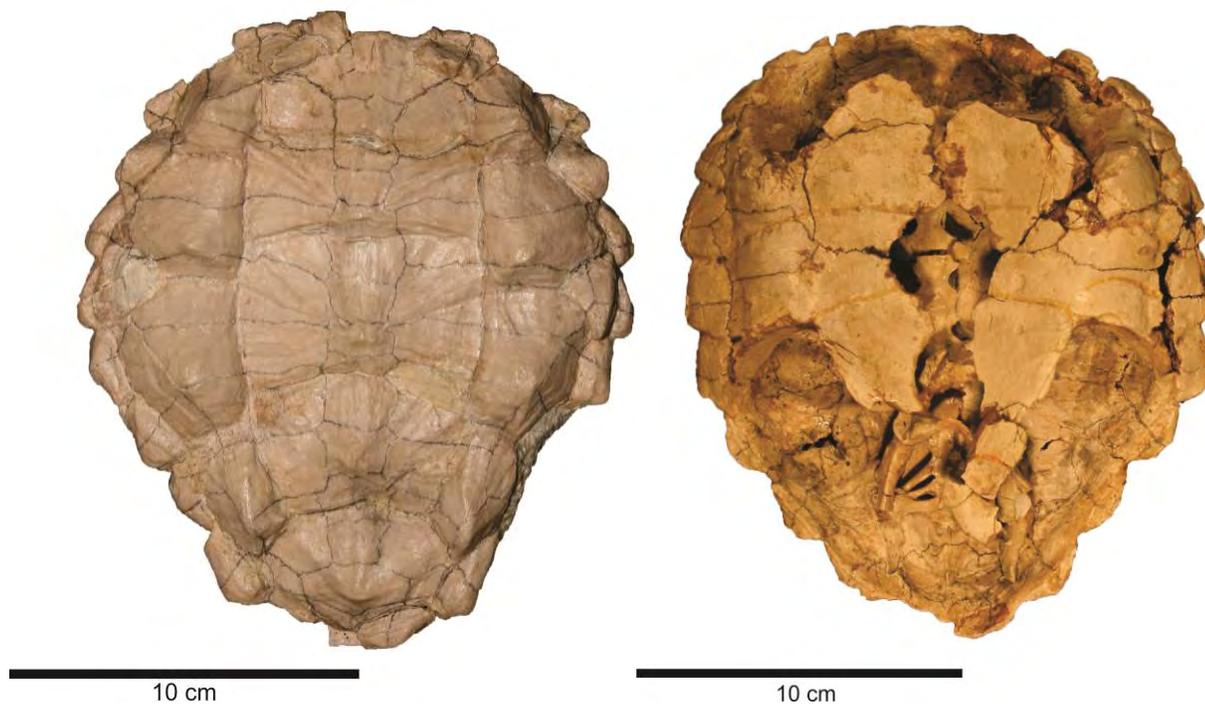


Figura 11: *Platychelys oberndorferi* (carapacho y plastrón), Naturmuseum Solothurn (NMS 8685).

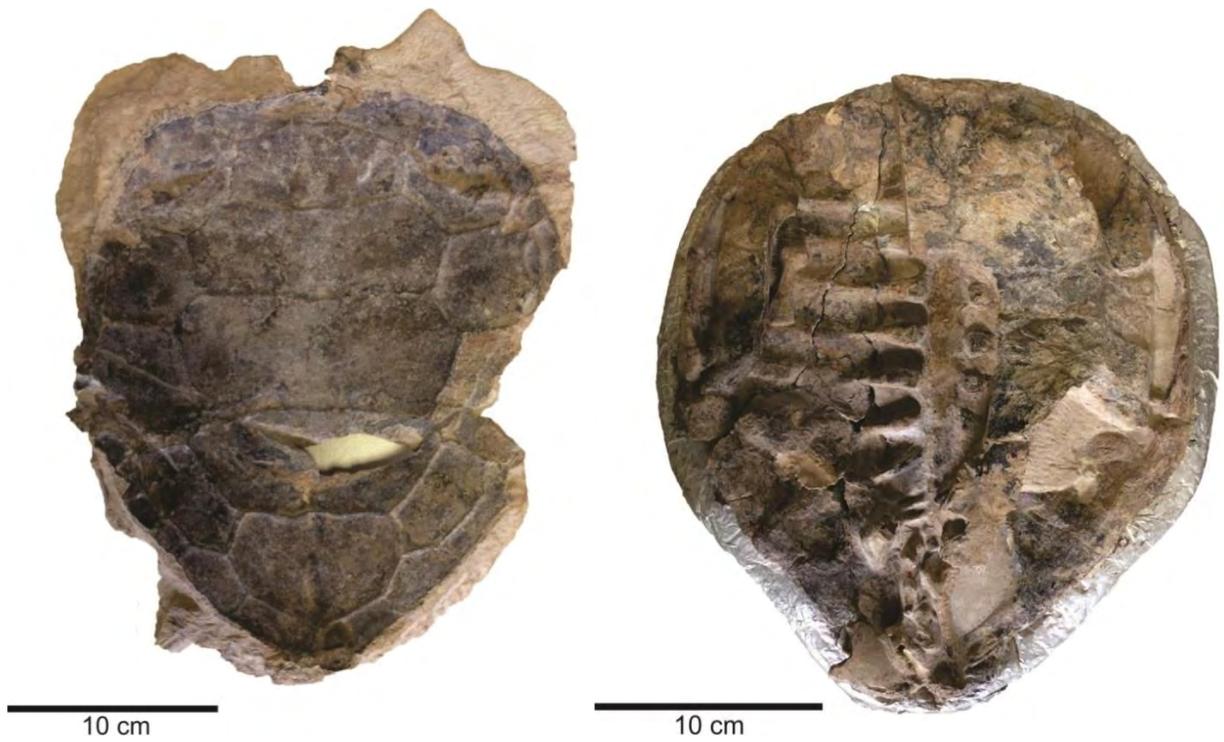


Figura 12: *Notoemys laticentralis* (carapacho y plastrón), Museo Olsacher Zapala (MOZ-PV-2487).



Figura 13: *Notoemys laticentralis* (carapacho), holotipo: Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-18043).

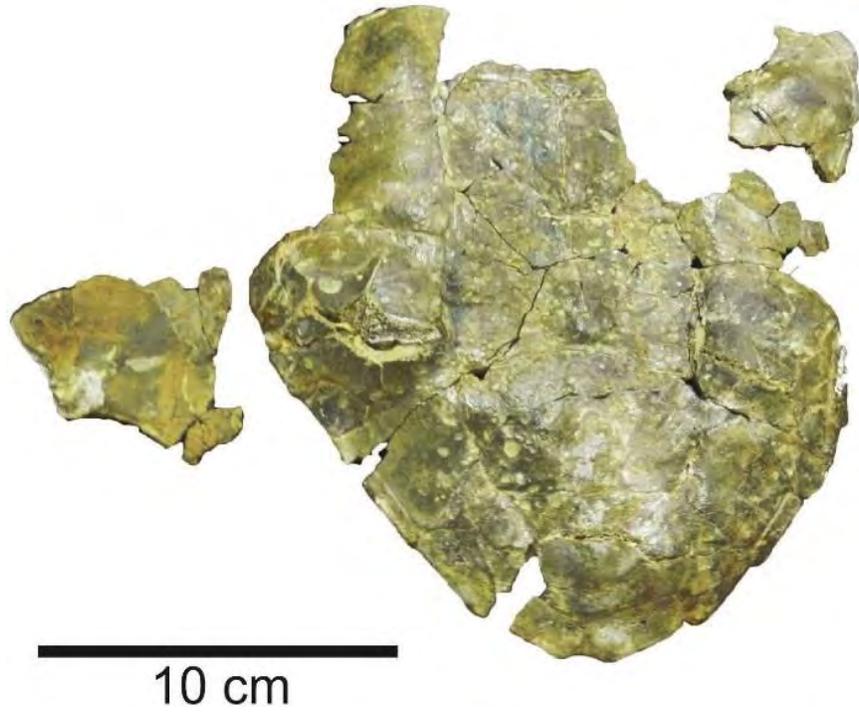


Figura 14: *Notoemys zapatocaensis*; holotipo (carapacho), Museo Geológico José Royo y Gómez. Instituto Colombiano de Geología y Minería (MGJRG IPN 15-EAC 140120031).

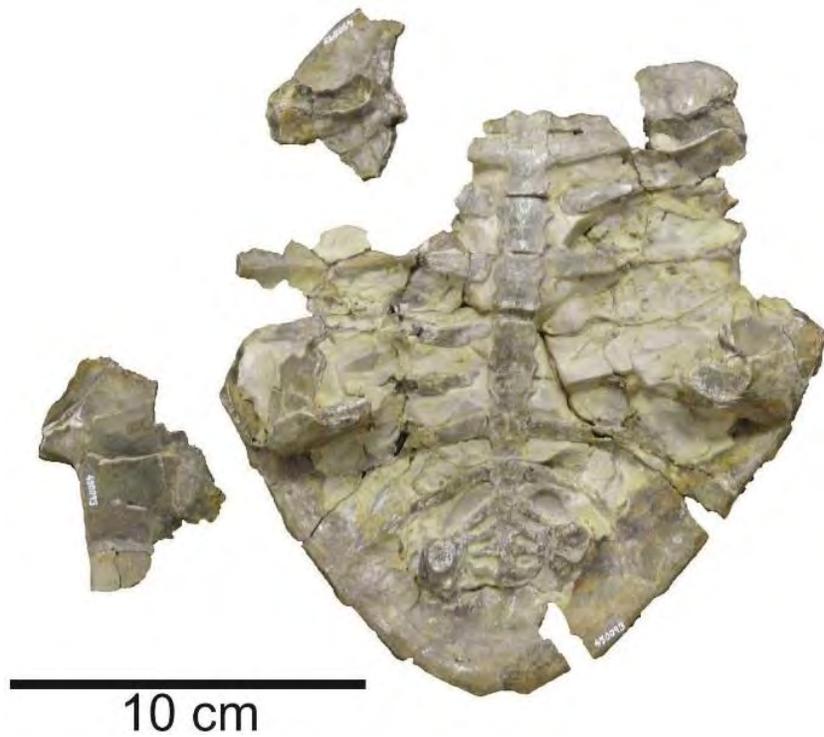


Figura 15: *Notoemys zapatocaensis*; holotipo (plastrón), Museo Geológico José Royo y Gómez. Instituto Colombiano de Geología y Minería (MGJRG IPN 15-EAC 140120031).

Material paleontológico

El punto de colecta JAO-267 está constituido por dos ejemplares. Esto se sugiere por las dimensiones de los escudos córneos ya que son de diferente tamaño, por lo que se colocó una letra al final del punto de colecta para diferenciar a los dos ejemplares (JAO-267-A y JAO-267-B).

El ejemplar JAO-267-A está constituido por fragmentos del caparazón que estuvieron sometidos a los factores ambientales antes de ser colectados, lo cual ha originado un alto grado de alteración de cada una de las piezas que lo componen. El daño sufrido en cada pieza del ejemplar no ha permitido que sea armado por lo que se conservaron como piezas individuales. Además en varios fragmentos de nódulos y asociados a fragmentos de caparazón se han encontrado elementos axiales.

JAO-267-B está constituido por una sola pieza que es un fragmento del caparazón. Donde se pueden observar estructuras del carapacho y el plastrón, a los cuales se les puede asignar una identidad anatómica, estos elementos tienen un mayor tamaño que los presentados por JAO-267-A, por lo que se considera que pertenecen a distintos organismos.

El material del punto de colecta JBL 46 es una serie de fragmentos que se encontraban a la orilla de un riachuelo conservándose casi el 80% del caparazón; unos elementos se encontraban caídos sobre el cauce del río, otros *in situ* dentro de las capas de lutita bituminosa y algunos otros dentro de nódulos. Este es el ejemplar más completo, con este material se elaborará la diagnosis, debido a la presencia de suturas y surcos que resultan diagnósticos, además de la presencia de placas óseas en el plastrón que son de suma importancia para su asignación taxonómica.

Material fotográfico

En paleontología se puede aplicar el vapor de Cloruro de Amonio, el cual se precipita en los fósiles, esto cubre cualquier coloración que el fósil pueda tener y aumenta el contraste al momento de realizar las fotografías; las cuales se tomaron usando una cámara Fujifilm modelo finepix s1000fd y se retocaron usando el programa Photoshop CS4.

Con la aplicación de Cloruro de Amonio se resaltaron estructuras del carapacho (Figura 7) y el plastrón (Figura 8). Esta técnica es valiosa para observar las suturas de las placas óseas y sus respectivos contactos con las placas costales ya que algunos de estos surcos y contactos son importantes por la información taxonómica que nos proporcionan. Estas fotografías fueron utilizadas para realizar los esquemas que fueron la base importante para la elaboración de la diagnosis. Los esquemas del carapacho (Figura 9) y plastrón (Figura 10) se realizaron con el programa Corel Draw X6. Durante la elaboración de los esquemas se pueden delimitar caracteres que facilitarán la determinación taxonómica de cada uno de los ejemplares de estudio.

Para la interpretación y elaboración de esquemas se debe tener en cuenta el grado de deformación, daño mecánico y alteraciones ambientales que sufrió el fósil hasta su colecta, de ahí que resulta importante conocer los elementos anatómicos de los cuales está constituido el carapacho y plastrón para no hacer interpretaciones equivocadas.

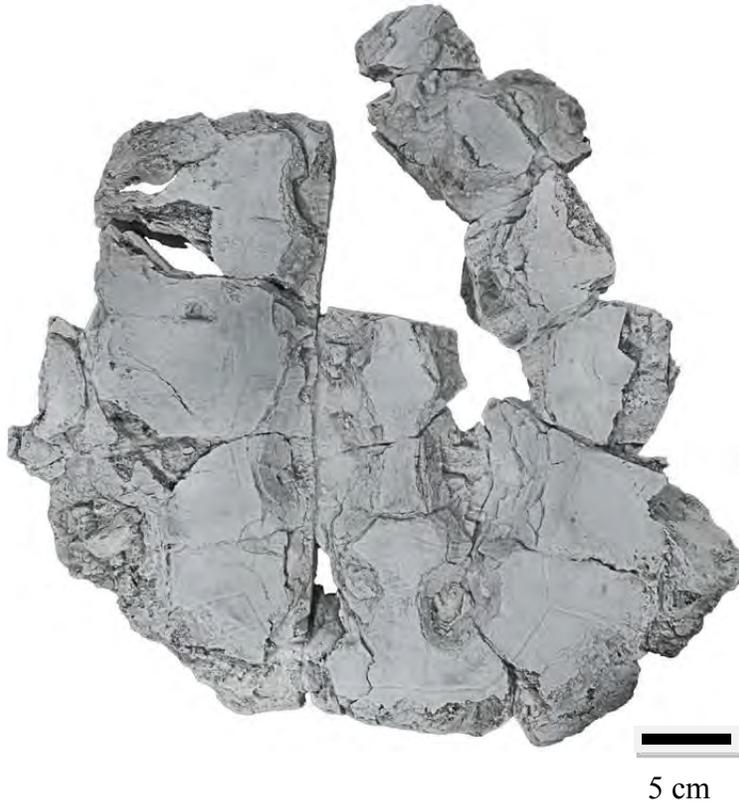


Figura 7: Fotografía del carapacho con Cloruro de Amonio.

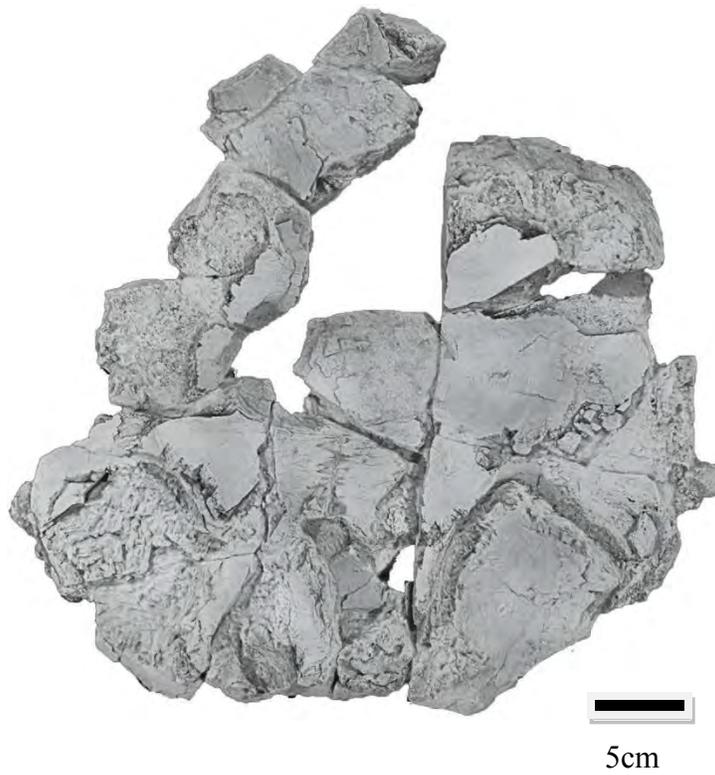


Figura 8: Fotografía del plastón con Cloruro de Amonio.

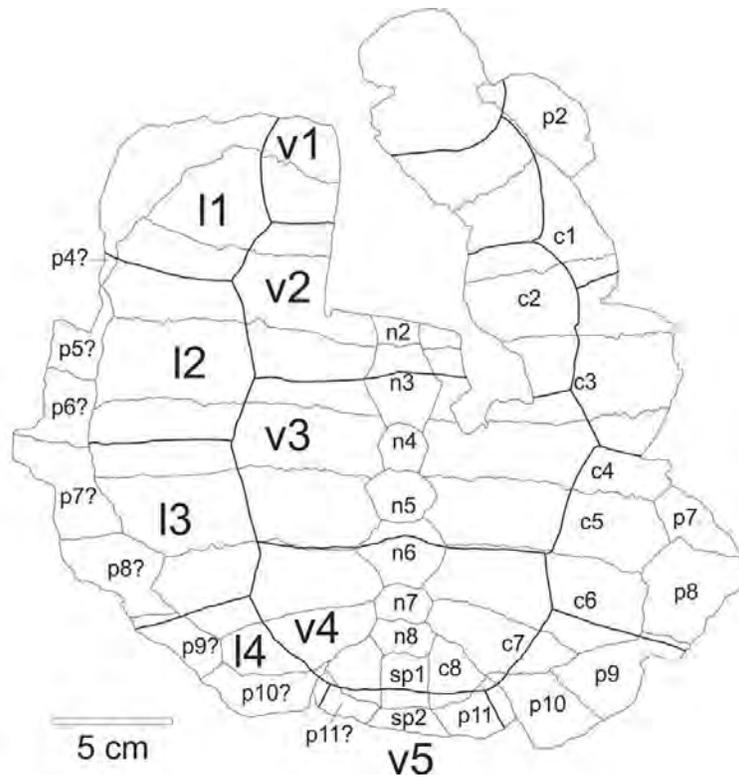


Figura 9: Esquema del carapacho donde se muestran las placas óseas y los escudos córneos.
 (n=neural, c=costal, sp=suprapigial, p=periféricas, v=vertebral, l=lateral)

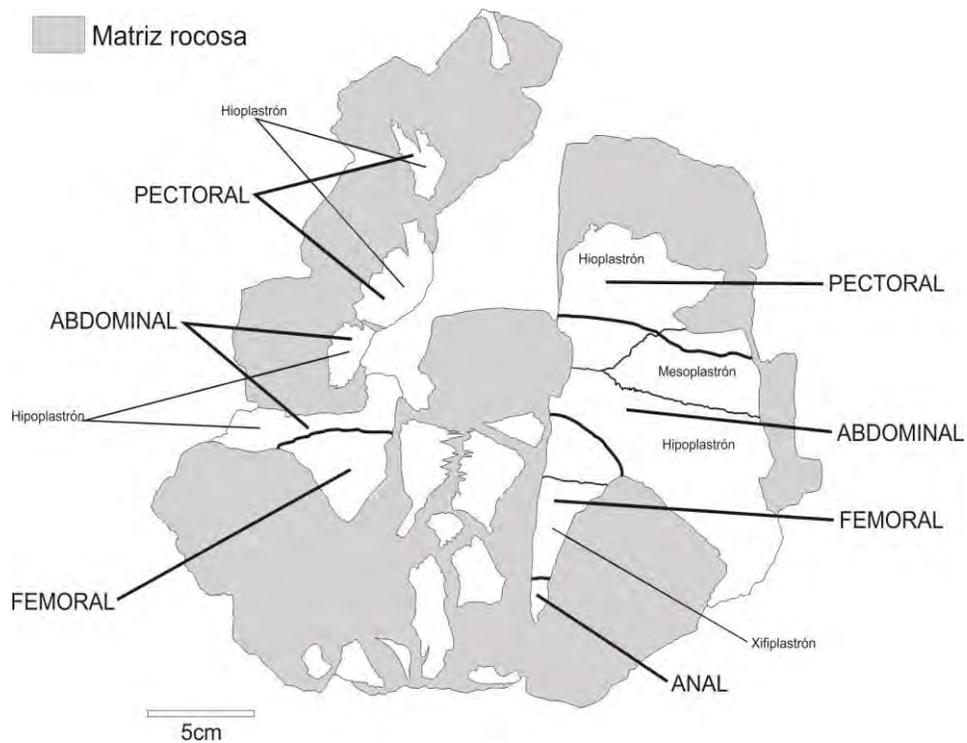


Figura 10: Esquema del plastrón donde se muestran las placas óseas y los escudos córneos.

RESULTADOS

En este capítulo se presenta la descripción detallada de la anatomía ósea y córnea conservada en los ejemplares de tortugas fósiles colectados en Llano Yosobé. A través de un ejercicio de anatomía comparada que incluye a estos fósiles y las especies nominales de la familia *Platychelidae*, se reúnen los argumentos que permiten sugerir que la identidad taxonómica de estas tortugas fósiles de Tlaxiaco corresponde a una especie nueva del género *Notoemys*.

Ejemplar JAO-267-A. Los elementos observados son fragmentos del carapacho y del plastrón; el material está mal conservado por lo que resulta complicado observar los surcos y suturas, ya que éstas se pueden confundir con fisuras o deformaciones que pudo haber tenido el material durante el proceso de fosilización. En algunos casos sí se observan las suturas y surcos pero no nos brindan información relevante con relación a la ubicación de cada fragmento (Figura 16 y 17).

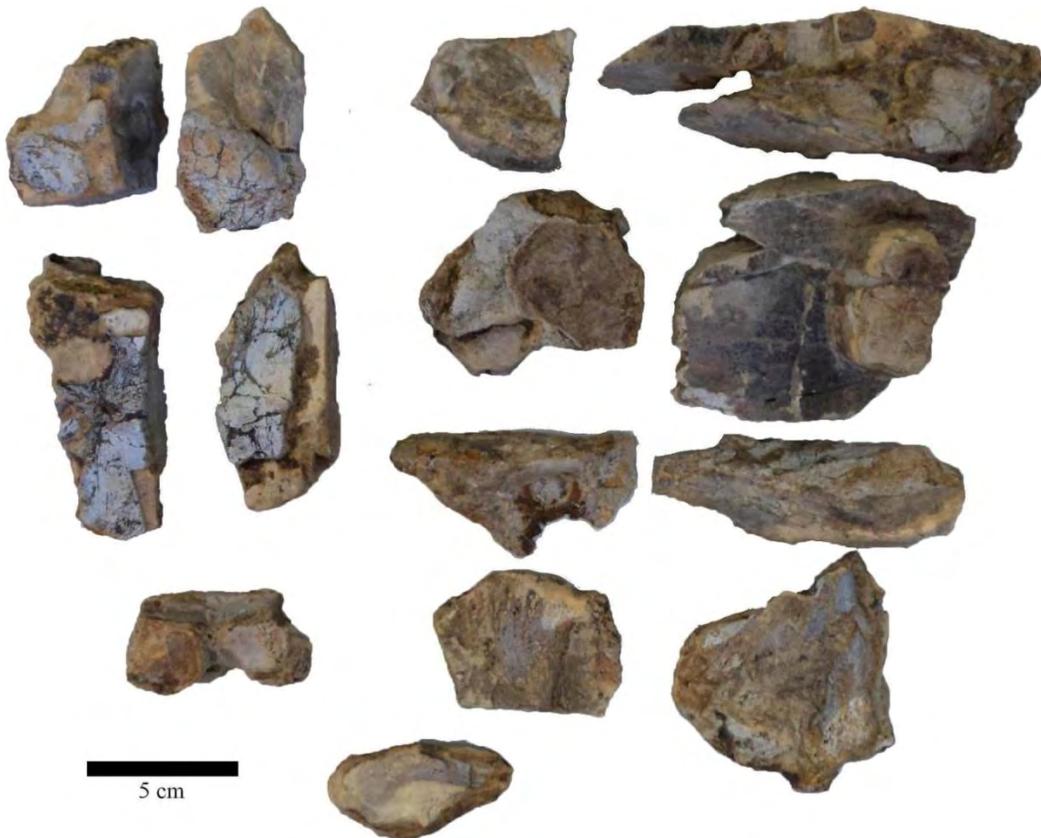


Figura 16: Elementos que componen el punto de colecta JAO 267-A

A pesar de que los fragmentos pertenecen a un solo organismo, el alto grado de alteración de las piezas únicamente permite conservarlos como elementos aislados, por lo que resulta complicado realizar asociaciones entre cada uno de los fragmentos, lo cual no permite una asignación taxonómica precisa dentro de la sistemática de las tortugas, ya que carece de los elementos anatómicos necesarios para su descripción.



Figura 17: Fragmentos correspondientes al plastrón.

En las figuras 18 y 20 se obtuvieron elementos axiales que corresponden al húmero y se observa la presencia de vértebras cervicales en las figura 19 y 20. Este mismo fragmento está asociado a otros elementos óseos sin determinar, además de fragmentos correspondientes a placas óseas del carapacho y el plastrón.

La figura 21 nos muestra dentro de la matriz rocosa la cintura escapular.



Figura 18: Húmero



Figura 19: Vértebra



Figura 20: Húmero y vertebra



Figura 21: Cintura escapular

En la Figura 22 se aprecia en la matriz rocosa la existencia del invertebrado *Idoceras sp*, que es un amonite característico del Jurásico Tardío y es de suma importancia que se encuentre asociado a los ejemplares colectados ya que nos confiere certeza de la temporalidad de los ejemplares.



Figura 22: *Idoceras sp*, se encuentra asociado a los ejemplares colectados.

Ejemplar JAO-276-B. Es un solo fragmento que contiene elementos del lado izquierdo del carapacho (Figura 23) y el plastrón (Figura 24). Los elementos correspondientes al carapacho son los escudos vertebrales 2 y 3 y los escudos laterales 1, 2 y 3, y con relación a las placas óseas estarían presentes fragmentos de las costales 2, 3, 4 y 5 (Figura 25). Con relación al plastrón, los elementos óseos presentes son el hipoplastrón y el xifiplastrón; además del surco formado por el escudo abdominal y femoral que son los que cubren a los elementos óseos que se han mencionado anteriormente (Figura 26).



10 cm

Figura 23: Fragmento de carapacho

Figura 24: Fragmento de plastrón

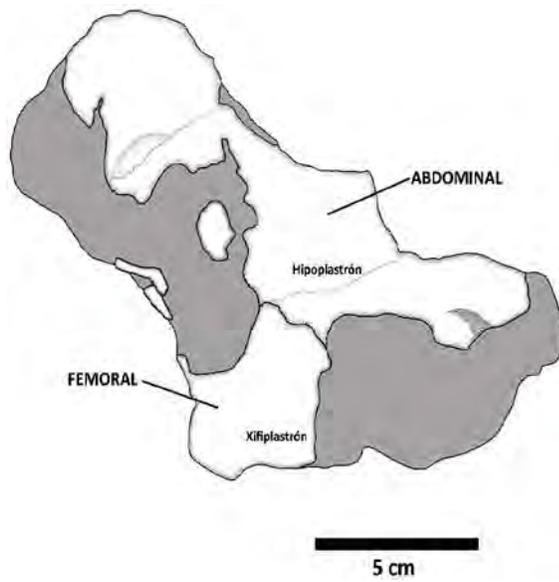
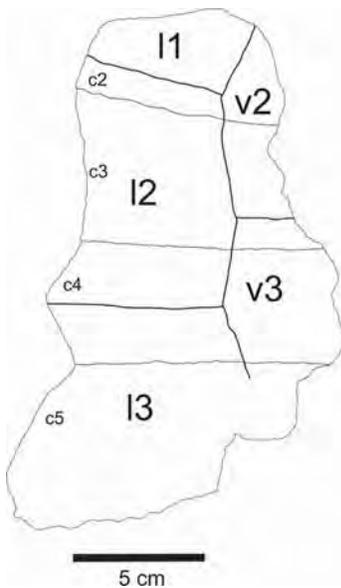


Figura 25: Elementos óseos y córneos del carapacho (c=costal, v=vertebral, l=lateral).

Figura 26: Elementos óseos y córneos del plastrón.

Ejemplar JBL 46. Se logró obtener el 80% del caparazón, resulta importante que durante su preparación se conservaran las suturas y surcos ya que con base a estos caracteres anatómicos se hará la determinación taxonómica. Se muestra una fotografía de cómo se aprecia el área del carapacho después de haberse terminado su preparación (Figura 27).

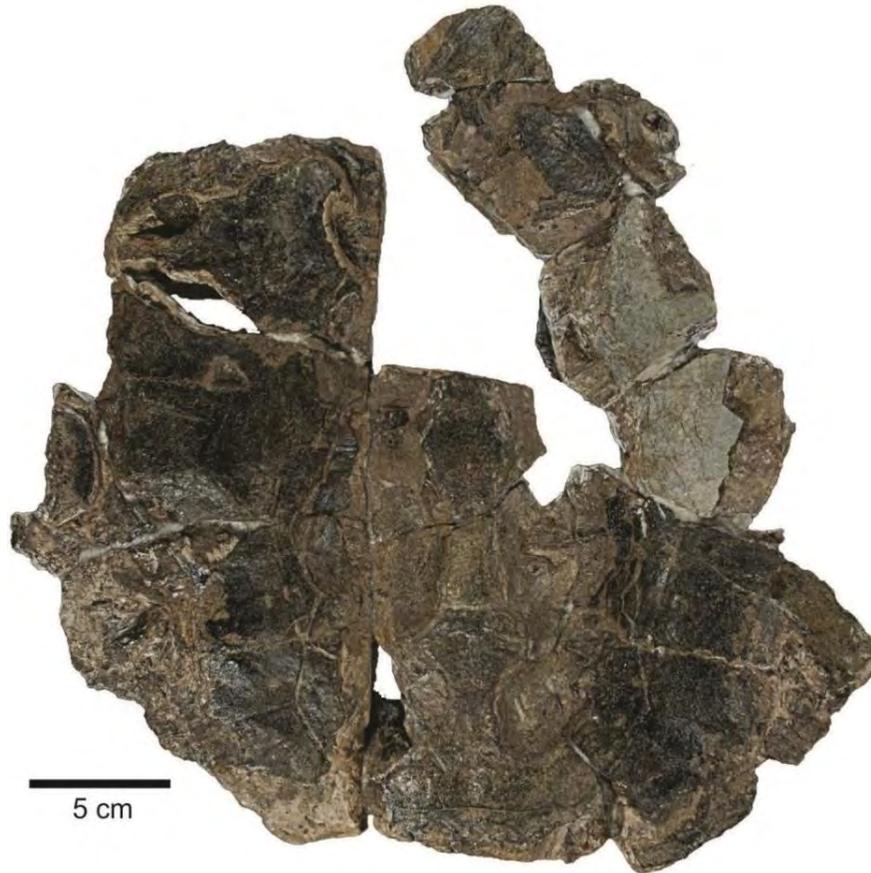


Figura 27: Fotografía del carapacho.

Los escudos córneos raramente se conservan debido a que es tejido que cubre el hueso del caparazón, pero dejan surcos que ayudan a determinar su forma y disposición tanto en el carapacho como en el plastrón, estos surcos pueden ser fácilmente identificados ya que dejan marcado un trazo grueso sobre las placas óseas. En este caso, en el carapacho es posible observar los surcos de los escudos córneos y las suturas de las placas óseas.

Los escudos córneos observados en el carapacho son los escudos córneos vertebrales y los escudos córneos laterales (Figura 28).

Se puede sugerir la posición de los escudos córneos marginales con ayuda de los contactos con los escudos laterales, pero lo fragmentado y escaso del material en esta área, dificultan asignarles una posición lo más correctamente posible y solo se podría inferir su posible disposición.

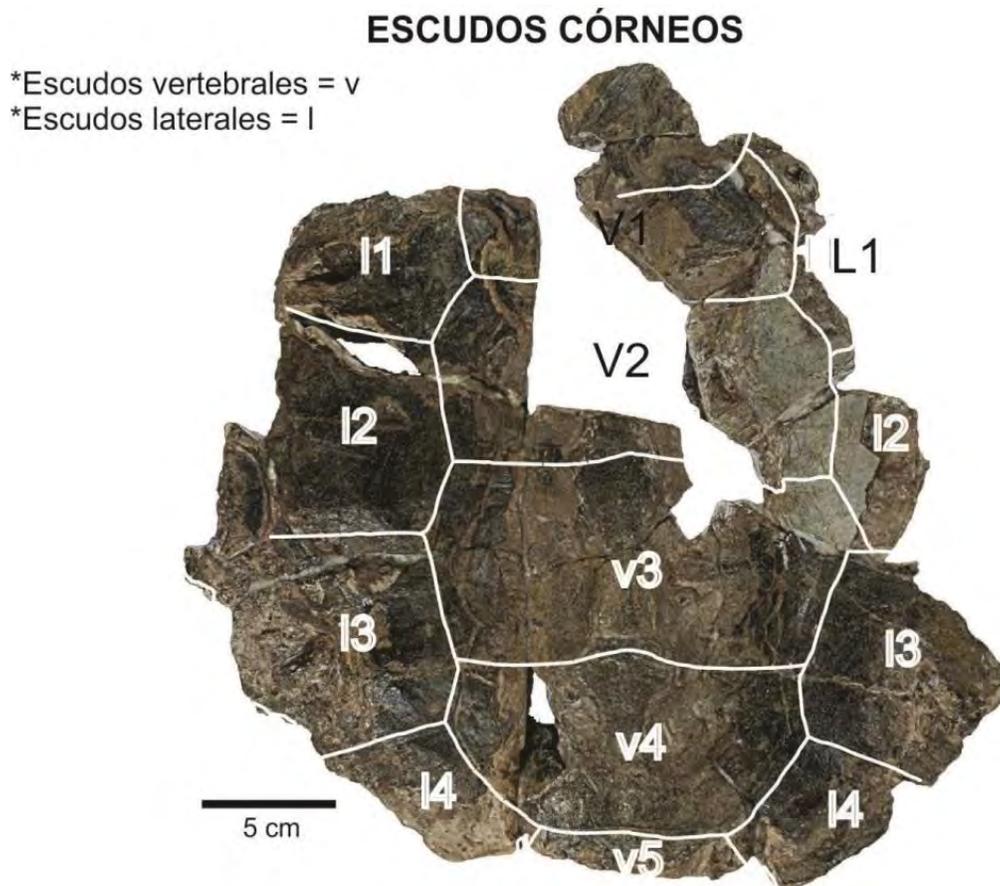


Figura 28: Fotografía donde se logran observar los escudos córneos del carapacho.
(v=vertebral, l=lateral)

En el carapacho también se conservan las suturas entre sus elementos óseos, aunque éstos resultan más complicados de observar, ya que dichas suturas son más finas y muchas veces pueden ser confundidas con fracturas.

Los elementos óseos que se han conservado son: las placas neurales, las placas suprapigiales, las placas costales y las placas periféricas (Figura 29).

PLACAS ÓSEAS

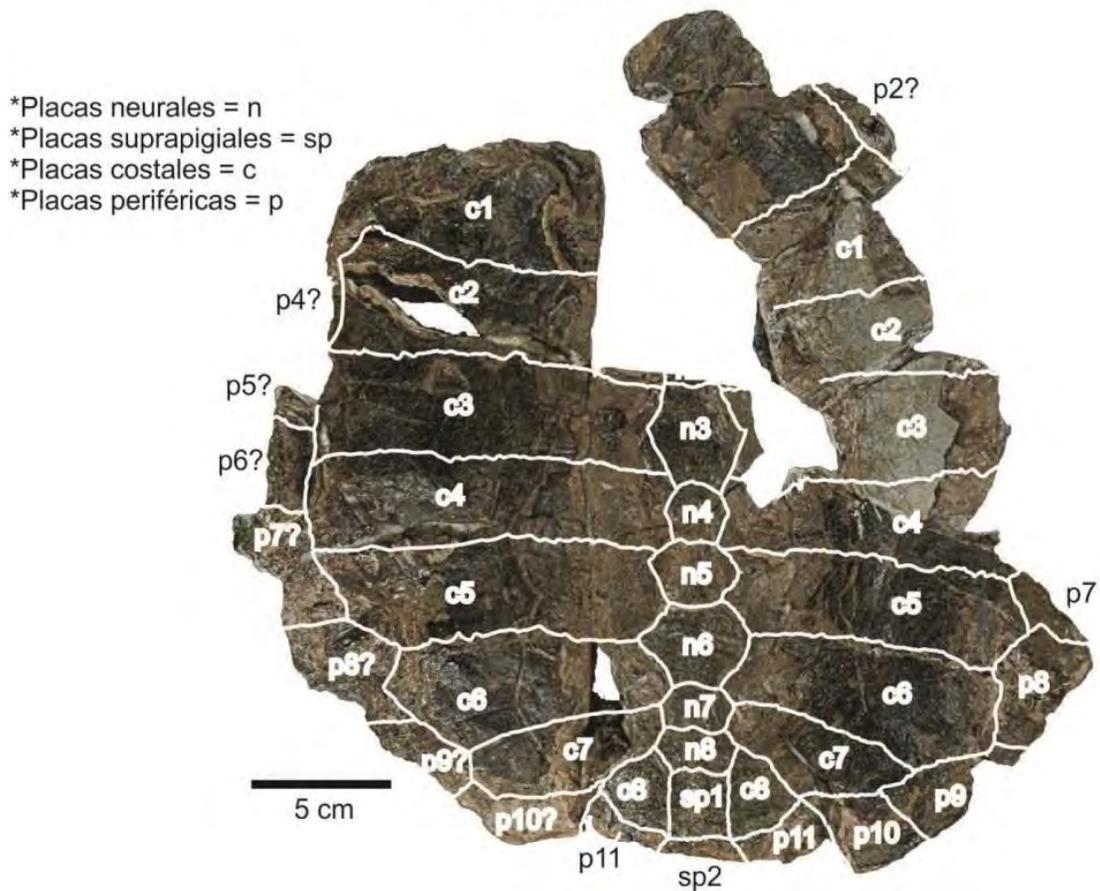


Figura 29: Fotografía donde se logran observar las placas óseas del carapacho.

Todavía dentro de la matriz rocosa se encuentran algunos elementos axiales los cuales se consideró adecuado no retirar debido a la fragilidad de los mismos, además que nos ayudan a determinar dónde es la zona anterior y posterior del ejemplar fósil, por lo que únicamente se procedió a exponerlos sin retirarlos.

Los elementos axiales que se encuentran en el área dorsal del ejemplar fósil son los siguientes:

- Costillas (Figura 30): se mantienen fragmentos de varias costillas las cuales se extienden hacia afuera a partir de la fusión con las placas neurales y se desplazan por debajo de las placas costales.

- Ulna (Figura 30): se conservó la ulna izquierda, pero la porción proximal y distal están dañadas. Es similar en proporción a la presentada en *Notoemys laticentralis* ya que el extremo proximal está más expandido, lo cual lo diferencia de los pleurodira.
- Cintura escapular (Figura 30): se conservó la escápula y el proceso acrómino el cual se extiende medialmente desde la escápula.
- Coracoides (Figura 30): se observa la fosa glenoidea, la cual forma parte de la articulación con el hombro y la escápula, además del extremo distal que se expande distalmente.
- Ilium (Figura 30): se conservó la parte proximal del ilium izquierdo, se observa la inserción por debajo de la octava costal, con un ligero desplazamiento lateral.

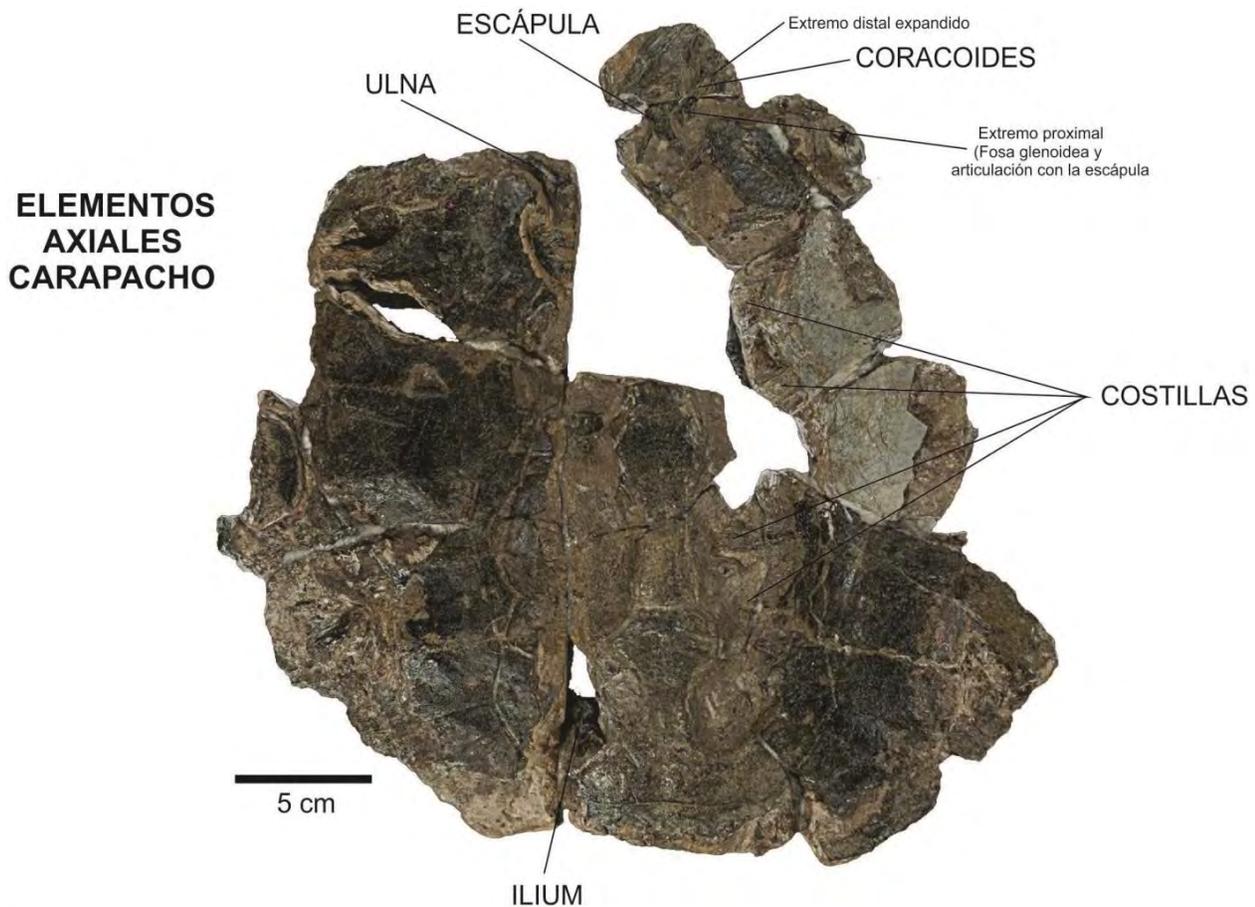


Figura 30: Fotografía donde se observan los elementos axiales (vista dorsal).

Ventralmente se observa el plastrón (Figura 31), esta área se encuentra más dañada y con poca continuidad entre los elementos que fueron restaurados, pero aun así podemos apreciar sus principales estructuras.

De manera general se observa que las dimensiones del plastrón con relación a la del carapacho son menores, lo cual también resulta de cierta forma un carácter que se debe tomar en cuenta al momento de su interpretación.

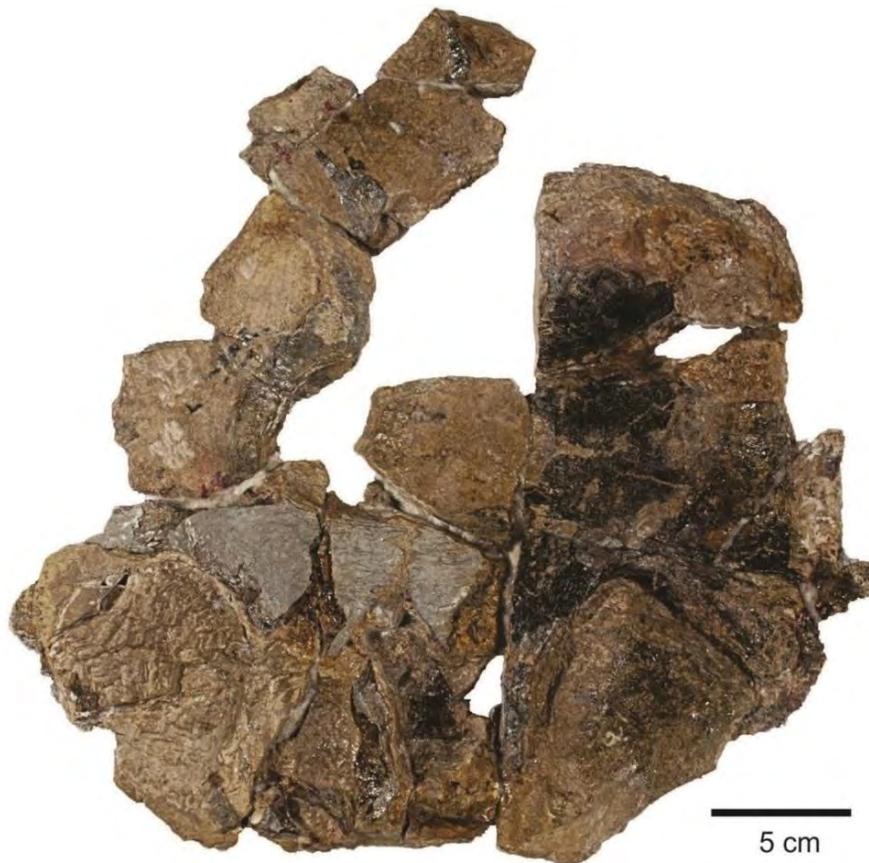


Figura 31: Fotografía del plastrón.

En el plastrón se logra observar los surcos dejados por el contacto entre los escudos córneos, pero éstos, a diferencia de los encontrados en el carapacho, se han conservado más sutilmente sobre la estructura ósea del plastrón. Los escudos córneos observados en el plastrón son: el escudo pectoral, el escudo abdominal, el escudo femoral y el escudo anal, ubicados al lado izquierdo del ejemplar(Figura 32).

En el plastrón se observan las suturas existentes entre cada elemento óseo, y a diferencia del carapacho, aquí resulta más evidente su ubicación. Los elementos óseos que se han conservado del lado izquierdo son el epiplastrón, el hioplastrón, el mesoplastrón, el hipoplastrón y el xifiplastrón (Figura 33). Del lado derecho se observa una serie de fragmentos óseos que por su ubicación pueden ser asignados a cualquiera de las anteriores placas óseas.

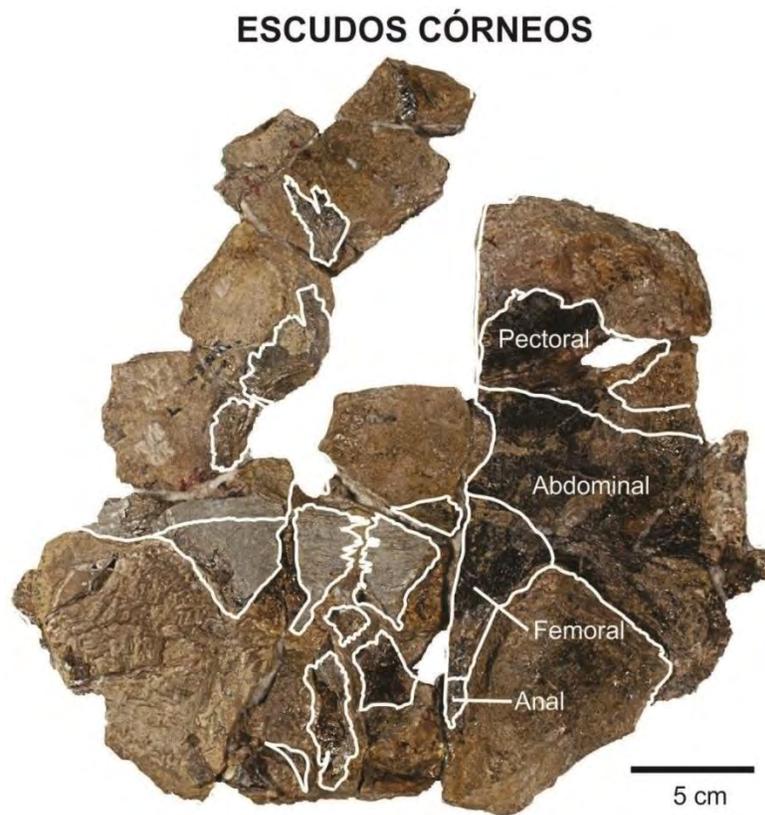


Figura 32: Escudos córneos del plastrón.

PLACAS ÓSEAS

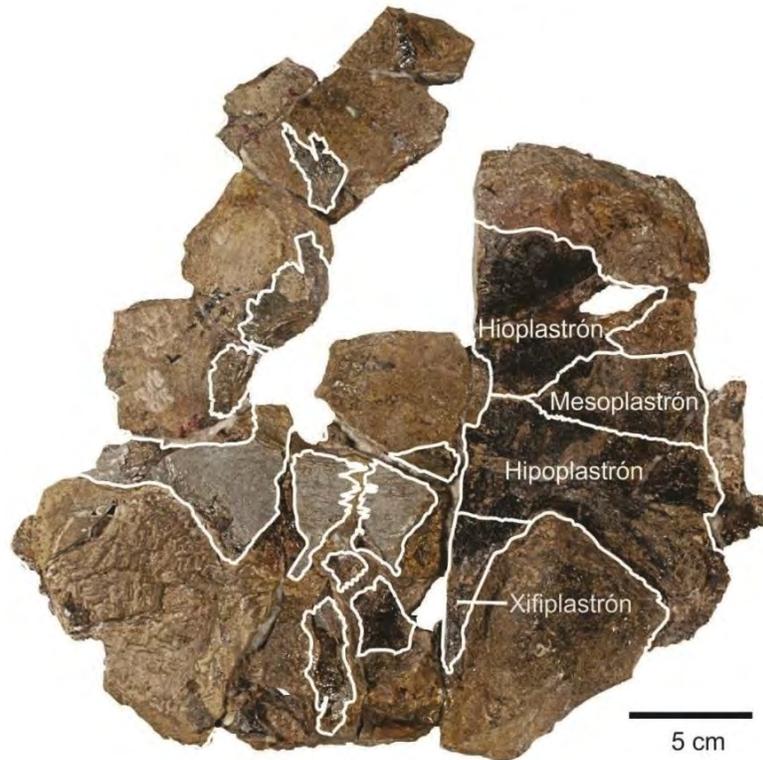


Figura 33: Placas óseas del plastrón.

Los elementos axiales que se observan dentro del área del plastrón son:

- Pubis (Figura 34): se observa dentro de la matriz rocosa la porción proximal en ambos elementos, los cuales son aplanados y con forma de abanico no se conservó el proceso epipúbico pero sí se observó el proceso lateral púbico.
- Ilium (Figura 34): se conservó fragmento del ilium derecho, se encuentra dañado en su sección proximal y distal y desplazado de su posición original.

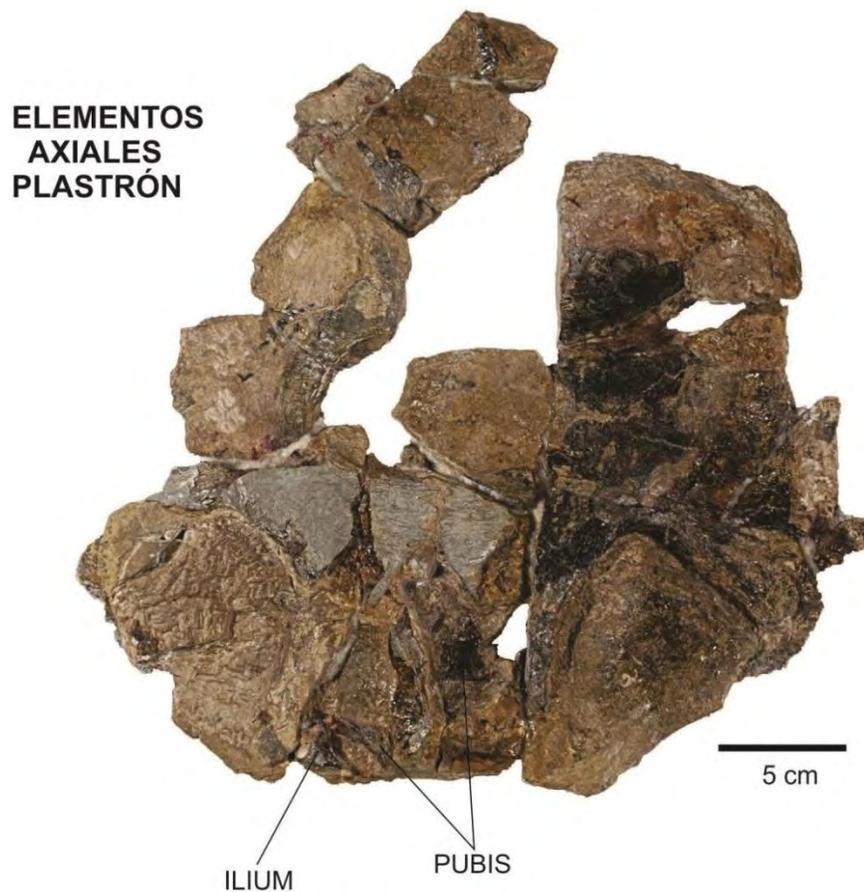


Figura 34: Elementos axiales del plastrón desde una perspectiva ventral.

Con los elementos que se han mencionado anteriormente se elaboró el estudio taxonómico de éste ejemplar, con el objetivo de identificar los caracteres diagnósticos que permitan ubicarlo en un taxón o apoyar la posibilidad de que éstas representen un nuevo taxón. Se cuenta con caracteres tanto en el carapacho como en el plastrón para ubicar a este fósil dentro de alguno de los dos subórdenes (Romer, 1956 y Gaffney, 1975).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Testudines Batsch 1788

Pleurodira Cope 1864

Platyhelyidae Bräm 1965

Notoemys Cattoi and Freiberg 1961

Especie tipo—*Notoemys laticentralis* Cattoi and Freiberg, 1961, colectada en Neuquén, Argentina.

Otras especies nominales válidas—*Notoemys zapatocaensis* Cadena y Gaffney, 2005, colectada en Colombia. *Notoemys oxfordiensis* Fuente and Iturralde-Vinent, 2001, colectada en Cuba.

Diagnosis—*Notoemys* 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 iliaca que está restringida a la costal 8.

Notoemys a sp. nov.

Material referido— JAO 267; corresponde a material fragmentado de dos ejemplares (JAO 267-A y JAO 267-B), los elementos que se observan son elementos aislados a fragmentos del caparazón. JBL 46, corresponde a un caparazón en donde se observan los elementos correspondientes al carapacho y el plastrón. Estos números de catálogo son informales y sólo hace referencia al sistema de control de localidades adoptado por el Dr. Jesús Alvarado Ortega y el Lic. Jair Barrientos Lara. Los números de catálogo definitivos que recibirán ambos ejemplares serán asignados cuando se depositen en la Colección Nacional de Paleontología y sean publicados como lo señala el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Ocurrencia geológica—Kimmeridgiano (155.m.a), formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México.

Nota taxonómica—De acuerdo con las normas establecidas en el artículo 7 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, se establece que para proponer nombres científicos de especies nuevas, éstos deberán aparecer en publicaciones formales que faciliten el acceso público permanente, tales como revistas científicas periódicas, series científicas y libros especializados. El presente trabajo no es una publicación científica y en consecuencia los fósiles aquí descritos, solo son nombrados informalmente con su número de campo asignado durante su colecta.

Descripción

El ejemplar JBL 46 al igual que otras tortugas fósiles son conocidos únicamente por la forma y estructura de su caparazón, para la elaboración de esta diagnosis se ha puesto atención a las características que se observan en el carapacho y plastrón y que se han considerado como diagnósticas. El trabajo realizado se basa en el análisis de características observadas en los clados Plesiochelyidae, Pleurosternidae y Platycheilyidae, los cuáles fueron grupos de tortugas que se distribuyeron tanto en Laurasia como Gondwana durante el Jurásico Tardío.

Carapacho

Los elementos óseos conservados del carapacho son: de la segunda a la octava placa neural, la suprapigial 1 y 2; los ocho pares de placas costales y fragmentos de placas periféricas. Los escudos córneos que se presentan son los vertebrales y los cuatro pares de laterales. En el caso de las placas óseas del plastrón, se conservaron del lado izquierdo del ejemplar el hioplastrón, mesoplastrón, hipoplastrón y el xifiplastrón. Los escudos córneos que se han conservado son el pectoral, abdominal, femoral y anal.

Se carece del área periférica del caparazón pero se puede estimar que su forma es posiblemente cordiforme; la parte anterior no está preservada por lo que no se puede determinar la forma; esta área en los distintos clados presenta variaciones que van desde relativamente cóncava, convexa o plana; y en los representantes de Platycheilyidae se observan variaciones en esta zona. La parte posterior también se encuentra dañada por lo que no se puede conocer la escotadura anal.

En el clado Platychelyidae la parte más ancha del caparazón se ubica alrededor del costal 4 y 5, en el ejemplar JBL 46 la parte más ancha se encuentra entre la sutura del costal 3 y 4, pero se tiene que considerar que el ejemplar no esté completo de esta área y que quizá también la parte más ancha sería como en los representantes del clado Platychelyidae.

No se logran apreciar bordes aserrados como en *Platychelys oberndorferi* y ningún otro tipo de ornamentación o protuberancias, ya que el caparazón de forma general se observa liso. La parte anterior-medial de cada escudo vertebral presenta una protuberancia o “cresta” la cual es diferente a la observada en *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis* y *P. etalloni*, semejante en forma a *P. oberndorferi* y *D. whitei*.

Placas óseas

Nucal. No se conservó.

Neurales. JBL-46 conservó de la segunda a la octava placa neural y su forma es de pentagonal a hexagonal. **Neural 1:** se desconoce forma y dimensiones por no conservarse esta parte. **Neural 2:** se conservó únicamente un fragmento de la parte posterior, cuyos márgenes divergen anteriormente. Se preservó el contacto lateral con la costal 2 y el contacto posterior con la neural 3. **Neural 3:** forma hexagonal, más larga que ancha, contacta anteriormente con la neural 2, posteriormente con la 4, su principal contacto lateral es con la costal 3, anterolateralmente tiene un corto contacto con la costal 2 y anteroposteriormente con la costal 4. **Neural 4:** forma pentagonal, más larga que ancha, sub-redondeada en su parte anterior y tiene contacto lateral únicamente con la costal 4. **Neural 5:** forma hexagonal, casi tan larga como ancha, anteriormente contacta a la neural 4 y posteriormente a la neural 5, tiene contacto lateral con las costales 4 y 5. **Neural 6:** forma hexagonal, más larga que ancha. Contacta anteriormente con la neural 5, sus contactos laterales son con las costales 5 y 6 y posteriormente con la neural 7. **Neural 7:** forma hexagonal, anteriormente contacta la neural 6 y posteriormente la neural 8, tiene contacto lateral con las costales 6 y 7. **Neural 8:** forma hexagonal, es más ancha que larga, anteriormente contacta a la neural 7 y posteriormente contacta con la suprapigal 1, tiene contacto lateral con las costales 7 y 8.

Suprapigial 1: forma rectangular, más larga que ancha, contacta postero-lateralmente la esquina de la periférica 11, además de contactar lateralmente la costal 8, en ningún otro representante del clado Platycheilyidae, se tiene este tipo de contacto ya que sólo hacen contacto con la costal 8. **Suprapigial 2:** sólo se conservó la parte anterior y una pequeña área a ambos lados, la cual hace contacto con la placa periférica 11.

Costales. Se han conservado los ocho costales en ambos lados del carapacho, la forma de las costales es hexagonal e irregular de forma general son más anchos que largos. Los contactos de las costales 1 con las placas neurales no se pueden determinar ya que no se preservó esta sección; las costales 2 hacen contacto lateral con la neural 2 y 3; las costales 3 únicamente tienen contacto con la neural 3; las costales 4 tienen contacto con las neurales 3, 4 y 5; las costales 5 tienen contacto con las neurales 5 y 6, las costales 6 tienen contacto con las neurales 6 y 7; las costales 7 tienen contacto con las neurales 7 y 8 y la costal 8 tiene contacto con la neural 8 y la suprapigial 1.

Periféricas. Esta sección de placas es la más dañada pero se han reconocido las periféricas 2 y de la 7 a 11 del lado derecho y de la 4 a la 11 del lado izquierdo. Del lado derecho, la periférica 2 tiene contacto con la costal 1; la periférica 7 tiene contacto con la costal 4 y 5; la periférica 8 tiene contacto con la costal 5 y 6; la periférica 9 tiene contacto con la costal 6 y 7; la periférica 10 únicamente hace contacto con la costal 7 y la periférica 11 tiene contacto con la costal 8 y la suprapigial 2. Del lado izquierdo, la ubicación de las placas periféricas se sugiere con relación a la matriz de roca existente y los contactos con las placas costales.

Tabla 2: Forma y contactos entre las placas óseas que forman parte del carapacho de la nueva especie de *Notoemys*, descrita en este trabajo (nc= nucal, n=neural, c=costal, sp=suprapigial, p=periférica).

Placa ósea	Forma	Anterior	Posterior	Lateral
Neural 1	¿?	nc	n2	¿?
Neural 2	hexagonal	n1	n3	c2
Neural 3	hexagonal	n2	n4	c2,c3 y c4
Neural 4	pentagonal	n3	n5	c4
Neural 5	hexagonal	n4	n6	c4 y c5
Neural 6	hexagonal	n5	n7	c5 y c6
Neural 7	hexagonal	n6	n8	c6 y c7
Neural 8	hexagonal	n7	sp1	c7 y c8
Suprapigial 1	rectangular	n8	sp2	c8 y p11
Costal 1	rectangular	¿?	c2	¿?
Costal 2	rectangular	c1	c3	n2 y n3
Costal 3	rectangular	c2	c4	n3
Costal 4	rectangular	c3	c5	n3, n4, n5 y p7
Costal 5	hexagonal	c4	c6	n5, n6, p7 y p8
Costal 6	hexagonal	c5	c7	n6, n7, p8 y p9
Costal 7	rectangular	c6	c8	n7, n8, p9 y p10
Costal 8	trapecio	c7	sp1	n8 y p11

Escudos córneos

Escudos vertebrales. Se puede observar en el dorso la presencia de los cinco escudos vertebrales y se puede mencionar que son más anchos que largos.

Vertebral 1: la parte anterior izquierda y de toda la sección medial no se ha preservado. En forma general este escudo presenta una estructura rectangular y es más ancho que largo. Presenta una leve curvatura en su zona lateral tanto del lado izquierdo y derecho. El escudo vertebral 1 cubre parcialmente a la costal 1 y al nucal. El surco entre el vertebral 1 y 2 está sobre la costal 1 y al parecer no cubre ninguna placa periférica y únicamente hace contacto lateralmente con el escudo lateral 1 y posteriormente al vertebral 2. **Vertebral 2:** se encuentra mejor conservada pero se carece de la parte anterior-medial y un segmento de la parte posterior derecha. Presenta una forma ligeramente hexagonal

siendo mucho más ancho que largo. El surco formado por el contacto entre el vertebral 2 y 3 está sobre la neural 3 y la costal 3. Este escudo cubre la neural 2 en su totalidad, la parte anterior del neural 3 y la gran mayoría de las placas costales 1, 2 y 3. Hace contacto en su parte anterior con el escudo vertebral 1 y posteriormente con el escudo vertebral 3; además de tener contacto lateral con las placas costales 1, 2 y 3. **Vertebral 3:** le falta un segmento de la parte anterior derecha, su forma es hexagonal y el escudo es mucho más ancho que largo. Se observa una “cresta” en la parte anterior medial. Cubre la placa neural 3 sólo posteriormente, las neurales 4 y 5 en su totalidad y sólo la parte anterior de la neural 6, además de cubrir parte de las costales 3, 4, 5 y 6. El surco formado entre el vertebral 3 y el 4 está sobre el neural 6. **Vertebral 4:** está completo y su forma es hexagonal, más ancho que largo. Nuevamente se observa una “cresta” en la parte antero-medial del escudo, el surco formado entre el vertebral 4 y 5 está sobre el suprapigial 1 y la costal 8. Cubre la parte posterior de la neural 6, en su totalidad las neurales 7 y 8 y la parte anterior del suprapigial 1; además de una parte de las costales 6, 7 y 8. Hace contacto anteriormente con el escudo vertebral 3, posteriormente con el escudo vertebral 5 y lateralmente con las costales 6, 7 y 8. **Vertebral 5:** de todos los escudos es el que se conserva en menor proporción ya que únicamente cuenta con la parte anterior. Debido a su preservación no se puede determinar la forma del mismo, podría ser heptagonal u octagonal. Cubre la parte posterior de la suprapigial 1 y las costales 8 y en su totalidad la suprapigial 2 y la periférica 11. Tiene contacto anterior con el escudo vertebral 4 y lateralmente con el escudo lateral 4.

Escudos laterales o pleurales. Los cuatro escudos laterales se observan tanto del lado derecho como del izquierdo del espécimen. Si se comparan con otros taxones del clado Platycheilyidae se puede considerar que los escudos laterales 1, 2 y 3 serían pentagonales y el 4 de forma rectangular. **Los escudos laterales 1** cubren parte de la placa costal 1 y 2 y el surco entre el escudo lateral 1 y 2 está sobre la costal 2; los laterales 2 cubren la parte posterior del costal 2, completamente el costal 3 y la parte anterior del costal 4 y el surco entre el escudo lateral 2 y 3 está sobre el costal 4; los laterales 3 cubren la parte posterior del costal 4, en su totalidad el costal 5 y la parte posterior del costal 6; el surco entre el escudo lateral 3 y 4 está sobre el costal 6; los laterales 4 cubren la parte posterior del costal 6, la zona lateral del costal 7 y prácticamente en su totalidad las placas periféricas 9 y 10 y una parte de la 11, el surco entre el escudo lateral 4 y el escudo vertebral 5 está sobre la placa periférica 11.

Escudo cervical y escudos marginales. No se pueden apreciar estos elementos.

Tabla 3: Forma y contactos existentes entre los escudos córneos que forman parte del carapacho de la nueva especie de *Notoemys*(c=costal, n=neural, sp=suprapigial, p=periférica, V=vertebral, L=lateral).

Escudo córneo	Forma	Cubre	Contacto anterior	Contacto posterior
V1	rectangular	c1	¿?	V2
V2	hexagonal	n2, n3, c1, c2 y c3	V1	V3
V3	hexagonal	n3, n4, n5, n6 c3, c4, c5, c6	V2	V4
V4	hexagonal	n6, n7, n8, sp1 c6, c7,c8	V3	V5
V5	¿?	sp1, sp2, c8 y p1 1	V4	¿?
L1	pentagonal	c1 y c2	¿?	L2
L2	pentagonal	c2, c3 y c4	L1	L3
L3	pentagonal	c4, c5, c6, p7, p8 y p9	L2	L4
L4	rectangular	c6, c7, p9, p10 y p1 1	L3	V5

Plastrón

La parte anterior del plastrón no se conservó por lo que no se puede determinar sus dimensiones, forma, o parecido anatómico con otros *Platycheilids*. De la parte posterior solo se ha conservado el lado izquierdo. El plastrón es de menor tamaño comparado con las dimensiones del carapacho.

Placas óseas

Entoplastrón y Epiplastrón. Se carece de esta área por lo cual no se puede conocer la forma y tamaño de este elemento óseo.

Hioplastrón. El grado de conservación de este elemento óseo es bajo, del lado izquierdo se aprecia que al hioplastrón le falta la parte anterior y lateral, la zona axilar presenta un ángulo mayor de lo apreciado en las dos especies anteriores sobre todo en la parte lateral derecha del axilar ya que es más amplia.

Mesoplastrón. Está casi completo del lado izquierdo, faltándole una parte del área anterior y lateral. Es de forma triangular y es más ancho que largo y no hace contacto con su contraparte en la línea media. La distancia existente entre el ángulo menor y su contacto con la zona medial del ejemplar es más corta, además esta placa ósea es de mayor tamaño. Los contactos que conserva son los siguientes; en la parte anterior con el hioplastrón y en la posterior con el hipoplastrón.

Hipoplastrón. Mejor conservado del lado izquierdo pero le falta una parte de la zona lateral. El área inguinal es singular ya que es más amplia (abierta) y pronunciada con relación al borde lateral derecho del xifiplastrón. La apertura del área inguinal es más grande. Los contactos que conserva son los siguientes; en la parte anterior con el mesoplastrón y en la zona posterior izquierda con el xifiplastrón.

Xifiplastrón. Se conservó parte del lado izquierdo y se carece de los elementos necesarios para determinar si poseía una escotadura anal. Todos los eupleurodiros tienen bien desarrollada la escotadura anal pero es variable en tamaño, forma y profundidad en cada clado. La sutura formada entre el hipoplastrón y el xifiplastrón está cercana a la bahía que se forma en la parte posterior derecha del hipoplastrón o área inguinal. En la parte anterior hace contacto con el hipoplastrón; su parte posterior no se conservó adecuadamente por lo que no podemos saber la forma de la muesca anal.

Fontanelas. Se puede observar la posible presencia de una fontanela central ubicada entre la parte posterior del hioplastrón y la parte anterior del hipoplastrón, sin tener contacto alguno con el mesoplastrón ya que este no hace contacto con la línea media (Figura 36).

P. oberndorferi presenta dos fontanelas una entre el hioplastrón y el hipoplastrón y la otra entre el hipoplastrón y el xifiplastrón. *Notoemys oxfordiensis* presenta una sola fontanela entre el hioplastrón y el hipoplastrón. Por otro lado *N. laticentralis* y *N. zapatoensis* tienen una sola fontanela larga que va desde el hioplastrón hasta el xifiplastrón (Figura 37).

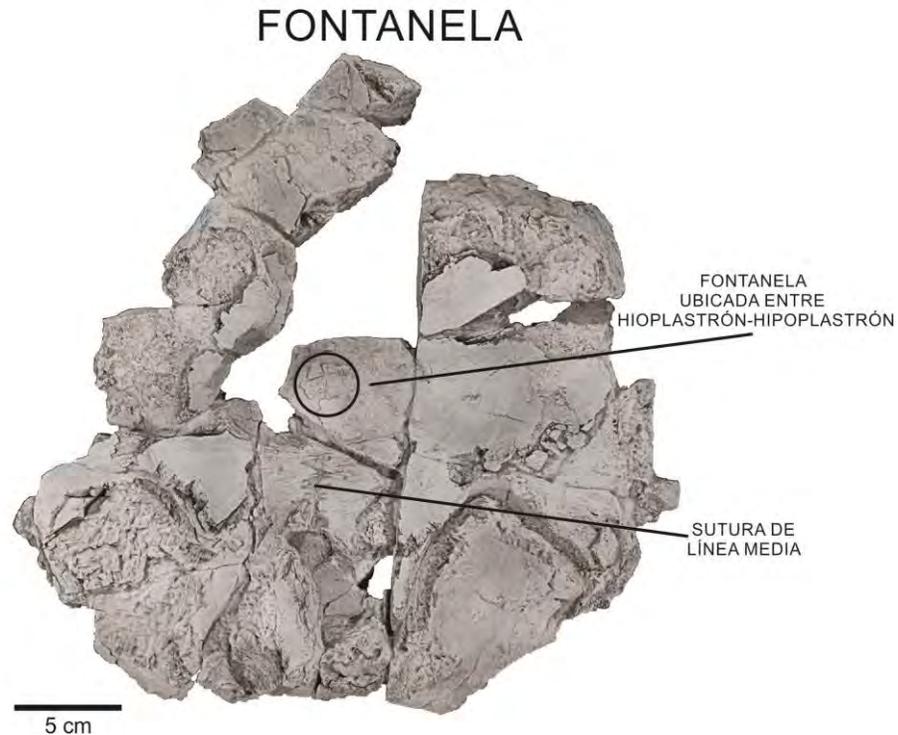


Figura 35: Estructura del plastrón donde se señalan la posible ubicación de la fontanela.

Escudos córneos

El intergular, los gulares y humerales no se conservaron.

Pectoral. Del lado izquierdo se observa más completo, faltándole un segmento de la parte anterior y lateral. El surco formado entre el escudo pectoral y el escudo abdominal es ligeramente cóncavo anteriormente. Dicho surco se ubica sobre la parte anterior del mesoplastrón. Este escudo cubre en su gran mayoría al hioplastrón y la parte muy anterior del mesoplastrón; tiene contacto con el escudo abdominal en su parte posterior.

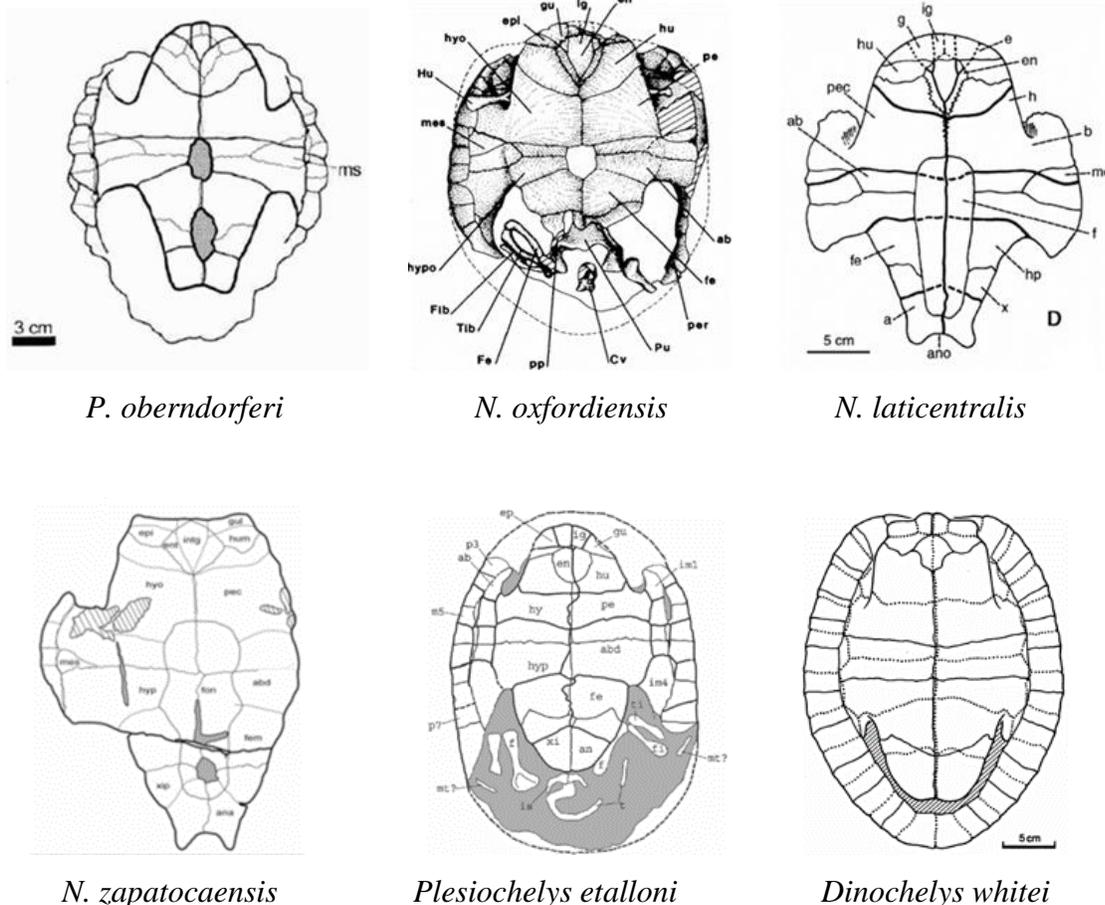
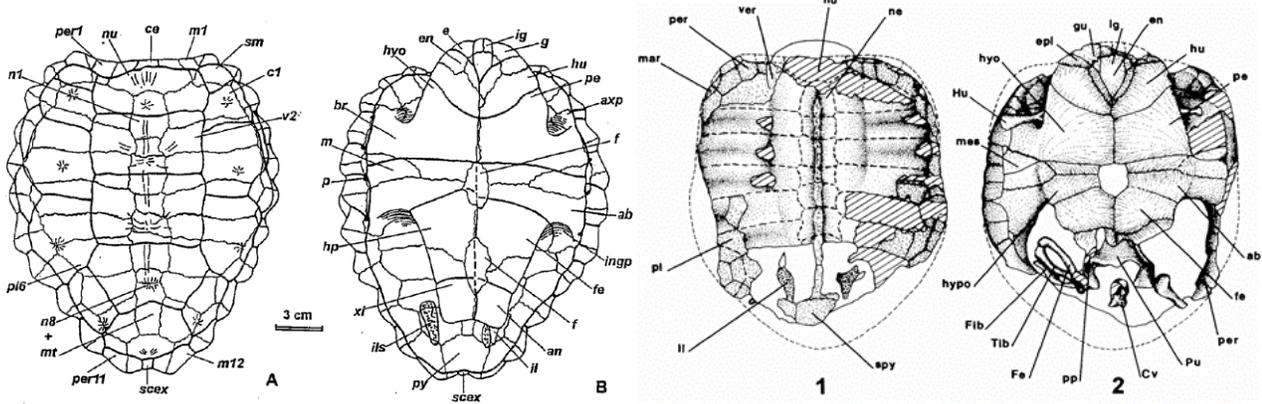


Figura 36: Se observa la diferencia en forma, tamaño, disposición y número de fontanelas presentes en *P. oberndorferi*, *N. oxfordiensis*, *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis*, *P. etalloni* y *D. whitei*.

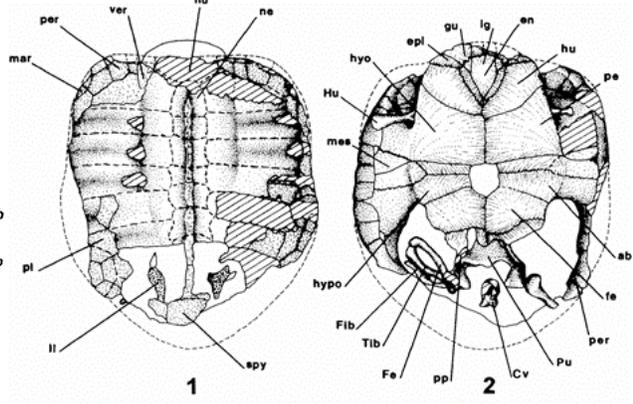
Abdominal. El surco formado entre el escudo abdominal y femoral se ubica en la parte media de la bahía que se forma en la parte posterior del hipoplastrón muy cerca de la sutura entre este mismo elemento y el xifiplastrón. Este escudo cubre prácticamente todo el mesoplastrón con excepción de su zona anterior y también casi todo el hipoplastrón faltándole cubrir una porción del área posterior. Tiene contacto en su zona anterior con el escudo pectoral y posteriormente con el escudo femoral.

Femoral. La sutura formada entre el hypoplastrón y el xifiplastrón se ubica cercana a la parte anterior de la sutura entre la placa abdominal y femoral. Cubre la zona anterior del hipoplastrón y la mayor parte del xifiplastrón, faltándole una porción de la zona más distal. Tiene contacto en su zona anterior con el escudo abdominal y con la posterior con el escudo anal.

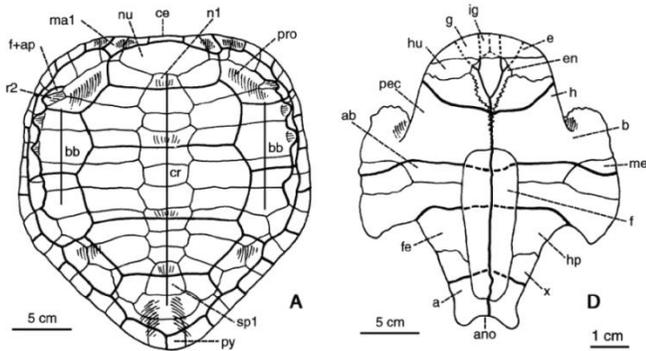
Anal. La zona posterior del está dañada y se desconoce si tenía forma lobular en su parte más distal. Cubre la parte más distal del xifiplastrón y hace contacto en su zona posterior con el escudo femoral. Se observa que el ejemplar fósil de México tiene una mayor afinidad en sus características del caparazón con los integrantes del clado Platyhelyidae (Figura 37 y Tabla 4).



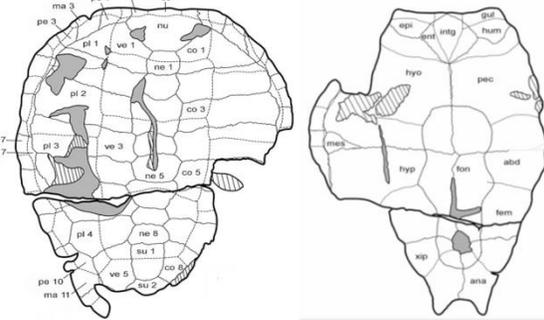
Platyhelys oberndorferi



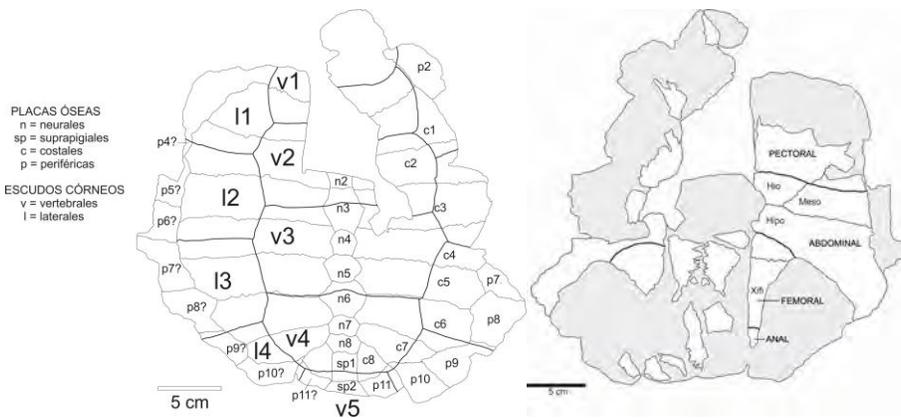
Notoemys oxfordensis



Notoemys laticentralis



Notoemys zapatoacaensis



JBL 46

Figura 37: Carapachos y plastrones de ejemplares del clado Platyhelyidae.

Tabla 4: Comparación del caparazón entre los ejemplares del clado Platycheilyidae y el ejemplar de Tlaxiaco, México. (Modificado de De la Fuente, M. y Iturralde-Vinent, M., 2001 y Cadena-Rueda, E. A. y Gaffney, E., 2005). En amarillo se muestra los caracteres compartidos con ejemplares de Platycheilyidae y en azul los caracteres únicos en el ejemplar de México.

Estructura	<i>P. oberndorferi</i>	<i>N. oxfordiensis</i>	<i>N. laticentralis</i>	<i>N. zapatoacaensis</i>	Ejemplar Tlaxiaco
Forma del caparazón	suboval	subcuadrangular	cordiforme	cordiforme	cordiforme
Protuberancias periféricas	si	no	no	no	¿?
Ornamentaciones en caparazón	si	no	no	no	no
Supramarginales	si	no	no	no	no
Nucal	hexagonal	¿?	hexagonal	hexagonal	¿?
Neural 1	rectangular	trapezio	trapezio	hexagonal	¿?
Neural 2	rectangular	cuadrada	rectangular	irregular	hexagonal
Neural 3	rectangular	rectangular	octagonal	octagonal	hexagonal
Neural 4	rectangular	rectangular	rectangular	rectangular	pentagonal
Neural 5	rectangular	hexagonal	hexagonal	hexagonal	hexagonal
Neural 6	octagonal	Irregular	rectangular	irregular	hexagonal
Neural 7	hexagonal	¿?	hexagonal	hexagonal	hexagonal
Neural 8	hexagonal	¿?	hexagonal	irregular	hexagonal
Suprapigial 1	rectangular	¿?	trapezio	rectangular	rectangular
Costal 1-2	rectangular	rectangular	rectangular	rectangular	rectangular
Costal 3-4	hexagonal	rectangular	rectangular	rectangular	rectangular
Costal 5	rectangular	rectangular	hexagonal	rectangular	hexagonal
Costal 6	rectangular	rectangular	hexagonal	irregular	hexagonal
Costal 7	hexagonal	¿?	hexagonal	hexagonal	rectangular
Costal 8	trapezio	¿?	triangular	irregular	trapezio
Vertebral 1	hexagonal	¿?	trapezio	rectangular	rectangular
Vertebral 2-3	rectangular	¿?	hexagonal	rectangular	hexagonal
Vertebral 4	hexagonal	¿?	hexagonal	hexagonal	hexagonal
Vertebral 5	octagonal	¿?	heptagonal	heptagonal	¿?
Escudo cervical	estrecho	¿?	amplio	amplio	¿?
Neurales más anchas que largas	no	si	si	si	si
Costal 1 contacta periférica 3	si	si	si	no	si
Costal 5 contacta neural 6	si	si	si	si	si
Neural 6 más ancha que larga	no	¿?	si	si	si
Neural 6 se estrecha posteriormente	no	¿?	no	si	no
Surco escudo vertebral 3 y 4 sobre neural 6	si	¿?	si	si	si
Número de fontanelas en el plastrón	2	1	1	1	1
Forma de la escotadura anal	V	V	U	U	¿?
Carapacho largo conservado	20cm	25cm	23cm	20/22cm	32cm
Carapacho largo estimado	20cm	25cm	24cm	21/24cm	35
Carapacho ancho conservado	17cm	23cm	20cm	18/20cm	27cm
Carapacho ancho estimado	17cm	23cm	21cm	18/20cm	30
Plastrón largo conservado	17cm	20cm	24cm	18/19cm	19cm
Plastrón largo estimado	17cm	22cm	24cm	18/19cm	25
Plastrón ancho conservado	13cm	20cm	22cm	15/14cm	25cm
Plastrón ancho estimado	13cm	20cm	22cm	16/16cm	26
Edad	Kimmeridgiano Tithoniano	Oxfordiano	Tithoniano	Valanginiano	Kimmeridgiano
Localidad	Europa	Cuba	Argentina	Colombia	México

El ejemplar de México comparte las siguientes características con el clado Platychelyidae: una serie completa de ocho placas neurales de distinto tamaño con dos suprapigiales, mesoplastrón más ancho que largo sin tener contacto con la línea media y la presencia de una fontanela entre el hioplastrón-hipoplastrón. Además comparte también las siguientes características con el género *Notoemys*, las cuales son: un caparazón liso (ausencia de protuberancias), relativamente plano, de forma cordiforme, neurales anchas y suprapigial 1 largo.

Resultado de este estudio se obtuvo la siguiente combinación de caracteres que comparte con uno o varios representantes del clado Platychelyidae:

- 1- el escudo vertebral 4 en *N. zapatocaensis* y el ejemplar de México cubre la mitad anterior de la placa periférica 11 y cubre anteriormente la placa periférica 10, en *Platychelys oberndorferi* y *N. laticentralis* cubre la parte anterior de la placa periférica 11 sin cubrir la placa ósea 10.
- 2- la placa neural 5 es irregular en *P. oberndorferi*, rectangular en *N. zapatocaensis* y hexagonal *N. oxfordiensis*, *N. laticentralis* y el ejemplar de México.
- 3- los escudos vertebrales son hexagonales en el ejemplar de México y en *N. laticentralis*, en *P. oberndorferi* y *N. zapatocaensis* son rectangulares y más anchos que largos.

El ejemplar de México es relativamente más largo y ancho que otros representantes del clado Platychelyidae, además este nuevo taxón muestra la combinación única de las siguientes autapomorfias, que lo diferencian de los demás representantes de Platychelyidae (Figura 38):

- 1- en los escudos vertebrales 3 y 4 en la parte anterior – medial de cada escudo vertebral se presenta una protuberancia o “cresta”, la cual es diferente en *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis*, y *P. oberndorferi*.
- 2- la placa neural 3 es ligeramente octagonal en *N. laticentralis* y *N. zapatocaensis* y contacta las costales 2-4, en cambio en *P. oberndorferi* y *N. oxfordiensis* su forma asemeja un rectángulo haciendo contacto con las costales 2 y 3, en el ejemplar de México su forma es hexagonal.

- 3- la placa neural 4 en *P. oberndorferi*, *N. laticentralis*, *N. zapatocaensis* y *N. oxfordiensis* tiene forma rectangular, en el ejemplar de México es pentagonal.
- 4- la placa neural 6 en el ejemplar de México es hexagonal, en *P. oberndorferi* es octagonal, en *N. laticentralis* es rectangular, en *N. zapatocaensis* y *N. oxfordiensis* es irregular.
- 5- El suprapigial 1 contacta postero-lateralmente la esquina de la periférica 11, además de contactar lateralmente la costal 8, en ningún otro representante del clado Platycheilyidae, se tiene este tipo de contacto, en los representantes del clado Platycheilyidae sólo se contacta la costal 8.
- 6- la placa periférica 10 hace contacto únicamente con la costal 7, en el clado Platycheilyidae además también se tiene contacto con la costal 8.
- 7- el surco formado posteriormente entre el escudo pleural 4 y el escudo vertebral 5 ésta sobre la placa periférica 11 y en el clado Platycheilyidae está sobre la placa costal 8.
- 8- mesoplastrón más ancho en el ejemplar de México lo cual conlleva a tener un mesoplastrón proporcionalmente más grande que en los representantes del clado Platycheilyidae, además de que la distancia existente entre el ángulo menor y su contacto con la zona medial del ejemplar es más corta.

De esta forma se considera al ejemplar de México como un nuevo integrante dentro del clado Platycheilyidae, asignándole el género *Notoemys* debido a los caracteres que comparte con uno o varios integrantes de este clado, sin embargo, presenta una combinación única de autapomorfias que lo hacen único, además de que sería el ejemplar de mayor tamaño descrito para el clado Platycheilyidae.

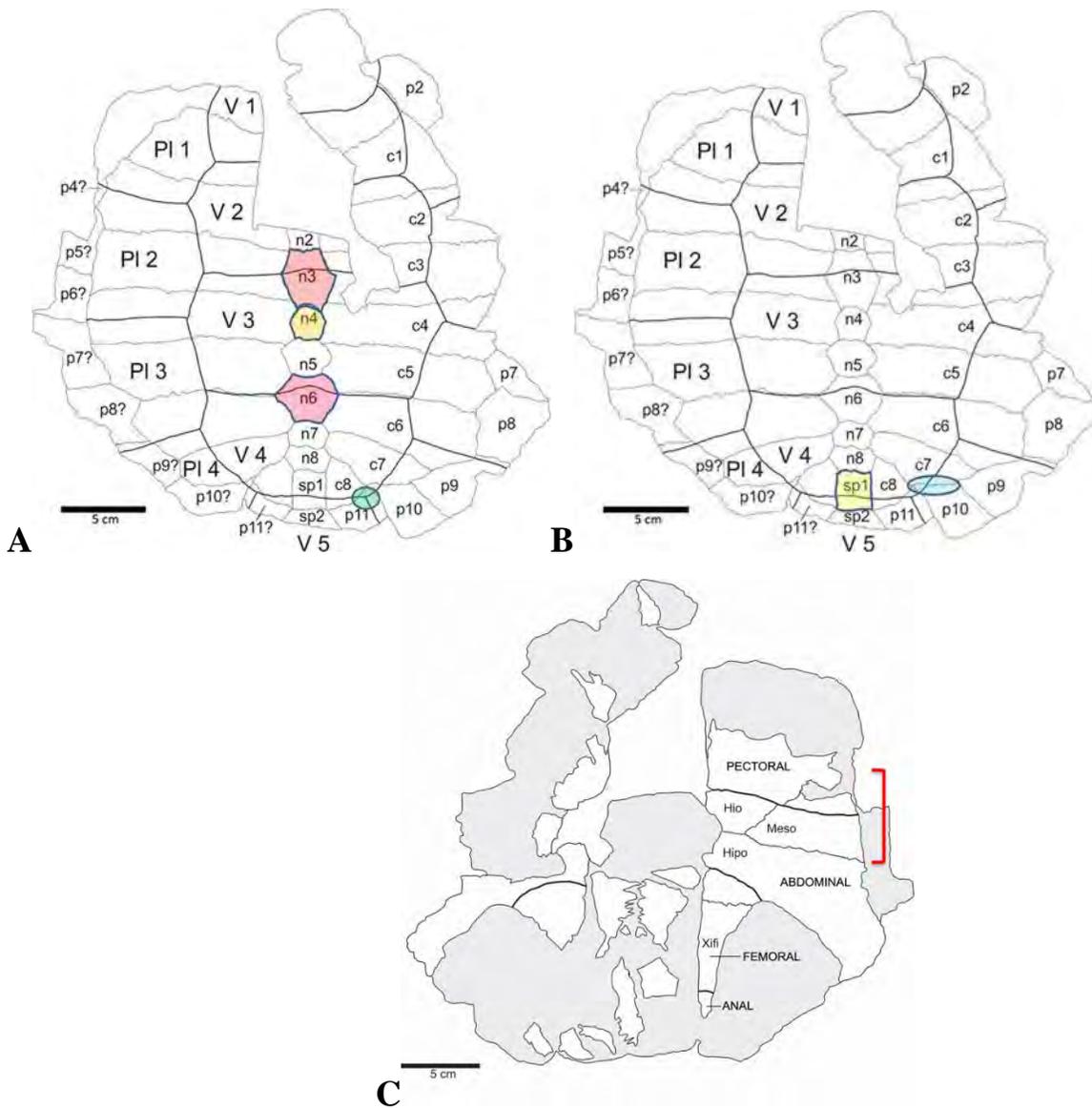


Figura 38: Autapomorfias observadas en el ejemplar JBL 46.

A: Se observa la diferente forma en las placas neurales 3 (Hexagonal), 4 (Pentagonal) y 6 (Hexagonal); además el surco formado posteriormente entre el escudo pleural 4 y el escudo vertebral 5 ésta sobre la placa periférica 11.

B: Se observa que el suprapigial 1 contacta postero-lateralmente la esquina de la periférica 11, además de contactar lateralmente la costal 8; además de que la placa periférica 10 hace contacto únicamente con la costal 7.

C: Se observa un mesoplastrón más ancho, lo cual conlleva a tener un mesoplastrón proporcionalmente más grande, además de que la distancia existente entre el ángulo menor y su contacto con la zona medial del ejemplar es más corta.

DISCUSIÓN

PLATYCHELYIDAE

Los miembros de la Familia Platychelyidae se han obtenido de secuencias estratigráficas marinas o de litoral, con abundantes invertebrados y reptiles marinos (Bräm 1965; Fernández and de la Fuente 1994; de la Fuente and Iturrealde-Vinent 2001; Cadena & Gaffney 2005). Estos ejemplares fósiles son conocidos por sus caparazones por lo que es evidente que no fueron sometidos a un transporte considerable después de su muerte. Otra particularidad de Platychelyidae es lo bien osificado de sus caparazones, pero con la presencia de fontanelas centrales en el plastrón en contraste con la mayoría de las tortugas marinas que muestran una reducción en la osificación del caparazón y el plastrón (Brand et al. 2003).

La preservación de extremidades en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* nos 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 & Gauthier 2004). En estudios realizados con ejemplares completos de *P. oberndorferi* se ha logrado observar modificaciones moderadas para ambientes marinos (Scheyer 2009), lo que las hacía dependientes de aguas poco profundas para alimentarse (Rütimeyer, 1873).

La evidencia tafonómica, paleoambiental y morfológica nos permite afirmar que Platychelyidae eran habitantes de aguas poco profundas con una cierta tolerancia o preferencia por las aguas salobres sobre las aguas saladas. Sin embargo, incluso aquellas que prefieren hábitats marinos eran 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.

En este trabajo se realizó la determinación taxonómica de tortugas fósiles del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) colectadas en Llano Yosobé cerca de la ciudad de Tlaxiaco, Oaxaca. El material referido en un ejemplar casi completo del caparazón que corresponde a JBL 46 que ha sido identificado como una nueva especie dentro de la familia Platychelyidae. Los otros dos ejemplares corresponden a

elementos aislados de JAO 267-A y JAO 267-B, y que por la forma y disposición de los elementos óseos y córneos del caparazón se pueden asignar a la misma especie a la cual se asignó a JBL 46.

El ejemplar de Tlaxiaco pertenece sin duda a la familia Platycheilyidae, como resultado de las evidencias presentadas en la descripción taxonómica, por lo que ha sido incluido dentro del género *Notoemys* debido a los caracteres que comparte con lo demás representantes de este género. Los ejemplares fósiles de Llano Yosobé se proponen como una nueva especie debido a la serie de autapomorfias que hacen único a este organismo y que ayudan a diferenciarlo de los demás representantes del género *Notoemys*.

Las tortugas fósiles que se describe en este trabajo son importante debido a que se amplía la distribución de los Testudines a lo largo del corredor hispánico y en especial de la familia Platycheilyidae (Figura 39), ya que durante el Jurásico Tardío el corredor hispánico se vio sometido a un importante intercambio faunístico entre el Mar de Tethys y el Paleo-Pacífico. Además, estos nuevos ejemplares le dan soporte a la teoría de que la familia Platycheilyidae tiene su origen en América del Norte y que a partir de esta área se distribuyó a Europa y América del Sur. También se puede mencionar que al parecer el origen de esta familia pudo haber ocurrido durante el Jurásico Medio en América.

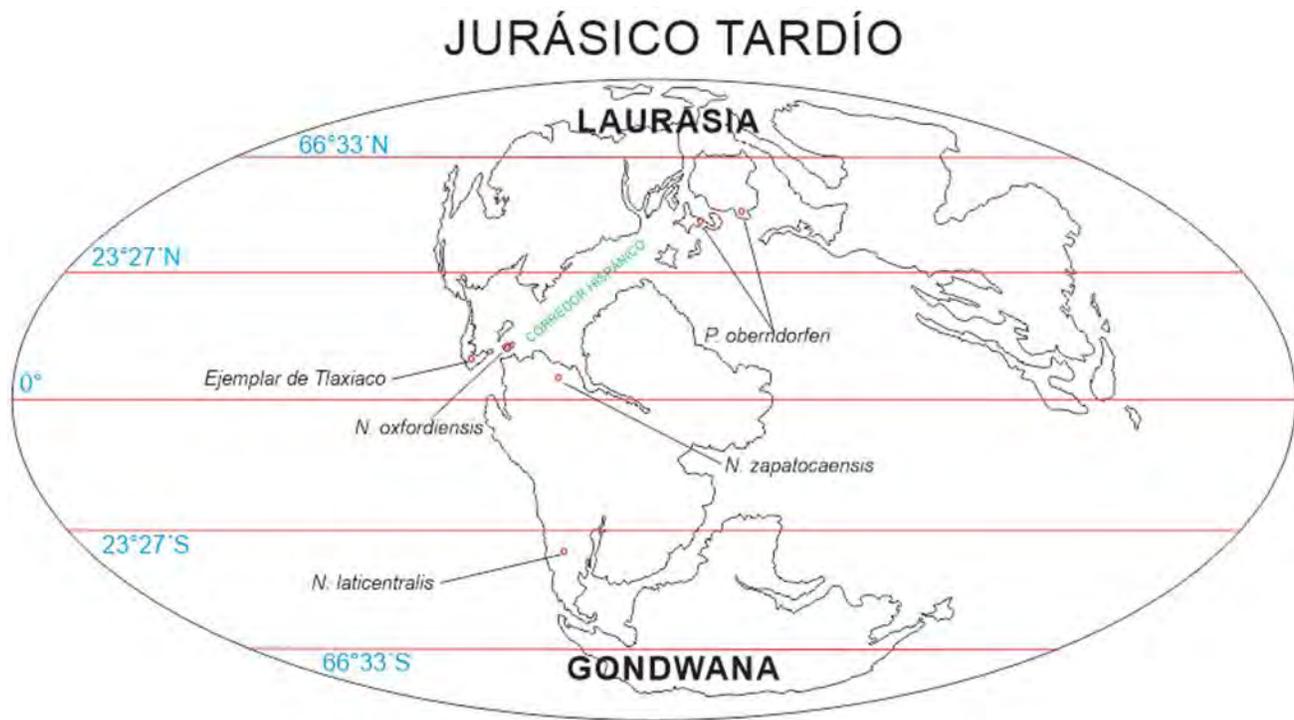


Figura 39: Distribución del clado Platycheilyidae durante el Jurásico Tardío.

Son interesantes las evidencias que señalan al Jurásico Tardío como un período clave en la evolución de las tortugas. Durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano se observa una importante radiación dentro del clado de los Testudines. Modificaciones en el clima durante el Jurásico Tardío – Cretácico Temprano debieron haber afectado la composición de la flora y la fauna y ejercieron una presión selectiva. Como consecuencia de este cambio climático, el alimento de las tortugas debe haber cambiado y por ende la aparición de los procesos trocleares podría haber sido una estructura que resultaba provechosa a la hora de procesar el alimento. Todos estos cambios son coincidentes con la radiación de las tortugas durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (Scotese et al. 1999 y Sterli, J. 2009).

Sterli (2009) menciona que durante el Jurásico Tardío se reconocen 5 zonas climáticas: polar, templada cálida, templada fría, subtropical seca y tropical húmeda. En el periodo comprendido entre el Jurásico Medio-Cretácico Temprano, la Tierra se encontró en una edad de hielo, la temperatura global rondaba entre los 12 y 14 °C (Scotese et al. 1999). Es importante mencionar que de acuerdo a lo propuesto por Sterli (2009) con relación a la presencia de franjas climáticas durante el Jurásico Tardío, el ejemplar de México se encontraría distribuida en la franja correspondiente a Tropical Húmeda y como se observa en otros reptiles que se distribuyen en lugares con condiciones climáticas relativamente estables y con abundancia de alimento, estos organismos pueden alcanzar un mayor tamaño, a diferencia de aquellos que se ven sometidos a climas más extremos y menos estables acompañado esto de una menor cantidad de alimento.

Es posible que los ejemplares de México, al distribuirse a lo largo del corredor hispánico, el cual reunía las condiciones más benignas durante el Jurásico Tardío y que además justo en ese momento resultaba ser un punto importante en el intercambio faunístico entre el Mar de Tethys y el Paleo-Pacífico, de esta forma el ejemplar de México encontró las condiciones climáticas adecuadas para un óptimo desarrollo por lo que es el ejemplar de mayor tamaño dentro de la familia Platycheilyidae. Se puede considerar al corredor hispánico como un área en donde las condiciones climáticas y de obtención de alimento fueran más estables que aquellas ubicadas en latitudes mayores.

Esta ubicación geográfica pudo favorecer una mayor área de distribución de forma longitudinal a lo largo del corredor hispánico de este grupo de tortugas, aprovechando los recursos que se pudieran tener disponibles, ya que se podría mencionar que este intercambio faunístico entre el Mar de Tethys y el Paleo-Pacífico ocurrió de América con dirección a Europa.

Los procesos que determinaron la distribución de los organismos durante el pasado geológico (extinción, dispersión y vicarianza) son los mismos que actúan en la actualidad. La distribución de los continentes ha cambiado significativamente desde entonces, lo mismo que lo han hecho las condiciones climáticas (Crisci et al. 2000) lo cual influyó indudablemente es la distribución de este clado a lo largo del corredor hispánico.

La fauna de tortugas del Jurásico Tardío sugiere una vinculación entre América del Norte y Europa. El endemismo de tortugas halladas en el Jurásico Tardío de Asia (China, Mongolia, Kirgizistán) indica que esta fauna tuvo poca o nula vinculación con la de América del Norte o Europa. Estos patrones señalados por la anatomía y evolución de las tortugas son coincidentes con la distribución de masas continentales y océanos durante el Jurásico Tardío (Gaffney & Meylan, 1988 y Storey 1995).

CONCLUSIÓN

El estudio de los Testudines fósiles en México es escaso y pocos son los trabajos formales ya que este grupo de reptiles marinos no ha sido objeto de estudios detallados. Esta tesis hace mención al registro más antiguo de tortugas para México, ya que se amplía el rango estratigráfico de este grupo hasta el Jurásico Tardío (Kimmeridgiano). Como resultado del estudio anatómico realizado se describió una nueva especie dentro del género *Notoemys*, con lo que se incrementa la diversidad y distribución de la Familia Platycheilyidae a lo largo del corredor hispánico, además de considerar a América del Norte como el posible centro de origen de este grupo de tortugas.

Los ejemplares fósiles estudiados en esta tesis son considerados una nueva especie con base a las siguientes autopomorfias: en los escudos vertebrales 3 y 4 en la parte anterior-medial se presenta “cresta”, la placa neural 3 es hexagonal, la placa neural 4 es pentagonal, la placa neural 6 es hexagonal, el suprapigial 1 contacta postero-lateralmente la esquina de la periférica 11, además de contactar lateralmente la costal 8; la placa periférica 10 hace contacto únicamente con la costal 7; el surco formado posteriormente entre el escudo pleural 4 y el escudo vertebral 5 ésta sobre la placa periférica 11 y el mesoplastrón es más ancho, lo cual conlleva a tener un mesoplastrón proporcionalmente más grande.

Platycheilyidae es una familia de tortugas fósiles ubicada dentro de las pan-pleurodiras. La mayor diversidad de estas tortugas se ubica en Gondwana, pero las más antiguas en donde se incluye al ejemplar de México, se ubican en Laurasia. El registro fósil de este grupo de tortugas continúa siendo escaso pero es muy importante para entender las implicaciones biogeográficas a lo largo del corredor hispánico. Es relevante mencionar que, al menos en tortugas, no se cumplen las distintas teorías que hablan de un intercambio faunístico del Mar de Thethys con dirección al Paleo-Pacífico a través del corredor hispánico como ocurrió con otros reptiles marinos y peces. 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. Independientemente del origen geográfico de Pan-Pleurodira, es evidente que la división entre *Notoemys* y *Platycheily* debió de haber ocurrido antes del Jurásico Tardío (Gaffney y Meylan, 1988).

La fauna de tortugas del Jurásico Tardío sugiere una vinculación entre América del Norte y Europa. Estos patrones señalados por la anatomía y evolución de las tortugas son coincidentes con la distribución de masas continentales y océanos durante el Jurásico Tardío (Storey 1995), por lo que se puede suponer que ocurrió una migración a lo largo del litoral a través del corredor hispánico del Paleo-Pacífico con dirección a Europa, en donde actualmente se cuenta con un único representante del Género *Platycheilus* (*Platycheilus oberndorferi*), el cual se distribuye también en Gondwana, donde se encuentra *Notoemys laticentralis* y *Notoemys zapatocaensis*, que complementan la diversidad de este taxón junto con los representantes de Laurasia, *Notoemys oxfordiensis* y JBL 46.

El Platycheilyidae más antiguo es *Notoemys oxfordiensis* del Jurásico Tardío (Oxfordiano) de Cuba (de la Fuente and Iturralde-Vinent 2001), seguido del ejemplar de Tlaxiaco del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) de México, *Platycheilus oberndorferi* del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano-Tithoniano) de Alemania y Suiza (Wagner 1853; Rüttimeyer 1873), *Notoemys laticentralis* del Jurásico Tardío (Tithoniano) de Argentina (Cattoi and Freiberg 1961), además de *Notoemys zapatocaensis*, un ejemplar del Cretácico Temprano (Valanginiano) de Colombia (Cadena y Gaffney 2005) (Figura 40).

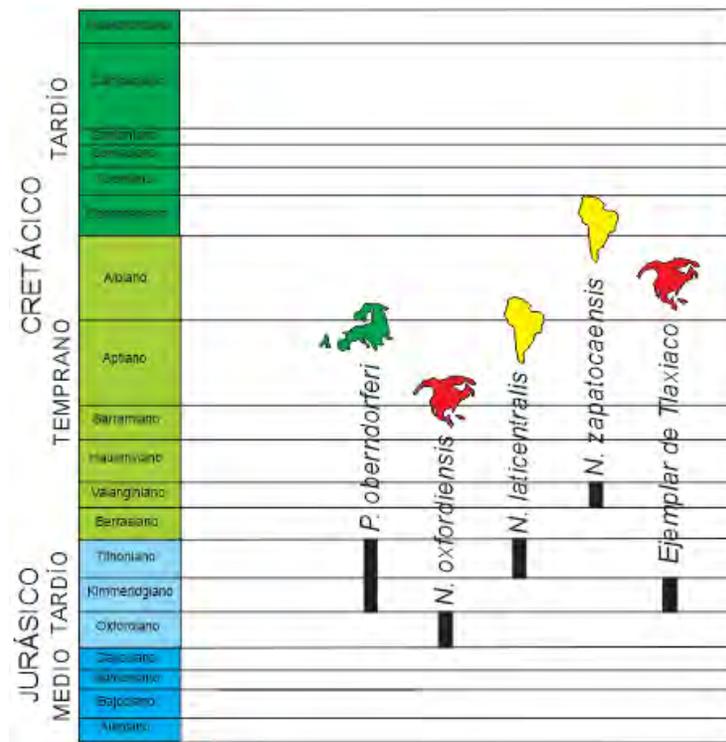


Figura 40: Distribución estratigráfica y biogeográfica del clado Platycheilyidae.

(Modificado de Cadena-Rueda, E. A. and Gaffney, E. 2015).

LITERATURA CITADA

- Aguilera J, 1896. Bosquejo Geológico de México. Instituto Geológico de México, Boletín, 4-6:1-270.
- Alencaster G, 1963. Pelecípodos del Jurásico del noreste de Oaxaca y noroeste de Guerrero. *Paleontología Mexicana*, 15, 52 p.
- Alvarado-Ortega J, 2008. Estudio de peces fósiles en México: proyecto PAPIIT IN225008. PAPIIT, Universidad Nacional Autónoma de México. Inédito, sin páginas.
- Alvarado-Ortega J, Barrientos-Lara JI, Espinosa-Arrubarrena L, Melgarejo-Damián M-P, 2014. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 17 (1, 24^a):1-25.
- Anquetin J, 2007. A new (stem?) turtle from the Middle Jurassic of Skye, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:41A.
- Anquetin J, 2012. Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(1):3-45.
- Baur G, 1887. Über den Ursprung der Extremitäten de Ichthyopterygia. *Jahrbuch Mitt Oberhein Geologie Verein*, 20:17-20.
- Bergounioux FM, 1955. Testunidata; pp. 487-544 in: Piveteau. *Traité de Paléontologie. Amphibiens, Reptiles et Oiseaux. Tome V. París, Francia.*
- Billon-Bruyat JP, Le´cuyer C, Martineau F, Mazin JM, 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of Western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodilians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216, 359–375.
- Blanco A, Stinnesbeck W, López-Oliva JG, Frey E, Addate T, Gonzáles AH, 2001. Vallecillo, Nuevo León; una nueva localidad fosilífera del Cretácico tardío del Noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 18(2):186-199.
- Boomer I, Ballent S, 1996. Early-Middle Jurassic ostracod migration between the northern and southern hemispheres: Further evidence for a proto Atlantic-Central America connection. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 121(1/2):53-64.

- Bräm H, 1965. Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 83:1-190.
- Brand LR, Hussey M, Taylor J, 2003. Taphonomy of freshwater turtles: decay and disarticulation in controlled experiments. Journal of Taphonomy 1:233–245.
- Brinkman D, Aguillón-Martínez MC, De León-Dávila CA, Jamniczky H, Eberth DA, Colbet M, 2009. *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal chelonii turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico. PaleoBios, 28(3):76-88.
- Brinkman DB, Stadtman K, Smith D, 2000. New material of *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. Journal of Vertebrate Paleontology, 20:269-274.
- Broin FD, 1985. *Proganochelys ruchae* n.sp. chélonien du Trias Supérieur de Thaïlande. Studia Geologica Salmaticensia. Studia Palaeocheloniologica, 1:87-97.
- Broin FD, 2000. African chelonians from the Jurassic to the Present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. Palaeontologia Africana 36:43- 82.
- Buitrón BE, 1970. Equinoides del jurasico superior y del Cretacico inferior de Tlaxiaco, Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana. Excursión México-Oaxaca.
- Burke AC, 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel Bauplan. Journal of Morphology 199:363- 378.
- Burkhardt C, 1930. Etude synthetique sur le Mesozoique Mexicain. Mémoires de la Société Paléontologique Suisse, 49-50:1-289.
- Cadena-Rueda EA, Gaffney E, 2005. *Notoemys zapatocaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the early Cretaceous of Colombia. American Museum Novitates, 3470: 1-19.
- Cadena-Rueda EA, 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.

- Cantú-Chapa A, 1998. Las trasgresiones Jurásicas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología y Sociedad Geológica Mexicana, Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 15(1):25-37.
- Cattoi N, Freiberg MA, 1961. Nuevo hallazgo de Chelonia extinguidos en la República Argentina. Physis, 22:202.
- Carrasco-Ramírez RS, 1981. Geología Jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Maestría, 105 pp.
- Carrasco-Ramírez RS, 1999. Bioestratigrafía de amonitas (Cephalopoda-Ammonoidea) del Bajociano y Caloviano de una porción de la región mixteca de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. Posgrado en Ciencias de la Tierra, Tesis doctoral, 91 p.
- Carus KG, 1834. Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. 2 Edición, Volumen 1. Ernst Fleischer, Leipzig.
- Chun L, Xiao-Chun W, Reppel O, Li-Ting W, Li-Jun Z, 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. Nature, 456:497–501.
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 1999. Código de Nomenclatura Zoológica Internacional, cuarta edición. Consejo Superior de Investigación Científica, Museo Nacional de Ciencias Naturales, España.
- Corro-Ortiz MG, Ruíz-González FJ, 2011. Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ingeniería. Tesis para obtener el grado de Ingeniero Geólogo. México D.F.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P, 2000. Introducción a la teoría y práctica de la Biogeografía Histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Cox CB, 1969. The problematic Permian reptile *Eunotosaurus*. Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology), 18:167-198.
- Danilov IG, Parham JF, 2006. A redescription of "*Plesiochelys*" *tatsuensis* from the Late Jurassic of China, with comments on the antiquity of the crown clade Cryptodira. Journal of Vertebrate Paleontology, 26:573–580.

- Datta PM, Manna P, Ghosh SC, Das DP, 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology*, 43:99–109.
- Dávalos–Álvarez OG, 2006. Evolucion tectónica cenozoica en la porción norte de la falla de Oaxaca, Maestría Centro de Geociencias, Juriquilla, Querétaro, UNAM.
- De la Fuente MS, Iturralde-Vinent M, 2001. A new Pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology*, 75:860- 869.
- De la Fuente M, Fernández M, 2010. An unusual pattern of limb morphology in the Tihonian marine turtle *Neusticemys neuquina* from The Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Lethaia*, 44:15–25.
- Dubois A, Bour R, 2010. The distinction between family-series and class-series nomina in zoological nomenclature, with emphasis on the nomina created by Batsch (1788, 1789) and on the higher nomenclature of turtles. *Bonn zoological Bulletin*, 57(2):149–171.
- Eberth DA, Delgado-de Jesús CR, Lerbekmo JF, Brinkman DB, Rodríguez-de la Rosa RA, Sampson SD, 2004. Cerro del Pueblo Formation (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 21(3):335-352.
- Erben HK, 1956. El Jurásico medio y el Calloviano de México. Congreso Geológico Internacional, 20s Ses., México, 140p.
- Ernst CH, Barbour RW, 1989. *Turtles of the world*. Smithsonian Institution press, USA.
- Felix J, 1891. Versteinerungen aus der Mexikanischen Jura und Kreide Formation. *Palaeontographica*, 37:140-194.
- Felix J, Lenk H. 1899. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexiko. Stuttgart, Schweizerbart *Palaeontographica*, 37(1):1-114.
- Fernández MS, 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.
- Fraas E, 1913. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 69:13-30.

- Gaffney ES, 1975. A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates*, 2571:1-24.
- Gaffney ES, 1975a. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 155:389– 436.
- Gaffney ES, 1975b. A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *American Museum. Novitates*. 1-19.
- Gaffney ES, 1975c. *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. *American Museum Novitates*: 1- 25.
- Gaffney ES, 1979. The Jurassic turtles from North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162:93- 135.
- Gaffney ES, 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 194:1–263.
- Gaffney ES, Hutchison JH, Jenkins FA, Meeker LJ, 1987. Modern turtle origins: The oldest known cryptodire. *Science*, 237:289–291.
- Gaffney ES, Meylan PA, 1988. A phylogeny of turtle, 157-219 p. in: Benton MJ (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford.
- Gaffney ES, Meylan PA, Wys AR, 1991. A computer assisted analysis of the relationship of the higher categories of turtles. *Cladistics*, 7: 313-335.
- Gaffney ES, Kitching JW, 1994. The most ancient African turtle. *Nature*, 369:55-58.
- Gaffney ES, Kitching JW, 1995. The Morphology and Relationships of *Australochelys*, an Early Jurassic Turtle from South Africa. *American Museum Novitates*, 3130:1-29.
- Gaffney ES, Rich TH, Vickers-Rich P, Constantine A, Vacca R, Kool L, 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of Meiolaniidae. *American Museum Novitates*, 3599:1–35.
- Gardiner BG, 1993. Haematothermia: warm-blooded amniotes. *Cladistics* 9:369-395.
- 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.

- Gasparini Z, Fernández M, 1996. Biogeographic affinities of the Jurassic Marine Reptile Fauna of South America, 443–450 p. in: Riccardi A (ed.), *Advances in Jurassic Research*. GeoResearch Forum, TransTec Publications, Switzerland.
- Gasparini Z, Fernández M, 1997. Tithonian marine reptiles of the Oriental Pacific, 435–450 p. in: Calloway J, Nicholls E (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego.
- Gasparini Z, Spalletti L, De la Fuente M, 1997. Tithonian marine reptiles of the Western Neuquén Basin, Argentina. Facies and palaeoenvironments. *Geobios*, 30(5):701-712.
- Gauthier J, Kluge AG, Rowe T, 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4:105- 209.
- Gregory WK, 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 86:281-326.
- Gutiérrez-Zamora FT, 2011. Estudio sistemático de los vertebrados fósiles de la Cuenca de Tlaxiaco, Oaxaca, México. Informe del Proyecto de Titulación por Apoyo a la Investigación. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guzmán EJ, 1950. Geología del Noreste de Guerrero. *Boletín Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, II(2):95-156.
- Hedges SB, Poling LL, 1999. A molecular phylogeny of Reptiles. *Science*, 283:998- 1001.
- Herrera-Flores JA, 2007. Descripción de dos especímenes de *Toxochelys* sp (Chelonioidea, Cheloniidae) del Cretácico tardío de Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hill RV, 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: The importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, 54:530-547.
- Holman JA, 1969. Predation and the Origin of Tetrapods. *Science*, 164-588.
- Jaekel O, 1902 . Ueber *Placochelys* n.g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. *Neues Jarbüch für Mineralogie* 1:127-144.
- Jaekel O, 1915. Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. Serie II. Testudinata. Teil 1. *Stegochelys dux* n.g. n.sp. *Palaeontologische Zeitschrift*, 2:88–214.

- Jenkins FA, Shubin NH, Amaral WW, Gatesy SM, Schaff CR, Clemmensen LB, Downs WR, Davidson AR, Bonde N, Osbaeck F, 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation. Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Gronland, Geoscience*, 32:1-25.
- Joyce WG, 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Yale Peabody Museum*, 48:3–102.
- Joyce WG, Gauthier JA, 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London*, 271:1- 5.
- Joyce WG, Parham JF, Gauthier JA, 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.
- Joyce WG, Karl H-V, 2006. The world's oldest fossil turtle: fact versus fiction, 104-111 p. in: Danilov IG, Parham JF (eds.), *Fossil Turtle Research. Russian Journal of Herpetology*.
- Jiménez-Rentería J, 2004. Estudio palinoestratigráfico de los grupos consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico) en la Barranca Rosario Nuevo, región de Tezoatlán, al noroeste del Estado de Oaxaca: Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Karl H-K, Tichy G, 2000. Treffpunkt Forschung: Über die Entdeckung neuer Morphoty pen mesozoischer Schildkröten Frankens. *Biologie in unserer Zeit*, Wiley-VCH, Weinheim.
- Karl H-V, 2005. The homology of supramarginals in turtles (Reptilia: Chelonii). *Studia Geologica Salmaticensia*, 41:63-75.
- King FW, Burke RL, 1997. Crocodylian, tuatara, and turtle species of the World: an online taxonomic and geographic reference [Online]. Association of Systematics Collections, Washington, D.C.
- Klein IT, 1760. *Klassifikation und kurze Heschichte der Vierfüssigen Thiere*. Jonas Schmidt, Lübeck.
- Kumazawa Y, Nishida M, 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology and Evolution*, 16:784-792.
- Lambert D, 1985. *The Cambridge field guide to prehistoric life*. Cambridge press, UK.

- Laurin M, Reisz RR, 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113:165-223.
- Lee MSY, 1993. The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science*, 261:1716-1720.
- Lee MSY, 1996. Correlated progression and the origin of turtles. *Nature*, 379:812-815.
- Lee MSY, 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120:197-280.
- López-Ramos E, 1983. *Geología de México*. Tomo III, 3era edición p.72-106.
- López-Ticha D, 1970. Reconocimiento geológico de la Cuenca de Tlaxiaco. Report IGZS-551, Petróleos Mexicanos (unpublished).
- López-Ticha D, 1985. Revisión de la estratigrafía y potencial petrolero de la cuenca de Tlaxiaco. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 37:49-92.
- Lovtrup S, 1977. *The phylogeny of Vertebrata*. John Wiley & Sons, London.
- Meléndez B, 1985. *Paleontología. Vertebrados Tomo II. Capítulo IX. 2ª Edición*. Editorial Paraninfo S.A., Madrid, España.
- Meneses-Rocha JJ, 1994. Bosquejo paleogeográfico y tectónico del sur de México durante el Mesozoico. *Boletín de Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, XLIV(2):18-45.
- Meylan PA, 2001. Testudines. Turtles, tortoises and terrapins. Version 31 May 2001. <http://tolweb.org/Testudines/14861/2001.05.31> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>, consultada el 6 de noviembre de 2015.
- Meylan PA, Gaffney ES, 1991. *Araripemys* (Price, 1973), 326-339 p. in: Maisey JG (ed), *Santana fossil: An illustrated Atlas*. TFH Publications Inc, Neptune.
- Modesto S, Anderson J, 2004. The phylogenetic definition of Reptilia. *Systematic Biology*, 53:815-821.
- Morán-Zenteno DJ, 1987. Paleogeografía y paleomagnetismo precenozoicos del Terreno Mixteco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morán-Zenteno DJ, 1988. Paleomagnetismo de rocas Jurásicas del Norte de Oaxaca y sus implicaciones tectónicas. *Geofísica Internacional*, pp 486-518.

- Moret L, 1953. Manuel de Paléontologie Animale. Masson et Cie. (13ed). France.
- Motani R, 2009. The evolution of marine reptiles. *Evolution: Education and Outreach*, 2:224-235.
- Müller J, 2003. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Naturwissenschaften*, 90:473-476.
- Müller J, 2004. The relationships among diapsid reptiles and the influence of taxon selection, 379-408 p. in: Arratia G, Wilson MVH, Cloutier R (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Olson EC, 1965. Relationships of *Seymouria*, *Diadectes*, and *Chelonia*. *American Zoologists*, 5:295-307.
- Ortega-Gutiérrez F, 1981. Metamorphic belts of southern México and their tectonic significance. *Geofísica Internacional*, 20(3):177-202.
- Parham JF, Pyenson ND, 2010. New sea turtle from the Miocene of Perú and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *Journal of Paleontology*, 84(2):231-247.
- Parrington FR, 1962. Les relations des cotylosaurs diadectomorphes. *Problèmes Actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*, 104:175-185.
- Raffaele F, 1949. Tartarughe, 289-293 p. in: Baroli F (ed.), *Enciclopedia Italiana*. Edizione (1949-1950), Vol. XXXIII, Istituto Poligrafico dello Stato Roma, Italia.
- Reisz RR, Laurin M, 1991. *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature*, 349:324-326.
- Reynoso VH, 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.
- Riccardi AC, 1991. Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southeast Pacific and Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87:155–189.
- Rieppel O, 1980. The skull of the Upper Jurassic cryptodire turtle, *Thalassemys*, with a reconsideration of the chelonian braincase. *Palaeontographica Abteilung A*, 171:105-140.

- Rieppel O, Reisz RR, 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:1-22.
- Romer AS, 1956. *Osteology of the reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press; 772, p.
- Romer AS, 1966. *Vertebrate Paleontology*. 3 Edición. Chicago University Press, Chicago.
- Rougier GW, De la Fuente M, Arcucci AB, 1995. Late Triassic Turtles from South America. *Science*, 268:855–858.
- Rütimeyer L, 1873. Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Jura formation, mit Beiträgen zur Kenntniss von Bau und Geschichte der Schildkröten im Allgemeinen. Zürich: Allgemeine schweizerische Gesellschaft Für die gesammten Naturwissenschaften. Neue Denkschriften der Allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften, 25:1-185.
- Scheyer TM, 2009. Conserved bone microstructure in the shells of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). *Fossil Record*, 12:47–57.
- Scotese CR, Boucot AJ, Mackerrow WS, 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28:99-114.
- Sterli J, 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters*, 4:286–289.
- Sterli J, 2009. *Sistemática y paleogeografía de las tortugas continentales del Jurásico de Patagonia*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de la Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. B.A. Argentina.
- Sterli J, Joyce WG, 2007. The cranial anatomy of the lower Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*. *Acta Palaeontologica Polonica* 52:675–694.
- Sterli J, De la Fuente MS, Rougier GW, 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A*, 281:1–61.
- Sterli J, De la Fuente MS, Rougier GW, 2010. Anatomy of *Condorchelys antiqua* and the origin of the modern jaw closure mechanism in turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2):351–366.

- Storey BC, 1995. The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. *Nature*, 377:301-308.
- Sukhanov VB, 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia, 104–111 p. in: Danilov IG, Parham JF (eds.), *Fossil Turtle Research*. Russian Journal of Herpetology.
- Tong HE, Buffetaut E, Suteethorn V, 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine*, 139:687–697.
- Vait PR, Mitchum RM, Thompson S, 1977. Seismic stratigraphy and global changes of sea level, global cycles of relative changes of sea level. *American Association of Petroleum Geologist Memoria*, 26:83-97.
- Varela-Santa María M, 1983. Estudio geológico petrolero de la porción sur de la Cuenca de Tlaxiaco, Oaxaca. Tesis Licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wagner A, 1853. Beschreibung einer fossilen Schildkröten und etlicher anderer Reptilien-Überreste aus den lithographischen Schiefen und dem grünen Sandsteine von Kehlheim.
- Watson DMS, 1914. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1011-1020.
- Westermann GEG, Corona R, Carrasco R, 1984. The andean Mid-Jurassic Neuquenicerias ammonite assemblage of Cualac, México. 99-112 p. in: Westermann GEG (ed), *Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America*. Geological Association of Canada, Special paper 27.
- Wild R, 1972. Die Wirbeltierfaunen der fränkischen un südalpinen Mitteltrias. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 123:229-234.
- Zangerl R, 1969. The turtle Shell. 311-339 p. in: Gans C (ed), *Biology of the Reptilia*, vol 1. Academic press, New York.