



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Sistemática y paleobiogeografía de las tortugas continentales del Jurásico de Patagonia

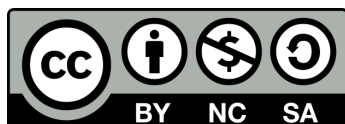
Sterli, Juliana

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Fuente, Marcelo S. de la
Co-dirección: Brandoni de Gasparini, Zulma Nélica

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2009

Acceso en:
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000950>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional

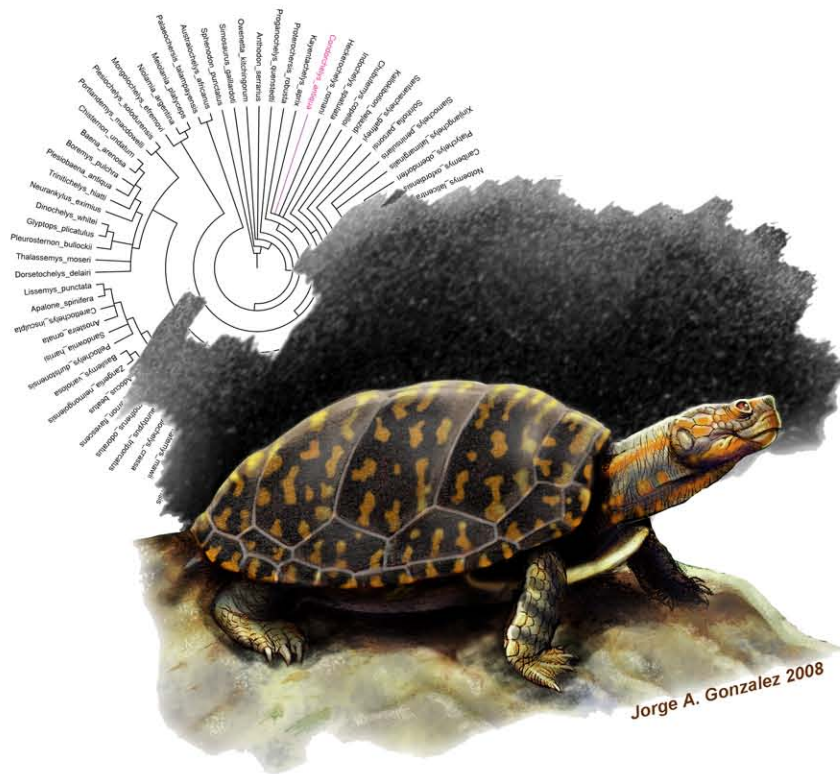


Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



'Sistemática y paleobiogeografía de las tortugas continentales del Jurásico de Patagonia'



Lic. Juliana Sterli

Director: Dr. Marcelo S. de la Fuente

Co-director: Dra. Zulma Brandoni de Gasparini

Trabajo de Tesis para optar por el título
de Doctor en Ciencias Naturales

Tomo I

-2009-

A mi vieja, por todo...

LA MUJER CIELO

Para los Haudenosaunee (aborígenes de sudeste canadiense), la Tierra fue creada a través de la interacción de los elementos del cielo y del agua.

Mucho antes de que el mundo fuese creado, había una isla en el cielo habitada por la gente del cielo. Un día una mujer embarazada cae a través de un hueco creado por la raíz de un árbol y comienza a caer a lo que parece la eternidad.

Saliendo de la oscuridad, la mujer logra divisar un océano. Los animales del mundo se congregan, tratando de comprender lo que veían caer del cielo. Un grupo de aves es enviado para salvar a la mujer, la sostienen y amistosamente la guían hacia el caparazón de la Gran Tortuga.



Mientras tanto, otros animales traen fango desde el fondo del océano y lo ubican sobre el caparazón de la Gran Tortuga. Este fango solidifica, y más tarde incrementa su tamaño, formando el planeta Tierra tal cual lo conocemos hoy día.

El caparazón de la Gran Tortuga se convierte así en el hogar de la Mujer Cielo y las plantas que ella había traído desde el Mundo del Cielo, incluyendo tabaco y frutillas, son su alimento y medicina.

Ella vive en esa tierra y se convierte en la madre de todos los aborígenes del sudeste canadiense.

Agradecimientos

Esta Tesis fue posible gracias a la ayuda de mucha gente. En primer lugar quiero agradecer a Marcelo de la Fuente, mi director, que me abrió las puertas del Departamento de Paleontología del Museo de Historia Natural de San Rafael y por su incondicional apoyo y a Zulma Brandoni de Gasparini, mi codirectora, por su apoyo y consejos brindados durante el desarrollo de la Tesis doctoral. También quisiera agradecer a Gladys García por su continuo apoyo durante mi estadía en San Rafael, lo mismo que a la familia Dieguez. Guillermo Rougier fue vital para la realización del proyecto ya que fue la persona que me dio un espacio en su grupo para participar en las primeras experiencias de campo, de las cuales han quedado muchos lindos recuerdos. También le agradezco a Guillermo por haberme ofrecido estudiar las tortugas halladas en sus campañas en Cerro Cóndor. Trayendo a colación las tareas de campo quisiera agradecer a Pablo Puerta, Magalí Cárdenas, Leandro Canessa, Máximo Deloca, Mariano Caffa y Laura Rainer por el apoyo logístico en el campo y por la preparación de algunos de los materiales de la Tesis, tarea realizada en el laboratorio de preparación del Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF). Muchas gracias también a las personas del MEF que ayudaron en todo momento para que se puedan realizar los préstamos de los materiales, al Dudu Ruigómez y a Rubén Cúneo. También le debo mucha gratitud a Diego Pol por su paciencia y aguante a mis constantes preguntas sobre cuestiones filogenéticas en general y también a la incondicional ayuda brindada por

Santiago Catalano como respuesta a mis insistentes preguntas sobre biología molecular. También le agradezco infinitamente a Bari, Caco, Cari, Jorge, Juli, Lauch y Nacho por su total apoyo durante algunos momentos difíciles que se me presentaron durante el desarrollo de esta Tesis y por sobre todo los momentos lindos compartidos. Muchas gracias a Jorge González también por los dibujos que realizó para esta Tesis. También a Patri, a Walter y a la familia Dulitzky por albergarme durante mi estadía en Estados Unidos.

Agradezco también a la gente que me ha facilitado sus trabajos o trabajos de otras personas que por una cuestión de disponibilidad en el Museo de San Rafael, hicieron posible que tenga acceso a la bibliografía. Seguro que me voy a olvidar de alguien, sepan disculpar, son cuatro años y pico... entre ellos se encuentran Anilla, Jose, Pancho, Bari, el Dr. Diego Silva Nieto (Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires), a la Dra. Nora Cabaleri (Instituto de Geocronología y Geología Isotópica, Buenos Aires), a Walter Joyce (Yale Peabody Museum, New Haven), Dr. Eugene Gaffney y Judy (American Museum of Natural History, Nueva York), Jérémy Anquetin (The Natural History Museum, Londres), Dr. Donald Brinkman (Royal Tyrrell Museum, Drumheller), Dr. Scott Gilbert (Swarthmore College, Swarthmore), Dr. Ann Burke (Wesleyan University, Middletown), Dr. Shigeru Kuratani (Center for Developmental Biology, Hyogo), Dr. John Iverson (Earlham College, Richmond), Dr. Martin Sander (Universidad Bonn, Bonn), Elizabeth Smith (The Australian Museum, Sydney), entre muchos otros. Gracias también a la Willi

Hennig Society por hacer disponible la última versión del TNT de forma gratuita.

Muchas gracias también a todos los encargados de las colecciones visitadas por su paciencia y buena predisposición, Eduardo Ruigómez (MEF), Dr. Marcelo Reguero y Prof. Jorge Williams (Museo de La Plata, La Plata), Dr. Alejandro Kramarz y Dr. Julián Faivovich (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires), Dr. Walter Joyce (Yale Peabody Museum, New Haven), Addison Wynn y Traci Hartsel (United States National Museum, Washington D.C.), Carl Mehling y Dr. Eugene Gaffney (American Museum of Natural History, Nueva York), Dr. José Rosado (Museum of Comparative Zoology, Cambridge), Dra. Martina Koelbl-Ebert y Pino Völkl-Constantini (Jura Museum, Eichstätt), Dr. Oliver Rauhut (Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayern, Munich), Dr. Martin Röper (Bürgermeister Müller Museum, Solnhofen), Dr. Rainer Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart), Dr. Wolfgang Maier y Dr. Andreas Matzke (Universität Tübingen, Tübingen), Dr. Gunther Köhler y Dr. Rainer Brocke (Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt a. M.), Dr. Johannes Müller (Universität-Humboldt Museum für Naturkunde, Berlin), Dra. Edith Müller-Merz (Naturmuseum Solothurn, Solothurn), Dr. Christian Meyer (Naturhistorisches Museum, Basilea) y Sandra D. Chapman (The Natural History Museum, Londres). Especial agradecimiento le debo a la Dr. Nora Cabaleri la cual me ha ayudado con los cortes petrográficos de las rocas

portadoras de los fósiles de la Formación Cañadón Asfalto y por las extensas discusiones sobre la geología de la cuenca de Cañadón Asfalto.

Gracias especiales a Cari por haber compartido tantos momentos, especialmente en los últimos años de mi estadía en San Rafael y por haberme apoyado en momentos difíciles y a Leo por ayudarme en esta última etapa con la edición de la tesis.

Por último, pero no por ello de menor significado, deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Humberto Lagiglia (ex Director del Museo de Historia Natural de San Rafael) por sus constantes trabas, desafíos, descortesías y arbitrariedades que, a su pesar, me hicieron crecer y fortalecer enormemente como persona y como profesional.

Índice Tomo I

Resumen	1
Abstract	3
Capítulo 1: Introducción a los Testudinata	6
1.1. Introducción	6
1.2. Testudinata	8
1.3. Diversidad de tortugas fósiles y actuales	12
1.4. Origen del clado Testudinata	14
1.4.1. Hipótesis propuestas a partir de datos morfológicos	15
1.4.1.1. Hipótesis sobre el origen de las tortugas relacionadas a los amniotas 'anápsidos'	15
1.4.1.2. Hipótesis sobre el origen de las tortugas relacionadas a los amniotas diápsidos	17
1.4.1.3. Otras hipótesis sobre el origen de las tortugas	21
1.4.2. Hipótesis propuestas a partir de datos moleculares	23
1.4.2.1. Tortugas como grupo hermano de los demás reptiles	23
1.4.2.2. Tortugas como grupo hermano de Archosauria (cocodrilos y aves)	24
1.4.2.3. Tortugas como grupo hermano de los cocodrilos	25
1.4.2.4. Tortugas como grupo hermano de los lagartos	27
1.4.2.5. Otros resultados	28
1.5. Conclusión	30
Capítulo 2: Antecedentes	32
2.1. Introducción	32
2.2. Registro fósil de tortugas del Jurásico continental	34
2.3. Importancia de los nuevos hallazgos de tortugas en el Jurásico continental de Patagonia	37
2.4. Localidades con restos de tortugas del Jurásico continental en Patagonia ..	40
2.4.1. Cuenca Cañadón Asfalto	41

2.4.1.1. Rocas que rellenan la Cuenca de Cañadón Asfalto	42
2.4.1.2. Morfoestructura de la Cuenca de Cañadón Asfalto	45
2.4.1.3. Interpretaciones sobre la estratigrafía de las rocas sedimentarias Jurásicas de la Cuenca de Cañadón Asfalto	46
2.4.2. Formación Cañadón Asfalto	47
2.4.2.1. Ambientes de la Formación Cañadón Asfalto	48
2.4.2.1.1. Cañadón Las Chacritas, Carrizal y Sierra de Pichiñanes	48
2.4.2.1.2. Localidad Queso Rallado	49
2.4.2.2. Flora y Fauna de la Formación Cañadón Asfalto	51
2.4.2.2.1. Palinomorfos	51
2.4.2.2.2. Megaflores	52
2.4.2.2.3. Invertebrados	53
2.4.2.2.4. Tetrápodos	54
2.4.2.3. Edad de la Formación Cañadón Asfalto	55
2.4.2.3.1. Edad absoluta	55
2.4.2.3.2. Edad relativa	56
2.4.3. Formación Cañadón Calcáreo	58
2.4.3.1. Flora y fauna de la Formación Cañadón Calcáreo	58
2.4.3.1.1. Palinomorfos	58
2.4.3.1.2. Invertebrados	59
2.4.3.1.3. Vertebrados	59
2.4.3.2. Edad	60
Capítulo 3: Descripción anatómica de las tortugas del Jurásico continental de Patagonia	62
3.1. Introducción	62
3.2. Formación Cañadón Asfalto	63
3.2.1. Localidad Queso Rallado	63
3.2.1.1. Descripción anatómica comparada de <i>Condorchelys</i> <i>antiqua</i>	66
3.2.1.1.1. Cráneo	66

3.2.1.1.1.1. Elementos del Techo Craneano	67
3.2.1.1.1.1.1. Nasal, prefrontal, frontal, yugal, cuadradoyugal y postorbital	67
3.2.1.1.1.1.2. Lagrimal	68
3.2.1.1.1.1.3. Parietal	68
3.2.1.1.1.1.4. Escamoso	70
3.2.1.1.1.1.5. Supratemporal	71
3.2.1.1.1.2. Elementos del Paladar	71
3.2.1.1.1.3. Elementos del Palatoc cuadrado	71
3.2.1.1.1.3.1. Cuadrado	71
3.2.1.1.1.3.2. Epipterigoides	76
3.2.1.1.1.3.3. Lateroesfenoides	77
3.2.1.1.1.3.4. Pterigoides	77
3.2.1.1.1.4. Elementos del Basicráneo	81
3.2.1.1.1.4.1. Supraoccipital	81
3.2.1.1.1.4.2. Exoccipital	82
3.2.1.1.1.4.3. Basioccipital	85
3.2.1.1.1.4.4. Proótico	87
3.2.1.1.1.4.5. Opistótico	91
3.2.1.1.1.4.6. Basiesfenoides	95
3.2.1.1.1.5. Morfología comparada de estructuras basicraneanas	98
3.2.1.1.1.5.1. Morfología del cavum labyrinthicum, cavum acustico-jugulare y cavum tympani (oído interno y medio)	98
3.2.1.1.1.5.2. Relación entre el foramen posterius canalis carotici interni, el foramen caroticum basisphenoidale, el foramen caroticus lateralis y la vacuidad interpterigoidea	103

3.2.1.1.1.5.3. Margen posterior de la fenestra temporalis inferior	105
3.2.1.2. Mandíbula	108
3.2.1.3. Caparazón	108
3.2.1.3.1. Morfología general	109
3.2.1.3.2. Placas Óseas	110
3.2.1.3.2.1. Serie Central	110
3.2.1.3.2.2. Serie Costal	114
3.2.1.3.2.3. Serie Periférica	115
3.2.1.3.3. Escudos Córneos	116
3.2.1.3.3.1. Escudos Vertebrales	116
3.2.1.3.3.2. Escudos Pleurales	117
3.2.1.3.3.3. Escudos Marginales	118
3.2.1.4. Plastrón	119
3.2.1.4.1. Placas Óseas	119
3.2.1.4.1.1. Epiplastrón	119
3.2.1.4.1.2. Entoplastrón	119
3.2.1.4.1.3. Hioplastrón	121
3.2.1.4.1.4. Mesoplastrón	122
3.2.1.4.1.5. Hipoplastrón	123
3.2.1.4.1.6. Xifiplastrón	123
3.2.1.4.2. Escudos Córneos	123
3.2.1.5. Columna Vertebral	123
3.2.1.5.1. Vértebras Cervicales	123
3.2.1.5.2. Vértebras y Costillas Torácicas	126
3.2.1.5.3. Vértebras Sacras	127
3.2.1.5.4. Vértebras Caudales	127
3.2.1.6. Esqueleto Apendicular	128
3.2.1.6.1. Cintura Escapular	128
3.2.1.6.1.1. Escápula	129

3.2.1.6.1.2. Coracoides	130
3.2.1.6.2. Cintura Pélvica	130
3.2.1.6.2.1. Íleon	131
3.2.1.6.2.2. Isquion	131
3.2.1.6.2.3. Pubis	132
3.2.1.6.3. Miembro Anterior	133
3.2.1.6.3.1. Estilopodio	133
3.2.1.6.3.2. Zeugopodio	136
3.2.1.6.3.3. Autopodio	136
3.2.1.6.4. Miembro Posterior	136
3.2.1.6.4.1. Estilopodio	136
3.2.1.6.4.2. Zeugopodio	136
3.2.1.6.4.3. Autopodio	137
3.2.2. Localidad ubicada en el Cañadón Bagual	138
3.3. Formación Cañadón Calcáreo	138
3.3.1. Localidad Cerro Mesa, Sitio Estancia Daniel y Dionide Mesa	138
Capítulo 4: Análisis filogenético	142
4.1. Introducción	142
4.2. Parte 1: Relaciones filogenéticas de <i>Condorchelys antiqua</i>	145
4.2.1. Materiales	145
4.2.2. Metodología	149
4.2.2.1. Obtención de los árboles filogenéticos	149
4.2.2.2. Medidas de soporte de los árboles	150
4.2.2.3. Medidas de soporte de las ramas	151
4.2.3. Resultados	151
4.2.4. Discusión	153
4.2.4.1. Comparación de las dos hipótesis principales sobre la evolución de las tortugas: evidencias provistas por este análisis filogenético	153
4.2.4.1.1. Posición de <i>Condorchelys antiqua</i>	153

4.2.4.1.2. Posición de <i>Kayentachelys aprix</i>	155
4.2.4.1.3. Antigüedad de los crown groups Testudines, Cryptodira y Pleurodira	157
4.2.4.1.4. Evolución del recessus scalae tympani (parte posterior del oído medio)	159
4.2.4.1.5. Desarrollo de los procesos trocleares	161
4.2.4.1.5.1. Contacto lateral del opistótico	162
4.2.4.1.5.2. Cerramiento de la vacuidad interptergoidea	163
4.2.4.1.5.3. Sutura de la articulación basitrabecular (basiptergoidea)	167
4.2.4.1.5.4. Desarrollo de la pared craneana secundaria	168
4.2.4.1.5.5. Desarrollo posterior de la crista supraoccipitalis y de la emarginación temporal ...	170
4.2.4.2. Relaciones filogenéticas de los restantes taxones	174
4.2.4.2.1. Posición filogenética de los Meiolaniidae	174
4.2.4.2.2. Baenidos monofilético	176
4.2.4.2.3. Pleurosternidos monofilético	177
4.2.4.2.4. Nodo 106	177
4.2.4.2.5. Posición de Pleurodira	179
4.2.4.2.6. Relaciones entre los grupos del crown Cryptodira (nodo 116)	180
4.3. Parte 2: Exploración de los datos	183
4.3.1. Introducción	183
4.3.2. Materiales	184
4.3.3. Metodología	186
4.3.3.1. Alineamiento de las secuencias	186
4.3.3.2. Búsqueda de árboles filogenéticos	187
4.3.4. Resultados	192

5.2.3.6. Antártida	217
5.2.4. Fauna y flora acompañante	217
5.2.5. Conclusión	218
5.3. Jurásico Temprano	219
5.3.1. Distribución de las masas continentales	219
5.3.2. Clima	219
5.3.3. Restos de tortugas hallados	220
5.3.3.1. América	220
5.3.3.2. Europa	220
5.3.3.3. África	220
5.3.3.4. Asia	221
5.3.3.5. Oceanía	221
5.3.3.6. Antártida	222
5.3.4. Fauna y flora acompañante	222
5.3.5. Conclusión	224
5.4. Jurásico Medio	224
5.4.1. Distribución de las masas continentales	224
5.4.2. Clima	225
5.4.3. Restos de tortugas hallados	225
5.4.3.1. América	225
5.4.3.2. Europa	225
5.4.3.3. África	227
5.4.3.4. Asia	227
5.4.3.5. Oceanía	228
5.4.3.6. Antártida	228
5.4.4. Fauna y flora acompañante	229
5.4.5. Conclusión	231
5.5. Jurásico Tardío	232
5.5.1. Distribución de las masas continentales	232
5.5.2. Clima	233

5.5.3. Restos de tortugas hallados	233
5.5.3.1. América	233
5.5.3.2. Europa	233
5.5.3.3. África	234
5.5.3.4. Asia	234
5.5.3.5. Oceanía	235
5.5.3.6. Antártida	235
5.5.4. Fauna y flora acompañante	235
5.5.5. Conclusión	237
5.6. Conclusiones generales	237
Capítulo 6: Conclusiones	240
Bibliografía	243

Índice Tomo II

Figura 1.1.	279
Figura 1.2.	280
Figura 1.3.	281
Figura 1.4.	282
Figura 2.1.	283
Figura 2.2.	284
Figura 2.3.	285
Figura 2.4.	286
Figura 2.5.	287
Figura 2.6.	288
Figura 2.7.	289
Figura 2.8.	290
Figura 2.9.	291
Figura 2.10.	292
Figura 2.11.	293
Figura 3.1.	294
Figura 3.2.	295
Figura 3.3.	296
Figura 3.4.	297
Figura 3.5.	298
Figura 3.6.	299
Figura 3.7.	300
Figura 3.8.	301
Figura 3.9.	302
Figura 3.10.	303
Figura 3.11.	304
Figura 3.12.	305
Figura 3.13.	306

Figura 3.14.	307
Figura 3.15.	308
Figura 3.16.	309
Figura 3.17.	310
Figura 3.18.	311
Figura 3.19.	312
Figura 3.20.	313
Figura 3.21.	314
Figura 3.22.	315
Figura 3.23.	316
Figura 3.24.	317
Figura 3.25.	318
Figura 3.26.	319
Figura 3.27.	320
Figura 3.28.	321
Figura 3.29.	322
Figura 3.30.	323
Figura 3.31.	324
Figura 3.32.	325
Figura 3.33.	326
Figura 3.34.	327
Figura 3.35.	328
Figura 3.36.	329
Figura 3.37.	330
Figura 3.38.	331
Figura 3.39.	332
Figura 3.40.	333
Figura 3.41.	334
Figura 4.1.	335
Figura 4.2.	336

Figura 4.3.	337
Figura 4.4.	338
Figura 4.5.	339
Figura 4.6.	340
Figura 4.7.	341
Figura 4.8.	342
Figura 4.9.	343
Figura 4.10.	344
Figura 4.11.	345
Figura 4.12.	346
Figura 4.13.	347
Figura 4.14.	348
Figura 4.15.	349
Figura 4.16.	350
Figura 4.17.	351
Figura 5.1.	352
Figura 5.2.	353
Figura 5.3.	354
Figura 5.4.	355
Figura 5.5.	356
Apéndice 4.1.	357
Apéndice 4.2.	369
Apéndice 4.3.	382
Apéndice 4.4.	390
Apéndice 4.5.	403
Apéndice 4.6.	424
Apéndice 4.7.	425
Apéndice 4.8.	426
Apéndice 4.9.	427
Apéndice 4.10.	428

Apéndice 4.11.	429
Apéndice 4.12.	433
Apéndice 4.13.	438
Apéndice 4.14.	447
Apéndice 4.15.	476
Apéndice 4.16.	486
Apéndice 4.17.	487
Apéndice 4.18.	488
Apéndice 4.19.	489
Apéndice 4.20.	490
Apéndice 4.21.	491
Apéndice 4.22.	492
Apéndice 4.23.	493
Apéndice 4.24.	494
Apéndice 4.25.	495
Apéndice 4.26.	496
Apéndice 4.27.	497
Apéndice 4.28.	498
Apéndice 4.29.	499
Apéndice 4.30.	500
Apéndice 4.31.	501
Apéndice 4.32.	502
Apéndice 4.33.	503
Apéndice 4.34.	504
Apéndice 4.35.	505
Apéndice 4.36.	506
Apéndice 4.37.	507

Resumen

Los objetivos de la presente Tesis fueron estudiar la anatomía de las tortugas del Jurásico continental de Patagonia, establecer sus relaciones filogenéticas dentro del grupo e interpretar los resultados de acuerdo a la paleogeografía de la época. Se conocen, hasta el momento, tres localidades en Patagonia con restos de tortugas continentales del Jurásico, todas ellas ubicadas en la provincia de Chubut en las cercanías de la villa de Cerro Cándor. Dos localidades están ubicadas en afloramientos de la Formación Cañadón Asfalto (Queso Rallado y El Bagual), mientras que la tercera lo está en afloramientos de la Formación Cañadón Calcáreo (Estancia Dionide Mesa). Los restos más completos y diagnósticos se recuperaron de la localidad Queso Rallado y los mismos fueron identificados como una nueva especie, *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, la cual presenta una combinación de caracteres plesiomórficos y apomórficos. Los restos hallados en las otras localidades son fragmentarios, lo cual no permite una asignación taxonómica muy precisa.

Para establecer las relaciones filogenéticas de *Condorchelys antiqua*, se realizaron varios análisis filogenéticos, uno de ellos considerando datos morfológicos solamente, otro considerando tanto los datos morfológicos como los moleculares en forma conjunta (análisis de evidencia total) y otros analizando cada tipo de dato por separado para poder determinar la señal filogenética aportada por cada uno. Los resultados, tanto morfológicos solos como los de evidencia total, muestran que *C. antiqua* es un tortuga del 'stem' de

Testudines, o sea que no pertenece a ninguno de los dos crown groups de tortugas, Pleurodira y Cryptodira (que conforman Testudines sensu Joyce et al., 2004). Estos resultados también sugieren que el 'crown group' Testudines se originó en el Jurásico Medio, pero no fue hasta el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano que se produjo la radiación de los grupos modernos. Esta radiación, que es evidenciada tanto por los datos morfológicos como por los moleculares, es coincidente con ciertas modificaciones producidas en el cráneo de las tortugas y con la aparición de los procesos trocleares, los cuales funcionan como una polea para el músculo aductor mandibular. Todos estos cambios en el cráneo están íntimamente relacionados con la alimentación. Evidencias adicionales provenientes desde la paleoclimatología y desde la paleogeografía sugieren que durante el Jurásico Tardío, el clima en la Tierra se vio afectado por un descenso de las temperaturas medias, provocando probablemente cambios en la flora y fauna del planeta y por ende cambios en los hábitos alimenticios de los animales. Ésto es coincidente con la aparición de los procesos trocleares y la radiación de los grupos modernos de Testudines.

Abstract

The objectives of the current Thesis were to study the anatomy of continental Jurassic turtles from Patagonia, to establish their phylogenetic relationships within the group, and to interpret the results according to the paleogeography of that time. Until now, there are three localities in Patagonia with continental turtle remains from the Jurassic, all of them located in Chubut Province near Cerro C ndor Village. Two localities are located in outcrops of the Ca nad n Asfalto Formation (Queso Rallado and El Bagual localities), while the third one is located in outcrops of the Ca nad n Calc reo Formation (Estancia Dionide Mesa). The most complete and diagnostic remains were recovered from Queso Rallado locality and they were identified as a new species, *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, characterized by a combination of plesiomorphic and apomorphic characters. The turtle remains found in the other localities are fragmentary, not allowing an accurate taxonomic determination.

In order to establish the phylogenetic relationships of *Condorchelys antiqua*, several phylogenetic analyses were performed, one of them only considering morphological data, another considering both morphological and molecular data (total evidence analysis) and the rest analysing each kind of data separately to detect the respective phylogenetic signal. The results of the analysis based on morphological data and on the total evidence analysis, show that *C. antiqua* is a stem Testudines (Testudines sensu Joyce et al., 2004), not

belonging to any of the groups that comprises the crown group Testudines (Pleurodira and Cryptodira). These results also suggest that the crown group Testudines originated in the Middle Jurassic, but it was not until the Upper Jurassic and Lower Cretaceous that the modern groups underwent a radiation. This radiation, evidenced by morphological and molecular data, is coincident with some modifications that took place in the skull of turtles as well as the origin of the trochlear systems which act as a pulley for the adductor muscles. All these changes in the skull are closely related with feeding. Additional evidences from paleoclimatology and paleogeography suggest that during the Late Jurassic there was a global change where the average temperatures fell down, probably causing changes in the flora and fauna and, consequently, also changes in the feeding habits of animals. All this is coincident with the appearance of trochlear processes and the radiation of the modern groups of Testudines.

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN A LOS TESTUDINATA



CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN A LOS TESTUDINATA

1.1. Introducción

La presente Tesis está conformada por dos tomos. En el primer tomo se desarrolla toda la parte escrita y está dividido en seis capítulos, mientras que en el segundo se incluyen las figuras y apéndices. El primer capítulo del primer tomo es el presente y consta de la Introducción. En este capítulo se tratan temas generales sobre las tortugas, sinapomorfías del grupo, origen, diversidad de actuales y fósiles y los aportes que hace esta Tesis al conocimiento del grupo, entre otros. El segundo capítulo es el de Antecedentes en el cual se detalla la geología, flora y fauna acompañante de las tortugas del Jurásico continental de Patagonia poniéndolo en valor respecto al contexto mundial. En el tercer capítulo, Descripción, se ofrece una descripción detallada y comparada de los restos craneanos y postcraneanos de tortugas hallados en el Jurásico continental de Patagonia, principalmente del nuevo taxón *Condorchelys antiqua* Sterli 2008. El cuarto capítulo, Análisis Filogenéticos, se encuentra estructurado en dos secciones. La primera sección es sobre las relaciones filogenéticas de *C. antiqua* considerando como fuente de caracteres la morfología tanto de taxones extintos como actuales, mientras que en la segunda sección es de índole experimental para analizar y comparar distintas fuentes de datos (molecular y morfológico) además de implementar distintas metodologías para el análisis de los mismos (máxima parsimonia, máxima verosimilitud y análisis bayesianos). En el quinto

capítulo, Paleobiogeografía, se desarrollan temas relacionados a la paleobiogeografía de las tortugas durante las primeras etapas de la evolución del grupo, desde el Triásico Tardío al Jurásico Tardío, considerando aspectos paleogeográficos, paleoclimáticos y fauna y flora acompañante. Por último, en el capítulo sexto, Conclusiones, se hace un resumen de los aportes de esta Tesis obtenidos a partir de los distintos abordajes llevados a cabo durante este estudio sobre las tortugas del Jurásico continental de Patagonia.

La sistemática seguida en esta Tesis es la propuesta por Joyce et al. (2004) en donde Testudines se refiere al crown group conformado por el ancestro común más reciente de *Chelonia mydas* y *Chelus fimbriatus* y todos sus descendientes. Testudines en este contexto está conformado a su vez por dos crown groups, Pleurodira y Cryptodira. Testudinata se refiere a un grupo basado en apomorfías el cual está conformado por todos los miembros de Testudines y de su stem que posean un caparazón completo (para más detalle ver Joyce et al., 2004). Pleurodira se refiere al crown group conformado por el antecesor común más reciente de *Chelus fimbriatus*, *Pelomedusa subrufa* y *Podocnemis expansa* y todos sus descendientes (para más detalle ver Joyce et al., 2004). Panpleurodira incluye al crown group Pleurodira y todas las especies más relacionadas con éste que con Cryptodira (Joyce et al., 2004). Cryptodira se refiere al crown group conformado por el antecesor común más reciente de *Testudo graeca*, *Chelonia mydas* y *Trionyx triunguis* y todos sus descendientes (para más detalle ver Joyce et al., 2004). Pancryptodira está conformado por el

crown group Cryptodira y todas las especies más relacionadas con éste que con Pleurodira (Joyce et al., 2004).

1.2. Testudinata

Testudinata Klein 1760 (sensu Joyce et al., 2004) es un grupo indiscutidamente monofilético que incluye a todas las tortugas fósiles y actuales. Este grupo está caracterizado por varias sinapomorfías, entre las cuales la más notable es la presencia de un caparazón que incorpora a las costillas y a las vértebras torácicas y un plastrón que incorporaría la clavícula y la interclavícula presentes en otros amniotas (Carus, 1834) (Figura 1.1A-B). Tanto el caparazón como el plastrón están compuestos por huesos dérmicos los cuales están cubiertos, en la mayoría de las tortugas, por escudos epidérmicos (Figura 1.1C-D). La morfología y la presencia-ausencia de ciertas placas dérmicas y escudos córneos permiten diferenciar las diferentes especies. Otro carácter sinapomórfico de Testudinata es la posición de la cintura pectoral, la cual se encuentra por dentro de las costillas (Figura 1.2). Estudios realizados sobre el desarrollo embrionario de tortugas permitió identificar que el crecimiento anómalo de las costillas por fuera de la cintura pectoral se debe a la presencia de un cordón del caparazón (CR, por sus siglas en inglés, caparacial ridge) que induce a las costillas a crecer en una dirección dorso-lateral en lugar de ventro-medial como en los restantes vertebrados (Burke, 1989). El CR es producto de una interacción del mesénquima de la dermis y del ectodermo suprayacente ubicado en la pared del cuerpo dorsalmente al límite del

ectodermo entre el mesodermo somático y la placa lateral (Burke, 1989). Por otro lado, Loredó et al. (2001) y Cebra-Thomas et al. (2005) demostraron que además del cordón del caparazón interviene una señal producida por el factor de crecimiento del fibroblasto (FGF por sus siglas en inglés, fibroblast growth factor). Estos autores señalaron que el crecimiento del caparazón y de las costillas es consecuencia de un proceso de retroalimentación positivo producido por la inducción que produce el FGF secretado por el mesénquima del cordón del caparazón respecto al *fgf8* de la punta de las costillas. Esto implica que el FGF de las costillas mantiene activo al FGF del cordón del caparazón.

Asimismo, Cebra-Thomas et al. (2005) sugirieron que las costillas en desarrollo secretan proteínas morfogénicas de hueso (BMP por sus siglas en inglés, bone morphogenetic protein) las cuales inducen la formación de hueso intramembranoso en la dermis que rodea a la costilla hasta formar las placas costales. Este último proceso produce una señal en cascada, resultando en un proceso relativamente rápido, lo cual podría explicar la aparición repentina del Bauplan de las tortugas en el registro fósil (Cebra-Thomas et al., 2005). Otra evidencia sobre el rápido origen del caparazón es la aportada por Kuraku et al. (2005). Estos autores sostienen que los genes que regulan el desarrollo del CR no son genes exclusivos de las tortugas, sino que son algunos de los mismos utilizados para el desarrollo de los miembros de cualquier amniota que fueron cooptados por el ancestro común de este clado (Figura 1.3). Al no tratarse de genes nuevos, el origen del caparazón implica menos modificaciones. Otra fuente de evidencia tampoco señala que el desarrollo del caparazón implique

disrupción, deficiencia o duplicación de genes Hox como lo muestra el trabajo de Ohya et al. (2005), sino que sería causado por modificaciones en la expresión de alguno de estos genes (e.g. Hoxc-6, Hoxa-5, Hoxb-5, Hoxc-8 y Hoxa-7).

Desde el ámbito de la paleontología, Lee (1996) ha propuesto que la aparición del caparazón en las tortugas no fue producto de una evolución rápida de la coraza, sino que fue un proceso gradual producido por el modelo macroevolutivo de 'progresión correlativa'. Bajo este modelo los cambios evolutivos en una estructura del organismo permiten cambios en otras partes, los cuales a su vez influenciarán en la evolución de la estructura original (Lee, 1996). Lee (1996) propone que la evolución de las tortugas a partir de los pareiasaurios debe haber comenzado con pareiasaurios cuyos cuerpos sólo llevaban osteodermos en la línea media (e.g. *Bradysaurus*), los que luego habrían aumentado en número y en tamaño, cubriendo toda la región dorsal (e.g. *Scutosaurus*), culminando con la unión de todos los osteodermos para formar una coraza dorsal (e.g. *Anthodon*). Por último surgiría el caparazón de las tortugas por fusión de las placas con las vértebras y costillas.

Por otro lado, Lee (1993), siguiendo las ideas de Watson (1914), sugiere también que la posición de la cintura pectoral por dentro de las costillas se produjo en varios pasos. Primero se originó el caparazón posteriormente a la cintura pectoral y luego la cintura pectoral migró hacia atrás encerrada por las costillas y el caparazón. Los pareiasaurios poseen las costillas torácicas poco curvadas y dirigidas lateralmente, por lo que Lee (1993) argumenta que dicha orientación es un paso previo a la condición presente en los Testudinata.

Además, Lee (1993) observó que los pareiasaurios poseen 5 vértebras cervicales y entre 14 y 15 dorsales, mientras que las tortugas poseen 8 vértebras cervicales y 10 dorsales. Como consecuencia, el autor propone que las vértebras cervicales 6 a 8 de las tortugas corresponderían a las dorsales 1 a 3 de los pareiasaurios. Sin embargo, Burke (1989) descartó que durante el desarrollo embrionario de las tortugas se observe una migración posterior de la cintura escapular.

Prosiguiendo con las sinapomorfías que caracterizan al clado Testudinata, Lee (1997) reconoce 34 sinapomorfías no ambiguas y 13 ambiguas. Entre estas sinapomorfías se pueden mencionar por ejemplo la pérdida de foramen pineal, la presencia de un proceso descendente del parietal que contacta al proótico, la pérdida del septomaxilar, la presencia de un contacto extensivo entre el cuadrado y el proótico cerrando al foramen estapedio temporal, la presencia de un contacto entre el opistótico y el cuadrado, la pérdida de los dientes premaxilares, maxilares y dentarios, la presencia de sólo 18 vértebras presacras, la presencia del húmero y fémur sigmoidalmente curvado en un plano dorso-ventral, la pérdida del foramen entre el intermedio y el ulnar, la ausencia del foramen entre el calcáneo y el astrágalo, la presencia del quinto metatarsal con forma de gancho y una fórmula falangeal del autopodio posterior reducida a 23333. Por otro lado, deBraga y Rieppel (1997) sugirieron numerosas sinapomorfías para el clado de las tortugas, algunas de las cuales son compartidas con las propuestas por Lee (1997), mientras que otras, como las que se señalan a continuación son diferentes. DeBraga y Rieppel (1997) proponen que la pérdida del ectopterigoides, la presencia de un

acromion en la escápula, la pérdida del cuarto trocánter en el fémur, entre otras, son sinapomorfías de las tortugas. Otros autores que han trabajado sobre el origen de las tortugas, como Laurin y Reisz (1995), proponen algunas otras sinapomorfías que se podrían agregar a la lista citada anteriormente como lo es la exposición lateral del cuadrado en el cráneo y la ausencia del foramen entepicondilar en el húmero.

1.3. Diversidad de tortugas fósiles y actuales:

En la actualidad las tortugas no son un grupo muy diverso taxonómicamente, sólo se conocen alrededor de 248 especies (según King y Burke, 1997), siendo uno de los grupos menos numerosos dentro de los vertebrados. Entre las tortugas vivientes se pueden reconocer dos grupos corona o crown groups, Pleurodira y Cryptodira (sensu Joyce et al., 2004). Las pleurodiras se caracterizan por retraer el cuello en forma lateral dentro del caparazón, por tener la cintura pélvica suturada al caparazón y al plastrón, por poseer un proceso troclear en el pterigoides, por poseer la entrada posterior de la arteria carótida interna en el cráneo ubicada entre el basiesfenoides y el proótico y por poseer el canalis cavernosus cubierto ventralmente por el cuadrado y el proótico, entre otras (Gaffney, 1975a). En cambio las cryptodiras se caracterizan por retraer el cuello en forma vertical en el caparazón, por poseer un proceso troclear en el cuadrado o en el cuadrado y en el proótico, por poseer un epipterigoides en forma laminar suturado al parietal dorsalmente, por poseer el canalis cavernosus cubierto ventralmente por el pterigoides, entre

otras (Gaffney, 1975a). Pleurodira es el grupo menos diverso de los dos grupos actuales, contando sólo con 50 especies aproximadamente distribuidas en 2 familias (Chelidae y Pelomedusidae sensu King y Burke, 1997), mientras que Cryptodira está representado por 200 especies aproximadamente distribuidas en 11 familias (Carettochelyidae, Trionychidae, Kinosternidae, Staurotypidae, Dermatemydidae, Cheloniidae, Dermochelyidae, Platycheilyidae, Chelydridae, Testudinidae y Emydidae sensu King y Burke, 1997).

El registro fósil de las tortugas es bastante completo y continuo desde su origen en el Triásico Tardío hasta la actualidad. Algunas tortugas fósiles se ubican en alguno de los dos grandes grupos con representantes actuales (Pleurodira y Cryptodira), sin embargo otras se ubican por fuera del crown group Testudines (conformado por Cryptodira y Pleurodira). Entre estas últimas se pueden mencionar a *Proganochelys quenstedti* (del Triásico Superior de Alemania), *Palaeochersis talampayensis* (Triásico Superior de Argentina) y *Australochelys africanus* (Jurásico Inferior de Sudáfrica) (Gaffney, 1990; Gaffney y Kitching, 1994; Rougier et al., 1995). Hay otras especies cuya posición filogenética es controvertida (ver Capítulo 4), por ejemplo *Kayentachelys aprix* (del Jurásico Inferior de América del Norte), *Kallokibotion bajazidi* (del Cretácico de Rumania), *Meiolania platyceps* (del Pleistoceno de Australia), entre otras (Gaffney et al., 1987; Gaffney y Meylan, 1992; Gaffney, 1996). La posición de estas especies varía según cuál de las dos hipótesis filogenéticas actuales sea elegida. Por un lado se encuentra la hipótesis propuesta por Gaffney (1975a) y seguida por él y colaboradores en varias contribuciones (Gaffney et al., 2007 y

trabajos allí citados), en la cual todas las tortugas, con excepción de *Pr. quenstedti*, *Pa. talampayensis* y *A. africanus*, pertenecen a alguno de los dos clados de tortugas modernas. Por otro lado, la hipótesis de Joyce (2007) ampliada por Sterli (2008) sugiere que algunas tortugas anteriormente consideradas como cryptodiras, serían stem del crown group Testudines (Cryptodira y Pleurodira). Ambas hipótesis conllevan a interpretaciones diferentes sobre el modo y el tiempo de origen del crown group Testudines y sobre la evolución de ciertos caracteres (ver Capítulo 4).

1.4. Origen del clado Testudinata

El origen del clado Testudinata es uno de los tópicos más interesantes y controvertidos de la evolución de los amniotas. Como consecuencia de que la idea preponderante sobre la evolución es que ésta actúa en forma gradual y que en el registro fósil se encontrarían los taxones intermedios entre una forma y la otra, la ausencia de un 'claro intermediario' entre las tortugas y otros amniotas ha conllevado a la búsqueda incesante del grupo hermano de las tortugas entre distintos grupos de amniotas. Asimismo, no sólo desde la morfología se ha intentando buscar el grupo hermano de las tortugas, sino que con el advenimiento de la biología molecular, se ha investigado el origen utilizando también datos moleculares.

A modo de simplificar la gran diversidad de las distintas hipótesis propuestas sobre el origen de los Testudinata tanto desde la morfología como desde la biología molecular, se ha optado por dividir las en dos grandes grupos.

Un grupo está conformado por aquellas hipótesis que vinculan el origen de las tortugas con distintos grupos de amniotas 'anapsidos' (amniotas sin fenestración en la región temporal del cráneo). El otro grupo está representado por aquellas hipótesis que postulan que las tortugas se originaron de un grupo de amniotas diápsidos (amniotas con dos fenestras en la región temporal del cráneo). A continuación se detallan y discuten las distintas hipótesis propuestas sobre el origen de las tortugas.

1.4.1. Hipótesis propuestas a partir de datos morfológicos (Figura 1.4):

1.4.1.1. Hipótesis sobre el origen de las tortugas relacionadas a los amniotas 'anápsidos':

Las hipótesis que vinculan el origen de las tortugas con los amniotas 'anápsidos' (reptiles sin fenestras en el cráneo) son consideradas las más clásicas. Numerosos autores han vinculado a las tortugas con los amniotas 'anápsidos' (e.g. Jaekel, 1915; Gregory, 1946; Parrington, 1962; Olson, 1965), sin embargo, no fue hasta la década del '90 en que se comenzaron a realizar análisis cladísticos incorporando datos morfológicos, y más tarde moleculares, con numerosos taxones actuales y fósiles.

Gregory (1946) vinculó a las tortugas con los pareiasaurios ya que reconocía similitudes en el cráneo y postcráneo (reducción del número de vértebras presacras, semejanza de las vértebras cervicales, proceso acromial de la escápula) entre *Proganochelys quenstedti* y los pareiasaurios. En la actualidad Lee es el autor que apoya la hipótesis que los pareiasaurios son el grupo

hermano de las tortugas. Lee (2001 y referencias allí citadas) realizó varios análisis cladísticos (con datos morfológicos solamente y con morfológicos y moleculares) de amniotas para establecer la posición de las tortugas dentro de los amniotas. Dicho autor llegó a la conclusión que el grupo hermano de las tortugas son los pareiasaurios ya que compartirían numerosos caracteres derivados en común. Lee (1993) reconoce como sinapomorfías del clado formado por las tortugas y los pareiasaurios que la apertura narium interna está ubicada más medialmente separando el palatino del vómer, que el proceso paraoccipital del opistótico está firmemente suturado al escamoso, que el foramen palatinum posterior es largo y circular ubicado medialmente, que el basiesfenoides y el basioccipital están firmemente osificados juntos resultando en la pérdida de la fisura ótica ventral, que la pared medial del proótico está completamente osificada separando la cavidad del oído interno de la cavidad cerebral, que el flanco transversal del pterigoides está reducido y dirigido anteriormente, que las proyecciones laterales son prominentes y están presentes al menos en las primeras 14 vértebras caudales¹, que los chevrones no poseen una muesca entre centros adyacentes, que cada chevron articula sólo con la faceta posteroventral de cada centro¹, que el proceso acromial está presente¹, que el húmero tiene un foramen ectepicondilar y que el quinto dedo del miembro posterior es más grácil y no más largo que el primer dígito.

La otra hipótesis relacionada al origen de las tortugas a partir de amniotas 'anápsidos', es la que relaciona a los Testudinata con los Procolophonidae, hipótesis propuesta por Reisz y Laurin (1991) y sostenida por

¹Carácter utilizado también por deBraga y Rieppel (1997)

Laurin y Reisz (1995). El grupo monofilético formado por Testudinata y Procolophonidae estaría caracterizado, según este análisis, por un proceso cultriforme reducido en longitud, ausencia de dientes en el flanco transverso del pterigoides, expansión anterodorsal del maxilar posterior a la narina externa, prefrontal y palatinos con un puente masivo que los relaciona, flanco medial del prefrontal ancho, lagrimal excluido de la narina externa, postparietal muy reducido o ausente, proceso dorsal del cuadrado expuesto lateralmente, muesca timpánica formada por el escamoso y el cuadradoyugal, flanco occipital del escamoso medial a la cresta timpánica y cóncavo, tubérculos basioccipitales pareados, columella grácil e imperforada y esplenial excluido de la sínfisis.

Por último, cabe mencionar la hipótesis que muestra a los Testudinata formando un grupo monofilético con los Captorhinidae propuesta por Gauthier et al. (1988). En su trabajo monográfico sobre *Proganochelys quenstedti*, Gaffney (1990) utiliza a los captorhinidos para establecer el estado plesiomórfico de los caracteres del grupo Testudinata. Sin embargo, esta hipótesis no fue desarrollada en más detalle en los años subsiguientes.

1.4.1.2. Hipótesis sobre el origen de las tortugas relacionadas a los amniotas diápsidos:

A pesar de que la idea clásica sobre el origen de las tortugas las vinculan con los amniotas 'anápsidos', los Testudinata han sido vinculados con los amniotas diápsidos mucho tiempo antes de fines del siglo XIX (Baur, 1887; Jaekel, 1902; Broom, 1924; Lovtrup, 1977; Gardiner, 1993). Esta idea ha sido

retomada recientemente por Rieppel y deBraga (1996), deBraga y Rieppel (1997), Müller (2003; 2004) y por Hill (2005). Una diferencia importante entre los análisis realizados por estos autores y Lee (1993, 1995, 1997) es que en los primeros el muestreo taxonómico es más amplio y diverso que en el segundo. Las hipótesis que proponen a las tortugas como diápsidos sugieren que la condición anápsida del cráneo de las tortugas fue secundariamente adquirida y hasta incluso que la barra temporal inferior en los reptiles (*Reptilia sensu Modesto y Anderson, 2004*) fue perdida y adquirida varias veces durante la evolución de los mismos (Müller, 2003).

Dentro de los diápsidos, tres son los candidatos desde la morfología a ser el grupo hermano de las tortugas: los Archosauria, los Lepidosauria y los Sauropterygia. Esta última hipótesis tuvo sus primeros seguidores a principios del siglo XX. Jaekel (1902) y Broom (1924) hacen mención al parecido entre las tortugas y el placodonte del Triásico Tardío, *Placochelys*. Gregory (1946) señala que a pesar de que el cuadrado y el escamoso de los placodontes y de las tortugas son curvados o ahuecados por una dilatación dorsal del sistema tubo-timpánico, ésto también ocurre en los mosasaurios, cocodrilos, fitosaurios y algunos mamíferos, sugiriendo que muchas características compartidas entre las tortugas y otros animales acorazados (e.g. placodontes) pueden deberse a procesos de evolución convergente. Más recientemente y utilizando el método cladístico, Rieppel y deBraga (1996), deBraga y Rieppel (1997) y Rieppel y Reisz (1999) sugieren que los Sauropterygia representan el clado hermano de los Testudinata. El nodo compartido por ambos clados está sostenido por varias

sinapomorfías tales como una apertura narium interna curvada posteriormente, un paraesfenoides corto y ancho, un flanco del pterigoides orientado longitudinalmente, ausencia de esternón mineralizado, foramen coracoideo rodeado por la escápula y el coracoides, húmero no rotado, cóndilos distales del fémur reducidos, pérdida de ambos centrales del pie y miembros cortos y robustos.

Por otro lado, otra hipótesis surgida del análisis cladístico de varios grupos de amniotas sugiere que los Lepidosauria y los Testudinata forman un grupo monofilético. Esta hipótesis fue recientemente desarrollada por Müller (2003, 2004) y Hill (2005). En el análisis de Hill (2005) el nodo que une Lepidosauria y Testudinata está sustentado por los siguientes caracteres, región postorbital del cráneo más larga que la preorbital, ausencia de cóclea elongada, presencia de foramen ectepicondilar, ausencia del cuarto trocánter en el fémur, astrágalo y calcáneo suturado o fusionado, presencia de ornamentación de los osteodermos tubercular (pustulada), ausencia de arteria pulmonar con tres válvulas semilunares, ausencia de corazón completamente dividido, ausencia de tubo de Eustaquio pasando a través de la base del cráneo que abre por una sola apertura en el techo de la faringe, ausencia de tres proteínas neurofilamentosas, la mayor parte del lumen del estómago por delante del píloro, presencia de visión color, ausencia de comportamiento de realizar nido, A pesar de que las tortugas se encuentren incluidas dentro del clado de los Diapsida en este análisis cladístico, esta inclusión no tiene valores de bootstrap altos (Hill, 2005). Lo mismo ocurre con el clado Testudinata + Lepidosauria que

posee un Bremer support de 1, por lo que con un paso más el clado colapsa (Hill, 2005).

Esta última hipótesis que vincula a las tortugas con los lepidosaurios tiene apoyo no sólo desde la anatomía del adulto sino también desde el desarrollo embrionario. Según lo señalaron varios autores, las tortugas y los lepidosauriformes comparten algunas características peculiares del desarrollo tales como la osificación temprana de los huesos postorbitales (temporales) (deBraga y Rieppel, 1997), el yugal con forma de medialuna en los primeros estadios del desarrollo (deBraga y Rieppel, 1997), la ausencia de radial en el carpo (deBraga y Rieppel, 1997), el patrón de osificación y forma de gancho del quinto metatarsal (Broom, 1924; deBraga y Rieppel, 1997), los centros de condricación del tarso proximal se unen formando un solo centro de osificación el cual dará origen al astrágalo y al calcáneo (deBraga y Rieppel, 1997; Sheil y Greenbaum, 2005) y la similitud en el desarrollo de la interclavícula de los escamados y de los Testudinata (entoplastrón) (deBraga y Rieppel, 1997).

Por último, la hipótesis que propone una vinculación entre las tortugas y los arcosaurios fue mencionada por varios autores, tales como deBeer (1937), Løvtrup (1977) y Gardiner (1993). Una revisión detallada realizada por Rieppel (2000) de los caracteres propuestos por dichos autores para sugerir relaciones de parentesco entre los arcosaurios y las tortugas, muestra que pocos caracteres pasan un análisis profundo.

1.4.1.3. Otras hipótesis sobre el origen de las tortugas:

Desde la morfología se han propuesto otras hipótesis sobre el origen de las tortugas más allá de los amniotas 'anápsidos' y diápsidos. Por ejemplo, Cope (1898) encontró un parecido entre *Otocoelus* y *Conodectes* (Otocoelidae, Temnospondyli) y las tortugas en la región del meato auricular (muesca ótica), en los arcos neurales que se superponían con la cintura escapular y en la complejidad de la región temporal del cráneo. Por ello, Cope (1898) propuso un nuevo orden, Chelydosauria, para incluir esta familia, Otocoelidae, y sugirió que este orden sería probablemente ancestral a los Testudinata y Pseudosuchia. Sin embargo Boulenger (1902) creó la familia de anfibios temnospondilos Dissorophidae, la cual incluía a *Dissorophus*, *Otocoelus* y otros géneros (Milner, 2003), por lo que Cope abandonó rápidamente la idea del orden Chelydosauria. Sin embargo Case (1905) siguió con la idea de Chelydosauria, pero restringió este orden a las familias Diadectidae y Otocoelidae, marcando siete puntos importantes en el cráneo de los diadectidos que indican afinidades con los Testudinata y concluyó que los caracteres en los cuales Chelydosauria (Otocoelidae y Diadectidae) comparten con las tortugas son los mismos que los diferencian de los Pareiasauria y Pariotichidae, por lo que parece probable que entre los Diadectidae haya formas muy cercanamente relacionadas al tronco ancestral de las tortugas. La opinión de Cope y Case, que las tortugas derivaron de los cotylosaurios (sensu lato) fue seguida por varios autores (Williston, 1904; Watson, 1914, entre otros).

Otros autores, tales como Holman (1969) encontraron similitudes en el postcráneo entre *Eunotosaurus* y las tortugas. También Holman (1969) propone a *Nyctiphruretus* (interpretado por Lee, 1995 como un Procolophonomorpha) como posible ancestro de las tortugas. Este autor sostiene que *Nyctiphruretus* comparte con las tortugas un techo craneano sólido, que la estructura ubicada en la parte posterior del cráneo se parece a la muesca ótica tipo tortuga, que la mandíbula es corta y que se relaciona al cráneo mediante huesos dispuestos verticalmente. Romer (1966) también notó que *Proganochelys* y *Nyctiphruretus*, poseían similitudes en la estructura del paladar. El hecho que este fósil se encuentre en el Pérmico de Rusia, genera un linaje fantasma de aproximadamente 60 millones de años hasta el origen de las tortugas. Por otro lado, señala que *Eunotosaurus* (Pérmico Medio de Sudáfrica) comparte con las tortugas una reducción en el número de vértebras y posee 8 costillas expandidas anteroposteriormente que casi se llegan a tocar unas con otras. Watson (1914) propuso que no era improbable que *Eunotosaurus* fuera el ancestro de las tortugas, ya que comparte con el arquetipo de las tortugas las siguientes características: 10 vértebras dorsales largas y extremadamente delgadas, la articulación de las costillas con las vértebras dorsales se desplazan hacia atrás, cresta ulnar corta y fuerte y la presencia de huesos dérmicos en la región dorsal del cuerpo. Esta hipótesis fue rechazada finalmente por Cox (1969) y posteriormente *Eunotosaurus* fue interpretado como un sinápsido aberrante (Lee, 1997).

1.4.2. Hipótesis propuestas a partir de datos moleculares:

Como consecuencia de que en la actualidad no hay representantes de amniotas 'anápsidos' (más allá de las tortugas si es que las consideramos 'anápsidos'), los resultados obtenidos con datos moleculares no permiten evaluar la hipótesis diápsida en contraposición a la 'anápsida'. Dentro de las hipótesis propuestas a partir de los datos moleculares podemos mencionar cuatro principales. Una de ellas propone a las tortugas como el grupo hermano de los demás reptiles, hipótesis que tiene ciertas similitudes con la concepción de las tortugas como amniotas 'anápsidos'. Otra hipótesis propone que las tortugas son el grupo hermano de los arcosaurios (cocodrilos más aves), mientras que otra más específica las vincula con los cocodrilos. Por último también se ha propuesto que los lepidosaurios son el grupo hermano de las tortugas. A continuación se detallan las hipótesis.

1.4.2.1. Tortugas como grupo hermano de los demás reptiles:

Este tipo de topología es la tradicional propuesta por Gauthier et al. (1988). El análisis de evidencia total realizado por Eernisse y Kluge (1993), el cual comprendió datos de ARNr 18S y 28S (Hedges et al., 1990), proteínas (mioglobinas, histona H2B, polipéptido pancreático, hemoglobina alfa y beta, alfa cristalina A e insulina) y morfología (Gauthier et al., 1988) analizado con máxima parsimonia dio como resultado un árbol con una topología igual a la obtenida por Gauthier et al. (1988). La topología obtenida muestra a las tortugas como el grupo hermano del clado (lepidosaurios(cocodrilos + aves)) (Eernisse y

Kluge, 1993). A pesar de este resultado, cuando fueron analizados solo los datos de ARNr los árboles obtenidos mostraban una topología similar a la obtenida por Hedges et al. (1990), en donde las aves y los mamíferos forman un grupo monofilético (Haematothermia) (Eernisse y Kluge, 1993). Una topología similar a la obtenida por Eernisse y Kluge (1993) fue obtenida también por Caspers et al. (1996) analizando las secuencias de ADNc de las proteínas del ojo alfaA-cristalina utilizando máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (ML) y neighbor joining (NJ).

1.4.2.2. Tortugas como grupo hermano de Archosauria (cocodrilos y aves):

Tanto los resultados de Kumazawa y Nishida (1999) como los de Rest et al. (2003) obtenidos a partir de genes mitocondriales sugieren que las tortugas y los arcosaurios (cocodrilos + aves) conforman un grupo monofilético con altos valores de soporte (cercaos al 100% de bootstrap). Esta hipótesis de relaciones filogenéticas de las tortugas plantea que las fenestras típicas de los diápsidos se pierden en el clado de las tortugas (Kumazawa y Nishida, 1999). Por ello, los autores sugieren que como otros diápsidos han perdido alguna de sus fenestras (notosaurios, plesiosaurios, ictiosaurios, ankylosaurios y trilofosaurios), las podrían haber perdido también las tortugas. Kumazawa y Nishida (1999) proponen que los trilofosaurios y las tortugas comparten algunas características (como lo son la pérdida de dientes en los premaxilares y del cuarto trocánter) sugiriéndolos como arcosaurios 'parecidos' a las tortugas. Resultados similares fueron obtenidos por Cao et al. (2000) a partir del análisis con ML de 12

proteínas codificadas en el 'H- strand' del ADN mitocondrial, secuencias cortas (12S) y largas (16S) de ARNr mitocondrial, y por Hedges y Poling (1999) utilizando ARNr 18S, ARNr 28S, alfa cristallina A, alfa enolasa, alfa globina, beta globina, c-mos protooncógeno, lactosa dehidrogenasa A (LDHa), lactosa dehidrogenasa B (LDHb) y mioglobina. Otros estudios, como el de Zardoya y Meyer (1998) y el de Iwabe et al. (2005) también sugieren que las tortugas son el grupo hermano de los arcosaurios.

1.4.2.3. Tortugas como grupo hermano de los cocodrilos:

Mannen et al. (1997) analizaron el gen que codifica la isoenzima lactasa deshidrogenasa LDH- A y B en varios grupos de amniotas. Los autores obtuvieron distintos resultados según se analizaban las secuencias con máxima parsimonia o con neighbor joining y según el gen que se analizaba (LDH- A o B). Con la metodología de MP y de NJ, la LDH- A agrupa a las tortugas con los cocodrilos (clado sostenido con valores de bootstrap mayores al 75% en ambos análisis). Por el contrario los resultados obtenidos con MP y NJ a partir de la LDH- B, muestran que las tortugas forman un grupo monofilético con las aves (100% bootstrap con MP y 34% con NJ), el cual tiene como grupo hermano a los cocodrilos; la posición de los lagartos es singular ya que son el grupo hermano de mamíferos + resto de los reptiles, ambos grupos poseen un bootstrap del 79% (Mannen et al., 1997). Los autores piensan que las inusuales disposiciones de los lagartos en el árbol de MP de la LDH- B y del NJ tanto de la LDH- A como de la B, se debe a un error de muestreo más que reflejar fehacientemente la relación

de parentesco (Mannen et al., 1997). Más tarde Mannen y Li (1999) realizaron varios análisis filogenéticos utilizando diferentes metodologías sobre los mismos genes. Los resultados obtenidos muestran un fuerte sostén para la hipótesis que propone que los cocodrilos son el grupo hermano de las tortugas.

La hipótesis que sostiene que las tortugas y los cocodrilos forman un grupo monofilético es apoyada también por los estudios realizados por Hedges y Poling (1999) los cuales incluyeron 340 secuencias disponibles de proteínas y de varias secuencias de ADN representando 24 genes nucleares y 9 mitocondriales, la secuencia de la región codificante de la alfa enolasa (fosfopirubato hidratasa) y del gen del ARN ribosomal 18S de numerosos amniotas (Hedges y Poling, 1999). El análisis combinado de los datos de las proteínas nucleares, realizado con máxima verosimilitud y máxima parsimonia, dio como resultado un grupo monofilético formado por las tortugas y los cocodrilos, clado sostenido de forma robusta (mayor al 97%) (Hedges y Poling, 1999). Los autores sostienen que hay ciertas similitudes entre los aetosaurios y las tortugas, como lo es la presencia cabezas pequeñas, de mandíbulas con picos córneos, de dientes muy reducidos y hasta ausentes en las tortugas, como así también observaron similitudes morfológicas en las espinas neurales de las vértebras cervicales de ambos grupos (Hedges y Poling, 1999). Evidencias provenientes del análisis de esperma también sugieren similitudes entre el esperma de los cocodrilos y de las tortugas (Saita et al., 1987).

Los datos analizados por Hedges y Poling (1999) permiten estimar el tiempo de divergencia entre los grupos de amniotas. Según estos cálculos los

escamados divergieron de los otros reptiles hace 245 \pm 12.2 Ma, las aves lo hicieron de los cocodrilos + tortugas hace 228 \pm 10.3 Ma y los cocodrilos se separaron de las tortugas hace 207 \pm 20.5 Ma. El momento de divergencia entre las tortugas y los cocodrilos es coincidente con lo mostrado por el registro fósil, ya que las tortugas más antiguas halladas provienen de sedimentitas de 210 Ma aproximadamente (*Proganochelys quenstedti* y *Proterochersis robusta* de Alemania y *Palaeochersis talampayensis* de Argentina). Por otro lado, Kumar y Hedges (1998) realizaron otras estimaciones sobre el tiempo de divergencia, mediante el método de distancia promedio. Los resultados muestran que la divergencia entre los anfibios y amniotas fue hace 382,9 \pm 15,6 ma, la divergencia entre los escamados y (aves(cocodrilos + tortugas)) fue hace 250,3 \pm 17,4 ma; la divergencia entre aves y cocodrilos + tortugas fue hace 214,2 \pm 23,1 ma y entre cocodrilos y tortugas hace 151, 6 \pm 23,7 ma. Los tres primeros se corresponden con el registro fósil, pero no lo hace el último.

1.4.2.4. Tortugas como grupo hermano de los lagartos:

Un estudio realizado sobre hemoglobinas para establecer las relaciones de parentesco entre los amniotas combinando los árboles de consenso del análisis de MP, NJ y ML obtenidos a partir de la alfa hemoglobina (A y D) muestra dos historias distintas, una para la alfa hemoglobina A y otra para la D (Gorr et al., 1998). El análisis de la hemoglobina A muestra a las tortugas (*Chrysemys*), *Sphenodon* y a las aves formando una tricotomía (bootstrap menor al 50%), cuyo grupo hermano está representado por los cocodrilos. Ambos grupos

forman un grupo monofilético que posee como grupo hermano a los escamados (Gorr et al., 1998). En cambio el análisis de la alfa hemoglobina D muestra a las tortugas (*Chrysemys* y *Phrynops*) formando un grupo monofilético con *Sphenodon* (bootstrap del 52% o menor al 50%, MP o NJ respectivamente), teniendo como grupo hermano a las aves; los escamados permanecen como el grupo hermano de los grupos anteriormente nombrados (Gorr et al., 1998). El resultado obtenido a partir de la beta hemoglobina muestra a las tortugas como el grupo hermano del grupo formado por aves, tuatara y escamados (tricotomía) (bootstrap del 87 y 75%, MP y NJ respectivamente). Por fuera de este gran grupo se ubican los cocodrilos (Gorr et al., 1998).

1.4.2.5. Otros resultados:

El análisis realizado por Hedges et al. (1990) muestra que cada gen y proteína utilizados, como así también la metodología seguida producen árboles que difieren uno de otro. Analizando la secuencia de ARNr 18S utilizando máxima parsimonia (MP) se obtuvieron 12 árboles igualmente parsimoniosos, de los cuales se obtuvo un árbol de consenso de mayoría. En este último se observa que las tortugas son el grupo hermano de todos los amniotas restantes (cocodrilos, escamados, aves y mamíferos), clado con un bootstrap del 64%. En cambio en el análisis realizado con neighbor- joining (NJ) el árbol muestra a las tortugas y a los cocodrilos formando un grupo monofilético sustentado por un bootstrap de 50%. La secuencia de ARNr 28S analizada con MP recupera a las tortugas junto con los Ambystomatidae (salamandras) forman un grupo

monofilético (51% de bootstrap), el cual se encuentra emplazado en un politomía junto con los mamíferos, escamados, aves y cocodrilos. El mismo agrupamiento de tortugas y cocodrilos ocurre utilizando el NJ, pero la politomía entre los diferentes grupos de amniotas queda más resuelta. Sin embargo el análisis utilizando los genes ARNr 28S es inconclusivo según Hedges et al. (1990). Cuando ambas secuencias se analizaron en forma conjunta, el árbol obtenido mediante un análisis de MP muestra que las tortugas y los cocodrilos forman un grupo monofilético sustentado por un bootstrap del 68%. Diferente es el resultado obtenido a partir de NJ, en el cual se observa que las tortugas forman un grupo monofilético con los escamados, mientras que los cocodrilos lo hacen con las aves y los mamíferos. Cuando se analizaron las secuencias de aminoácidos para 7 proteínas (alfa cristalina, alfa hemoglobina, beta hemoglobina, citocromo c, histona H2B, insulina y mioglobina) utilizando MP se observa que las tortugas junto con los cocodrilos forman un grupo monofilético (62% bootstrap), el cual es el grupo hermano de las aves, mamíferos y escamados. El resultado obtenido en el NJ muestran a las tortugas como grupo hermano del resto de los amniotas. El análisis de evidencia total considerando las 7 proteínas y las secuencias de ARNr 18S y 28S, MP obtuvo un árbol con la tortugas y los cocodrilos formando un grupo monofilético (84% bootstrap), mientras que el árbol obtenido mediante NJ muestra las tortugas son el grupo hermano de las aves + cocodrilos.

1.5. Conclusión

Las tortugas son un grupo monofilético de amniotas cuyo Bauplan se originó hace 210 Ma aproximadamente y permaneció ‘casi’ sin modificaciones hasta la actualidad. Las peculiaridades morfológicas de este clado y la falta de ‘intermediarios’ entre las tortugas y otros clados de amniotas han conllevado a uno de los desafíos más grandes en la evolución de los amniotas, encontrar la posición filogenética de los Testudinata. Numerosos han sido los intentos por comprender el origen de las tortugas, tanto desde la morfología como desde la biología molecular, sin embargo no se ha llegado a un resultado convincente. La variedad de resultados obtenidos está denotando varios puntos que deberían ser mejorados en análisis venideros. Por un lado, los resultados obtenidos a partir del análisis de datos moleculares pueden estar influenciados por problemas de ramas largas y de enraizamiento. Estos problemas pueden resolverse, por ejemplo, incrementando el muestreo taxonómico. Por otro lado, se debería reconsiderar la homología de numerosos caracteres morfológicos, se debería aumentar el muestreo taxonómico y de caracteres (incluir datos morfológicos de taxones actuales y fósiles, moleculares y embrionarios), y analizarlos en un contexto de evidencia total, análisis que no se ha realizado hasta la fecha, pero que podría ser realizado dada la tecnología disponible en la actualidad.

CAPITULO 2

ANTECEDENTES



CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES

2.1. Introducción

Los primeros restos indiscutibles de tortugas encontrados a nivel mundial se remontan al Triásico Tardío con el hallazgo de los esqueletos casi completos de *Proganochelys quenstedti* (Alemania) y de *Palaeochersis talampayensis* (Argentina) (Baur, 1887; Rougier et al., 1995). Restos similares a *Proganochelys quenstedti* han sido recuperados también en sedimentos del Triásico Superior de Tailandia (*Proganochelys rucha*) y de Groenlandia (*Proganochelyidae* indet.) (Broin, 1985; Jenkins et al., 1994). En sedimentitas también del Triásico Superior de Alemania se han hallado restos postcraneanos asignados a la especie *Proterochersis robusta* (Fraas, 1913), por algunos autores (Gaffney et al., 2007 y referencias allí citadas) considerada como el representante más antiguo del stem de Pleurodira, mientras que para otros autores sería una tortuga ubicada por fuera del crown group de Testudines (Rougier et al., 1995; Sukhanov, 2006; Joyce, 2007; Sterli, 2008). Estos hallazgos en diferentes partes del globo durante el Triásico Tardío indican que las tortugas en ese momento se encontraban ampliamente distribuidas y que su origen debe rastrearse al menos en el Triásico Medio. Relacionado con este último punto, Wild (1972) presentó un fragmento de hueso como los restos de tortuga más antiguos provenientes del Triásico Medio de Alemania. Sin embargo, no fue hasta que Karl (2005) nominó la especie como *Priscochelys hegnabrunnensis* y luego que Joyce y Karl (2006) la

propusieron como el representante más basal del clado de los Testudinata que cobró importancia. A pesar de ser considerada por dichos autores como una tortuga, la naturaleza fragmentaria de los restos no permite considerarla con certeza como un representante de este clado (obs. pers.).

Durante el Jurásico Temprano y Medio el registro de tortugas fósiles es fragmentario, pero cabe destacar que estos hallazgos se encuentran distribuidos en diferentes puntos del globo (América del Sur y del Norte, Asia, Europa y África). En el Jurásico Tardío, el registro es más abundante y nos señala la primera gran conquista del ambiente marino llevada a cabo por las tortugas. Restos de tortugas marinas del Jurásico Tardío se hallaron en Europa (*Platycheilus oberndorferi*, *Thalassemys marina*, *Solnhofia parsonsi*, *Plesiochelys etalloni*, entre otras), en las Antillas (*Caribemys oxfordiensis*) y en Patagonia (*Notoemys laticentralis* y *Neusticemys neuquina*) (Gaffney, 1975c, 1975b; Rieppel, 1980; Gasparini et al., 1997; de la Fuente y Iturralde- Vinent, 2001). El registro de tortugas del Jurásico Tardío continental se encuentra restringido a Asia y a América del Norte.

A continuación se detalla el registro fósil de tortugas continentales del Jurásico a nivel mundial y en Patagonia, haciendo una síntesis de la importancia que adquiere este período en la evolución de las tortugas a la luz de las dos hipótesis preponderantes en este momento (Gaffney 1975c; Rougier et al., 1995; Sukhanov 2006; Gaffney et al., 2007; Joyce 2007).

2.2. Registro fósil de tortugas del Jurásico continental

Las localidades con tortugas fósiles de edad jurásica a nivel mundial son pocas y en la mayoría de los casos los restos de tortugas son fragmentarios, pero sin embargo los hallazgos se han producido en diferentes localidades alrededor del globo. El registro fósil de tortugas en el Jurásico Temprano se encuentra representado por tres especies de tortugas. El registro más completo, representado por varios especímenes, proviene de afloramientos de la Formación Kayenta en Arizona (USA) y corresponde a *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987). Esta tortuga fue originalmente presentada por Gaffney et al. (1987) como el primer representante del stem de Cryptodira, sin embargo Joyce (2007) y Sterli (2008) realizando un análisis cladístico más inclusivo sostienen que *Kayentachelys aprix* pertenece al stem group de Testudines, no perteneciendo, por ende, ni al clado Cryptodira ni al clado Pleurodira. Continuando con el registro de tortugas del Jurásico Temprano, los dos últimos registros para este período están representados por fósiles fragmentarios. Uno corresponde a un cráneo hallado en la Formación Elliot, de Sudáfrica, descrito como *Australochelys africanus* por Gaffney y Kitching (1994; 1995) e identificado como una tortuga del stem de Testudines por dichos autores y por otros tantos (Rougier et al., 1995; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007). Para algunos autores (Rougier et al., 1995; Sterli et al., 2007) *Australochelys africanus* conformaría, a su vez, un grupo monofilético junto con *Palaeochersis talampayensis* del Triásico Superior de Argentina que fue denominado Australochelyidae. Por último resta mencionar a *Indochelys spatulata* (Datta et al., 2000) de la Formación Kota en

India representada por un caparazón y plastrón. A pesar de que Datta et al. (2000) sugieren que *Indochelys spatulata* es una Pancryptodira, no realizaron ningún análisis cladístico para fundar su hipótesis. De acuerdo al análisis filogenético presentado en Sterli (2008) *Indochelys spatulata* no es una Pancryptodira, sino que es una tortuga del stem de Testudines, cercanamente relacionada con *Kayentachelys aprix* (ver Capítulo 4).

Hasta hace un par de años atrás el registro de tortugas durante el Jurásico Medio era muy escaso y limitado a restos fragmentarios provenientes de África y Europa y a restos más completos de China y de Mongolia. Afortunadamente en los últimos años el hiato en el registro fósil de tortugas que existía en el Jurásico Medio se ha ido llenado con el descubrimiento de nuevas especies alrededor del mundo. Entre los especímenes más completos del Jurásico Medio se encuentra *Heckerochelys romani* de Moscú, Rusia (Sukhanov, 2006). Esta especie fue reconocida por Sukhanov (2006) como una tortuga perteneciente al stem de Testudines, o sea antes de la dicotomía entre los dos grupos representados actualmente, Cryptodira y Pleurodira. Otro hallazgo reciente fue el de unos caparazones y plastrones recuperados en Tailandia y descritos por Tong et al. (2002) como *Siamochelys pensinsularis*. Tong et al. (2002) sugieren que *Siamochelys pensinsularis* es un Pancryptodira sin embargo ellos no realizaron ningún análisis cladístico en el cual basar su hipótesis. Los restos de tortugas hallados en China y Mongolia pertenecen a unos grupos del stem de Cryptodira muy peculiares identificadas como Xingjianchelyidae y Chengyunchelyidae, grupos que se extinguieron en el Jurásico Tardío. Uno de

los últimos descubrimientos que van completando el registro fósil de tortugas continentales durante el Jurásico es el de los restos hallados en Escocia (Anquetin, 2007). Esta nueva especie se encuentra bajo estudio, sin embargo estudios preliminares sugieren que se trataría de un nuevo representante del stem de Testudines (Anquetin, 2007; Anquetin com. pers., 2007).

A pesar de que los hallazgos producidos en el Jurásico Medio de Europa (Gillham, 1994; Sukhanov, 2006; Anquetin, 2007) y de África (Broin, 2000) correspondan a restos fragmentarios y de posición filogenética incierta, estos hallazgos son útiles desde el punto de vista de la paleobiogeografía de las tortugas durante ese período de tiempo (ver Capítulo 5). Estos descubrimientos nos indican la presencia de este grupo de amniotas en la mayoría de los continentes durante el Jurásico Medio-Tardío: América, Europa, África y Asia (sin registros encontrados en la Antártida y Australia).

Los hallazgos de tortugas continentales del Jurásico Tardío son un poco más abundantes, pero se encuentran restringidos a América del Norte y Asia. En América del Norte se reconocen 4 especies halladas en la Formación Morrison: *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Dorsetochelys buzzops* y *Uluops uluops* (Gaffney, 1979b; Brinkman et al., 2000). En cambio en Asia se encuentran varias especies de los ya nombrados xinjiangchelyidos, chengyungchelyidos, *Sinemys lens* (Brinkman y Peng, 1993) y el recientemente redescrito y reinterpretado *Yehguia tatsuensis* (Ye, 1963; Danilov y Parham, 2006). Numerosos análisis filogenéticos (Gaffney y Meylan, 1988; Gaffney, 1996; Hirayama et al., 2000; Joyce, 2007) sugieren que varios taxones del Jurásico

Tardío continental pertenecen al crown group Testudines, e incluso se ha propuesto que *Yehguia tatsuensis* (Danilov y Parham, 2006) pertenecería al crown group Cryptodira, siendo el representante más antiguo del grupo.

Es en este contexto de hallazgos de tortugas del Jurásico continental que los restos descubiertos en Patagonia cobran importancia. Además de constituir los primeros restos registrados en Gondwana entre el Jurásico Medio-Tardío, se pueden considerar entre los más completos para la misma época, representado por restos craneanos y postcraneanos.

2.3. Importancia de los nuevos hallazgos de tortugas en el Jurásico continental de Patagonia:

La importancia del descubrimiento de tortugas en el Jurásico Medio-Tardío continental de Patagonia radica en que el Jurásico es un período de tiempo clave en la evolución de las tortugas como lo indican las dos hipótesis propuestas sobre la historia evolutiva del grupo. Las evidencias disponibles hasta el momento indican que durante el Jurásico y más precisamente en el Jurásico Tardío, se habría producido una gran diversificación de las tortugas, que luego habría continuado durante el Cretácico, momento en el cual se han hallado los fósiles más antiguos de varias familias modernas de tortugas (Danilov y Parham, 2006). Ambas hipótesis difieren en el tiempo y en el modo que se produce la aparición de los dos grupos de tortugas modernas, Cryptodira y Pleurodira (ver Capítulo 1). A continuación se detallan ambas hipótesis y cómo se interpretan ciertos caracteres a la luz de cada una de ellas.

La primera hipótesis basada en el principio de máxima parsimonia fue propuesta por Gaffney (1975c) y desarrollada por él y por otros autores hasta la actualidad (Gaffney et al., 2007 y referencias allí citadas). En esta hipótesis se propone que todas las tortugas vivientes y extintas, excepto *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus*, pertenecen a uno de los dos grupos de tortugas vivientes, Pleurodira o Cryptodira. Esta hipótesis sostiene que tan pronto como aparecieron las tortugas en el registro fósil en el Triásico Tardío, ya se habrían diferenciado en los dos grupos de tortugas modernas, ya que *Proterochersis robusta* (del Triásico Superior de Alemania) y *Kayentachelys aprix* (del Jurásico Inferior de América del Norte) son interpretadas como la panpleurodira y la pancryptodira más antiguas, respectivamente.

Por otro lado, la otra hipótesis sostiene que la diferenciación de los grupos modernos de tortugas fue más reciente, durante el Jurásico Medio a Tardío. Esta hipótesis fue desarrollada por Joyce (2007) y expandida por Sterli (2008), pero esta reinterpretación de la historia evolutiva de las tortugas comenzó años antes con la Tesis de maestría de Dryden (1988) y con el trabajo de presentación de *Palaeochersis talampayensis* (del Triásico Superior de Argentina) realizado por Rougier et al. (1995). En esta hipótesis numerosos taxones antes considerados como pertenecientes a alguno de los stems de los dos crown groups de tortugas (Pleurodira o Cryptodira), fueron reinterpretados como pertenecientes al stem de Testudines, por lo que no se los considera ni pancryptodiras ni panpleurodiras. Las especies antes consideradas

pancryptodiras y que bajo esta hipótesis se consideran tortugas del stem de Testudines son: *Kayentachelys aprix*, *Meiolania platyceps*, *Mongolochelys efremovi*, y *Kallokibotion bajazidi*. En esta hipótesis *Proterochersis robusta*, es considerada una tortuga del stem de Testudines, en vez de una del stem de Pleurodira. La incorporación de varias especies del tortugas del Jurásico en un contexto filogenético cladístico realizado por Sterli (2008), sugiere que la diversidad de tortugas pertenecientes al stem de Testudines es mucho más grande de lo que se pensaba anteriormente.

En estos últimos años, no sólo se ha propuesto esta nueva hipótesis sobre la evolución de las tortugas, sino que se ha reinterpretado la evolución de ciertos caracteres, antes considerados sinapomorfías del grupo de las cryptodiras (Gaffney, 1975c). El estudio de la tortuga del Jurásico Inferior de América del Norte, *K. aprix*, ha permitido conocer la anatomía detallada del cráneo de un fósil clave para la interpretación de la evolución de las tortugas, no sólo por estar muy completo sino por la buena preservación del mismo. Sterli y Joyce (2007) concluyen que *K. aprix* no posee un proceso troclear ótico desarrollado y que una serie de caracteres anteriormente considerados como sinapomorfías de las cryptodiras, podrían ser en realidad sinapomorfías de clados más inclusivos (Joyce, 2007; Sterli, 2008) (Figura 2.1). Entre estos caracteres cabe citar la presencia de un epipterigoides, la presencia del contacto entre el prefrontal y el vómer, la presencia de un proceso troclear ótico y la presencia de un flanco vertical en el pterigoides (Sterli y Joyce, 2007). Este tema se desarrollará más en detalle en el Capítulo 4, junto con los nuevos datos

aportados por los hallazgos de las tortugas del Jurásico continental de Patagonia.

Como resultado de que ambas hipótesis difieren, entre otras cosas en situar el origen de los grupos modernos a fines del Triásico (ca. 210 millones de años) o a mediados o fines del Jurásico (ca. 160 millones de años), todos los fósiles hallados entre este lapso son muy importantes para poder dislumbrar la anatomía de las tortugas y consecuentemente poder establecer las relaciones de parentesco entre las mismas. Es en este contexto que la descripción anatómica, el estudio filogenético y paleobiogeográfico de las tortugas halladas en el Jurásico continental de Patagonia cobran importancia. En los capítulos siguientes se tratarán estos temas en forma detallada, discutiendo en cada caso, los datos brindados por estos nuevos hallazgos.

2.4. Localidades con restos de tortugas del Jurásico continental en Patagonia

Hasta este momento se reconocen tres localidades con sedimentitas del Jurásico de origen continental en Patagonia que contienen restos de tortugas. Las tres localidades se hallan en la provincia de Chubut, en las cercanías de Cerro Cóndor en el curso medio del Río Chubut dentro de lo que se considera la Cuenca Cañadón Asfalto (Homoc et al., 1991). Dos de las tres localidades se ubican en sedimentitas de la Formación Cañadón Asfalto (localidad Queso Rallado y en el cañadón Bagual), mientras que la tercera se encuentra en la Formación Cañadón Calcáreo (localidad Estancia Dionide Mesa) (Figura 2.2). A continuación se hace una breve reseña de la geología de la región de Cerro

Cóndor y particularmente de las formaciones Cañadón Asfalto y Calcáreo.

Además se menciona la flora y fauna acompañante hallada en cada formación.

2.4.1. Cuenca Cañadón Asfalto (Homovc et al., 1991)

La Cuenca de Cañadón Asfalto forma parte de la cuenca de mayor extensión que se desarrolló durante el Triásico-Cretácico en la región central de las provincias de Chubut y Río Negro y que Cortiñas (1996) denominó Cuenca de Somuncurá-Cañadón Asfalto. Esta última se encuentra separada de las cuencas Neuquina y del Colorado por el Macizo Nordpatagónico (borde pasivo), de las cuencas de Valdés- Rawson y San Jorge (offshore) por el Alto Río Chico- Sierra Grande (borde pasivo) y de la cuenca de Ñirihuau por la Dorsal de Concepción- Chubut (borde activo). Para una descripción más simple esta cuenca puede dividirse en tres regiones: sudoeste (SW), noroeste (NW) y noreste (NE). La región sudoeste de la misma fue referida por Homovc et al. (1991) como Cuenca Cañadón Asfalto, la cual se describe más en detalle a continuación.

La Cuenca Cañadón Asfalto se desarrolló en la provincia de Chubut en los alrededores de la localidad de Cerro Cóndor, en el curso medio del río Chubut (Figari et al., 1996). La evolución de esta cuenca está muy relacionada con los sucesos acaecidos en la Dorsal de Concepción- Chubut (Cortiñas, 1996).

2.4.1.1. Rocas que rellenan la Cuenca de Cañadón Asfalto:

El basamento de la Cuenca Cañadón Asfalto está formado por rocas metamórficas correspondientes al Precámbrico Tardío- Paleozoico Temprano y al Carbonífero- Pérmico. Por encima del basamento Figari y Courtade (1993) reconocen cuatro ciclos sedimentarios denominados Megasecuencias, limitadas cada una por discordancias regionales (Figura 2.3):

- Megasecuencia 0: Representa un período de extensión en el cual se produce el adelgazamiento litosférico (cubeta extensional) y que está caracterizado por depósitos fluvio- deltaicos (Figari et al., 1996) reconocidos como Formación Las Leoneras de edad liásica, aflorante en la Sierra de Taquetrén y su equivalente Formación Puesto Lizarralde.
- Megasecuencia I: Esta megasecuencia está caracterizada por el desarrollo de cubetas asimétricas con bloques fallados y rotados (hemigraben juvenil). En la corteza litosférica se produce una zona de despegue, atenuación y fuerte subsidencia, originando los depósitos volcanoclásticos del Grupo Lonco Trapial. Luego se produce una etapa tranquila en la cual se depositan las rocas calcáreas, biohermales, pelitas, arenas y conglomerados con intercalaciones de basaltos, pertenecientes a la Formación Cañadón Asfalto [Formación Cañadón Asfalto parte inferior sensu Figari y Courtade (1993) y Formación Cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas sensu Silva Nieto et al. (2003)]. Estos depósitos se asignan a una plataforma carbonática lacustre que sufre variaciones del nivel de base (Figari et al., 1996). En los períodos de nivel de base bajo se produce una exposición subaérea y se depositan

sedimentos con aportes de terrígenos, mientras que en los de nivel de base alto se desarrollan las construcciones biohermales y las lutitas (Figari et al., 1996). La edad de esta megasecuencia se calcula desde bajociana- batoniana hasta caloviana- oxfordiana (Figari et al., 1996).

- Megasecuencia II: Durante esta etapa se desarrolla una fuerte asimetría del graben, continúa el fallamiento y la rotación de bloques y se reactivan viejas fallas restringiendo la sedimentación a ciertos depocentros (hemigraben maduro). La deformación continúa hasta producir el aislamiento hidrológico de los depocentros, originando cuencas lacustres. Esta Megasecuencia está constituida por secuencias cíclicas de pelitas lacustres, várnicas, carbonosas con abundantes restos de *Estherias*. Estos sedimentos corresponden a la Formación Cañadón Calcáreo [Formación Cañadón Asfalto parte superior sensu Figari y Courtade (1993) y Formación Cañadón Asfalto, Miembro Puesto Almada sensu Silva Nieto et al. (2003)]. La edad de dicha formación es controvertida (ver 2.4.3).
- Megasecuencia III: Se produce fracturación, basculamiento y rotación de bloques por procesos extensivos o transtensivos que producen la reactivación de fallas. Luego se produce una etapa de subsidencia térmica, desarrollándose un ciclo piroclástico grande. Entre la culminación de esta etapa y el comienzo de la siguiente se produce la ingesión del mar Campaniano- Daniano. En esta Megasecuencia se incluye a las Formaciones Los Adobes y Cerro Barcino (Figari et al., 1996) correspondientes al Grupo Chubut. La Formación Los Adobes está representada por un cambio de

espesor y de facies que indican un estadio de reactivación tectónica (Figari et al., 1996). En cambio la Formación Cerro Barcino se caracteriza por un espesor constante y por el desarrollo de paleosuelos, interpretado por Figari et al. (1996) como un estadio de subsidencia termal. Figari y Courtade (1993) también consideraron dentro de esta Megasecuencia a las Formaciones Paso del Sapo y Lefipán formadas por niveles de sedimentos marinos y estuariales de edad campaniana- daniana y a la Formación Salamanca. En cambio Figari et al. (1996) no consideran a estas formaciones como pertenecientes a la Megasecuencia III, ya que se encuentran dispuestas en forma discordante por encima de los sedimentos atribuidos a las formaciones Los Adobes y Cerro Barcino. En el techo de la secuencia se observan sedimentos indiferenciados, niveles basálticos y derrubio del Terciario y niveles aterrazados y cubierta aluvional del Cuaternario.

Por último, culminando la depositación de la Megasecuencia III se produce una etapa de inversión tectónica, cuyo esfuerzo compresivo permite la reactivación de algunas fallas.

Las cuatro primeras megasecuencias se corresponden con la fracturación del Gondwana (Triásico Tardío- Cretácico Tardío), mientras que la última parece corresponderse con el Segundo Movimiento Ándico (Figari et al., 1996).

2.4.1.2. Morfoestructura de la Cuenca de Cañadón Asfalto:

Las fallas y pliegues encontrados en la región confirman la presencia de un conjunto de cubetas extensionales o transtensionales elongadas en dirección NW-SE, una moda secundaria WSW-ENE y una menor N-S (Figari y Courtade, 1993, Figari et al., 1996). La primera dirección está asociada a la Zona de Falla de Gastre (interpretada como un sistema “principal dextral strike slip”, relacionado con la ruptura de Gondwana (Geuna et al., 1993; Figari et al., 1996). En esta dirección se encuentran los depocentros del Jurásico y Cretácico, cuyo borde activo es el SW y el de “flexural rollover” es el NE. El fracturamiento secundario se relaciona con desplazamientos laterales menores, producidos durante la acomodación en una etapa extensional; mientras que el fracturamiento menor se lo relaciona con una etapa compresiva post Formación Salamanca, la cual invierte fallas o produce nuevas (Figari et al., 1996). La presencia de bordes activos y pasivos, sumados a la asimetría del relleno sedimentario sugiere la presencia de cuencas tipo hemigraben (Figari y Courtade, 1993).

Por otro lado Silva Nieto et al. (2003; 2007) sugieren que las fallas principales poseen un componente de desplazamiento de rumbo por lo que interpretan a la cuenca como de pull-apart o strike-slip cuyos sedimentos se encuentran deformados como consecuencia de una deformación sinsedimentaria con slumpings y pliegues que pueden ser en echelón (Figura 2.4). Estos mismos autores proponen que la cuenca de Cañadón Asfalto estaría constituida a su vez por varios depocentros aislados y diacrónicos. Silva Nieto

et al. (2007) llegaron a dicha conclusión ya que han reconocido diferencias en la composición taxonómica de las asociaciones de palinomorfos y conchostracos en los distintos depocentros. Por ejemplo para el depocentro de Cerro Cóndor se calcula una edad caloviana-oxfordiana, para Estancia Fossati-La Manea, Kimmeridgiano-Titoniano y para el cañadón Calcáreo una edad cretácica temprana baja (Silva Nieto et al., 2007).

2.4.1.3. Interpretaciones sobre la estratigrafía de las rocas sedimentarias

Jurásicas de la Cuenca de Cañadón Asfalto:

Como consecuencia de que hay diferentes interpretaciones sobre la geología de la cuenca de Cañadón Asfalto (Figuras 2.5 y 2.6), se cree oportuno aclarar que el esquema estratigráfico seguido en la presente Tesis corresponde al publicado por Figari y Courtade (1993) y Figari et al. (1996) y seguido por Rauhut (2003). Se prefiere, al menos por el momento, este esquema estratigráfico porque las interpretaciones estratigráficas realizadas por Silva Nieto y colaboradores sobre la región han sido publicadas principalmente en forma de resúmenes, por ende las equivalencias entre las distintas interpretaciones no es del todo clara.

A continuación se detallan las dos formaciones de origen continental en las cuales se han hallado restos de tortugas en Patagonia. La primera corresponde a la Formación Cañadón Asfalto (que constituye la parte superior de la Megasecuencia I de Figari y Courtade, 1993) (Figura 2.3). La segunda

corresponde a la Formación Cañadón Calcáreo (que conforma la parte inferior de la Megasecuencia II de Figari y Courtade, 1993).

2.4.2. Formación Cañadón Asfalto (=Formación Cañadón Asfalto inferior Figari y Courtade, 1993; Formación Cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas sensu Silva Nieto et al., 2003) (Figura 2.7):

La Formación Cañadón Asfalto fue definida por Stipanivic et al. (1968) para denominar parte de la sucesión antes conocida con el nombre de “Serie Porfirítica de la Patagonia extrandina” (Feruglio, 1949) que aflora en el curso medio del río Chubut entre las localidades de Paso de Indios y Paso del Sapo, más precisamente en las cercanías de la localidad Cerro Cóndor (S 43° 25' 17,64"; W 69° 9' 45,36"). Stipanivic et al. (1968) describen a la Formación Cañadón Asfalto como una sucesión de aproximadamente 200 metros de tobas con intercalaciones de lutitas negras portadoras de *Estheria* e improntas vegetales que podría ser discordante con los mantos porfiríticos oscuros subyacentes (Formación Lonco Trapial). Por encima de la Formación Cañadón Asfalto yacen en forma discordante sedimentitas correspondientes a la Formación Cañadón Calcáreo (Proserpio, 1987) y en otros sectores de la cuenca sedimentitas cretácicas de la Formación Los Adobes, correspondiente al Grupo Chubut (Stipanivic et al., 1968; Figari et al., 1996).

A pesar de que Stipanivic et al. (1968) fueron los primeros en asignarle un rango de Formación a las rocas de la serie porfirítica de la Patagonia extrandina aflorantes en el curso medio del Río Chubut, los estudios realizados en este área

se remontan a principios del siglo XX. Piatnitzky (1936) reconoció estas rocas como la “Serie Esquistosa N” de edad cretácica, mientras que Feruglio (1949) las asignó a la serie superior del “Complejo de la Sierra de Olte” (Homovc et al., 1991).

2.4.2.1. Ambientes de la Formación Cañadón Asfalto:

La mayor parte de la Formación Cañadón Asfalto se depositó en un ambiente, con aportes de sistemas fluviales, desarrollado en un clima cálido semiárido a árido con intercalaciones de erupciones volcánicas (Volkheimer, 1972; Silva Nieto et al., 2002; Cabaleri y Armella, 2005). Sin embargo, como resultado de la estructura de la Cuenca Cañadón Asfalto, durante el Jurásico se produjeron numerosas subcuencas de pequeña extensión, en cada una de las cuales se desarrollaron ambientes sedimentarios distintos (Silva Nieto et al., 2007). A continuación se detallarán aquellas subcuencas que han sido estudiadas en detalle.

2.4.2.1.1. Cañadón Las Chacritas, Carrizal y Sierra de Pichiñanes: En el cañadón Las Chacritas Cabaleri y Armella (1999) definieron 8 microfacies lacustres y 3 facies biohermales las cuales señalan un ambiente lacustre costero y biohermos de estromatolitos. En este ambiente lacustre se reconocen tres zonas: una supralitoral, una eulitoral (en la que se desarrollan los biohermos) y otra infralitoral. Según Cabaleri y Armella (1999) las precipitaciones determinaban los ciclos de expansión y contracción de este lago perenne, como lo evidencia la presencia de niveles evaporíticos en las zonas eu y supralitoral. Por otro lado se

reconoce que este lago tuvo dos etapas durante su evolución, una de nivel alto (highstand) y otra de nivel bajo (lowstand) (Cabaleri y Armella, 1999).

El cinturón biohermal anteriormente nombrado aflora desde el cañadón de Las Chacritas hasta el cañadón Carrizal y se cree que actuó como una barrera fisiográfica que separó varios subambientes (Figura 2.8):

- hacia el sur se formó un pequeño lago representado hoy en día por los sedimentos aflorantes en el cañadón Carrizal
- hacia el noreste se desarrolló un cuerpo de agua más grande y más profundo, representado en la Sierra de Pichiñanes (parte más profunda, con estromatolitos) y en el cañadón Las Chacritas (parte más litoral)

Los fósiles de vertebrados encontrados en la parte superior de Miembro Las Chacritas (ver registro fósil), en el cañadón homónimo, provienen de depósitos de fluidos hiperconcentrados producidos por la reactivación de la cuenca de pull-apart (Cabaleri y Armella, 2005).

La presencia de conchostracos en varios afloramientos de toda la secuencia de la Formación Cañadón Asfalto sugieren eventos climáticos estacionales con períodos de sequía de las lagunas (denotados por las bandas de crecimiento de los conchostracos) y períodos con poca disponibilidad de oxígeno [denotados por los colores rojizos de la valvas de *Cyzicus (Euestheria) volkheimeri*] (Tasch y Volkheimer, 1970).

2.4.2.1.2. Localidad Queso Rallado: Esta localidad está ubicada a 5,5 kilómetros al noroeste de la villa de Cerro Cóndor (Rauhut et al., 2002) (Figura 2.2). Los

fósiles recuperados en esta localidad provienen de una capa de medio metro de espesor formada por finas láminas de rocas calcáreas con capas de tobas intercaladas con venas de ópalo (Rougier et al., 2007b) (Figura 2.9 y 2.10). Esta capa estaría ubicada en la parte media de la Formación Cañadón Asfalto y estaría intercalada en una sucesión de tobas (Rougier et al., 2007b). La litología de la capa portadora de huesos y la presencia de abundantes conchostracos y de los restos fósiles de diferentes vertebrados señalan un ambiente lacustre restringido, cercano al cuerpo de agua principal de la cuenca (Rougier et al., 2007b). De esta localidad provienen los restos de tortugas reconocidos como *Condorchelys antiqua* Sterli (2008) y que son descritos en detalle en la presente Tesis.

Un corte petrográfico realizado por la Dra. Cabaleri a la roca portadora de los restos de vertebrados de la localidad de Queso Rallado ha mostrado que su origen es piroclástico. Se trata de una toba formada por biotita, olivino, óxidos de hierro, vidrio volcánico y sílice microgranular a fibrosa originada por desvitrificación (Figura 2.11). La disposición de los agregados cristalinos indica una marcada fluidalidad que se produjo por el contacto de las masas incandescentes con los cuerpos lacustres, disminuyendo notablemente la temperatura del flujo piroclástico (Cabaleri y Cagnoni, com. pers. 2008) haciendo posible que los restos de los vertebrados se preserven y no se destruyan.

2.4.2.2. Flora y Fauna de la Formación Cañadón Asfalto:

2.4.2.2.1. Palinomorfos:

Volkheimer (1971) reconoce un conjunto de palinomorfos recuperados de una muestra de lutitas margosas extraídas a 6 kilómetros al norte de la localidad de Cerro Cóndor correspondientes a la parte inferior de la Formación Cañadón Asfalto. Entre los palinomorfos encontrados aparecen *Araucariacites australis* (también citado por Pöthe de Baldis, 1974 en Nullo y Proserpio 1975), *Baculatisporites*, *Callialasporites dampieri*, *Callialasporites trilobatus*, *Deltoidospora neddeni*, *Gleicheniidites* sp., *Inaperturopollenites* cf. *velatus*, *Lycopodiumsporites austroclavatidites*, *Lycopodiumsporites* cf. *semimuris*, cf. *Microcachryidites*, *Peromonolites* sp., cf. *Taurocusporites* y *Verrucosisporites*. Por otro lado Pöthe de Baldis (1974) en Nullo y Proserpio (1975) citan a *Araucariacites pergranulatus*, *Classopollis classoides*, *Classopollis intrareticulatus*, *Gliscopollis* sp., *Alisporites* cf. *robustus*, *Podocarpidites* cf. *ellipticus*, *Inaperturopollenites* cf. *indicus*, *Inaperturopollenites microgranulatus*, *Inaperturopollenites* cf. *turbatus* y *Cyathidites minor* como provenientes también de la Formación Cañadón Asfalto.

Recientemente, Volkheimer et al. (2008) han reconocido numerosos palinomorfos provenientes de la sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto, en el cañadón Lahuincó. Los autores mencionan que las Cheirolepidiaceae dominan el espectro polínico en un 80%, mientras que el 20% restante está dominado por las Araucariaceae. Entre las especies de esporas halladas se encuentra *Baculatisporites comaumensis*, *Dictyophyllidites* sp., *Nevesisporites* cf. *radiatus* y cf. *Rugulatisporites* sp. Entre las especies de polen se

encontraron *Alisporites similis*, *Alisporites* sp., *Araucariacites australis*, *A. fissus*, *Callialasporites dampieri*, *C. microvelatus*, *C. turbatus*, *Cerebropollenites macroverrucosus*, *Classopolis classoides*, *Cla. intrareticulatus*, *Cla. simplex*, *Exesipollenites* sp., *Perinopollenites elatoides*, *Phrixipollenites* sp., *Podocarpidites verrucosus*, *Podocarpidites* sp. y *Microcachryidites castellanosii*. Además se han identificado tres algas en dicho perfil, *Botryococcus* sp., *Ovoidites* sp. y *Leiosphaeridia* sp.

2.4.2.2.2. Megaflora

La megaflora de la Formación Cañadón Asfalto fue estudiada en primer lugar por Frenguelli (1949). La paleoflora estudiada por dicho autor proviene del Cañadón Lahuinco y en el mismo se reconocieron dos niveles plantíferos, uno inferior y otro superior. En el primer nivel plantífero (sección Aglomerádica intermedia de Flores) se reconocen las siguientes plantas *Phoenicopsis*, *Pagiophyllum feistmanteli*, *Araucarites cutchensis* y *Yuccites*. En el segundo nivel plantífero (sección Esquistosa de Flores), Frenguelli (1949) reconoció a *Sphenopteris patagonica*, *Sphenopteris hallei*, *Scleropteris* cf. *furcata*, *Cladophlebis grahami*., *Pagiophyllum divaricatum*, *Pagiophyllum feistmanteli*, *Araucarites cutchensis*., *Arthrotaxites ungeri*, *Elatocladus* (=Palissya) *conferta*, *Elatocladus* (=Palissya) *jabalpurensis* y *Equisetites approximatus*.

Desafortunadamente estos ejemplares no han sido hallados en ninguna de las colecciones más importantes del país, por lo cual no se ha podido realizar una revisión de los mismos (Escapa, com. pers. 2008). El número de taxones fósiles en la Formación Cañadón Asfalto se incrementó con el descubrimiento de

Archangelskya cf. *furcata* y *Cladophlebis denticulata* (Nullo y Proserpio, 1975), de *Equisetites* sp., de *Araucarites* sp. y de *Gleichenites* cf. *taquetrensis* (Cortés y Baldoni, 1984) provenientes de la localidad puesto La Vistosa (al sureste de la localidad de Paso de Indios).

Durante estos últimos años, en numerosas campañas realizadas por el Museo Egidio Feruglio (Trelew) a localidades cercanas a la Villa de Cerro Cándor se han encontrado abundantes restos de coníferas, las cuales representan el grupo dominante (Escapa et al., en prensa). También se han encontrado, pero en menor medida, restos de equisetales, helechos y posiblemente hasta helechos con semillas (Escapa et al., en prensa).

2.4.2.2.3. Invertebrados:

Son pocos los grupos de invertebrados registrados en la Formación Cañadón Asfalto, citándose entre ellos ostrácodos, conchostracos, bivalvos y gasterópodos. Entre los ostrácodos han sido reconocidas diferentes especies de *Darwinula* que fueron recolectadas en el Cañadón La Angostura y que corresponderían a la Asociación de *Darwinula magna* (Liásico Tardío?- Dogger) (Musacchio, 1995). Los conchostracos estudiados se han recuperado de los afloramientos de la Formación Cañadón Asfalto entre el cañadón Asfalto propiamente dicho y la estancia Berwin y se han reconocido entre ellos a *Cyzicus (Euestheria) volheimeri*, *Cyzicus (Euestheria) taschi* y *Cyzicus (Litoestheria) patagoniensis*. Los restos de bivalvos encontrados en la Formación Cañadón Asfalto han sido asignados a los géneros *Palaeomutela* (en Tasch y Volkheimer,

1970) y a *Diplodon* sp. (Musacchio, 1995), mientras que otros restos han sido determinados como pertenecientes a la familia Nayadidae (lamelibranquios de agua dulce, Frenguelli, 1949) y otros restos incluso no han podido ser determinados (Frenguelli, 1949). Por último, se han reconocido restos de gasterópodos asignados por Frenguelli (1949) al género *Potamolithus*.

2.4.2.2.4. Tetrápodos:

Desde el comienzo de la exploración paleontológica a finales de la década del 70 en búsqueda de vertebrados en la Formación Cañadón Asfalto, el número de vertebrados recuperados de los alrededores de Cerro Cóndor se ha incrementado considerablemente. Ésto es de gran importancia porque el período Jurásico, y más precisamente el Jurásico Medio a Tardío representa un período de tiempo muy relevante en la evolución de ciertos grupos de vertebrados. A pesar de que los amniotas son muy diversos en la Formación Cañadón Asfalto, sólo se han recuperado unos pocos restos de tetrápodos no amniotas en el cañadón Bagual, asignados todos ellos a la especie *Notobatrachus reigi* por Báez y Nicoli (2008). Entre los restos fósiles de amniotas se han encontrado restos de dinosaurios terópodos en las cercanías de la localidad de Cerro Cóndor tales como *Piatnitzkysaurus floresi* (Bonaparte, 1979) y *Condorraptor currumili* (Rauhut, 2005) y dinosaurios saurópodos como *Patagosaurus fariasi* y *Volkheimeria chubutensis* (Bonaparte, 1979). Durante los últimos años también se han encontrado restos de vertebrados pequeños en una localidad reconocida como Queso Rallado (Rauhut et al., 2002). Entre los restos

hallados en dicha localidad se encuentran dos representantes de un clado de mamíferos de Gondwana (Australosphenida) que desarrollaron un molar tribosfénico en forma paralela a un grupo de mamíferos de Laurasia (Boreosphenida) (Rauhut et al., 2002). Entre estos mamaliamorfos se encuentra *Asfaltomylus patagonicus* (Rauhut et al., 2002) y *Henosferus molus* (Rougier et al., 2007a). Por otro lado en la misma localidad se ha encontrado *Argentoconodon fariatorum* (Rougier et al., 2007b), otro representante de la línea mamaliana, además de pterosaurios, esfenodontes, pequeños dinosaurios ornitópodos, entre otros, que no han sido descritos hasta el momento. La presencia de estos restos fósiles de diferentes vertebrados son muestra de la gran diversidad de la paleofauna de la región.

2.4.2.3. Edad de la Formación Cañadón Asfalto (Cortiñas, 1996):

2.4.2.3.1. Edad absoluta:

En Stipanovic y Bonetti (1970b) se menciona una datación de un basalto extraído en el río Chubut medio a “700 metros por debajo de la lutitas plantíferas de la Formación Cañadón Asfalto” realizada por la empresa petrolera ESSO S.A. Dicha datación arroja una edad de 173 +/- 4 m.a. (Stipanovic y Bonetti, 1970). Sin embargo esos resultados son puestos en duda por Nullo y Proserpio (1975). Recientemente, se dataron unos basaltos correspondientes a la sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto provenientes del cañadón de los Loros mediante el método de K/Ar los cuales arrojaron una edad de 170.9 +/- 4.4 millones de años (Aaleniano-Bajociano)

(Salani, 2007). Por otro lado, Cortés (1990) reconoce que la Formación Cañadón Asfalto en la zona al sur de Paso de Indios apoya de forma concordante sobre la Formación Puesto Gilbert la cual arroja una edad radimétrica de 155 ± 5 Ma (Caloviano-Oxfordiano), por lo que le asigna una edad oxfordiana a la Formación Cañadón Asfalto. Esta asignación concuerda con la datación obtenida para la subyacente Formación Pampa de Agnia la cual indica que la Formación Cañadón Asfalto no debe ser más antigua que 158 ± 6 m.a. (Tasch y Volkheimer, 1970). Los resultados obtenidos por Geuna et al. (1993) a partir de datos paleomagnéticos también sugieren que la Formación Cañadón Asfalto se depositó, deformó y rotó durante el Jurásico Superior- Cretácico Temprano, antes de la depositación del Grupo Chubut ocurrida durante el Cretácico.

2.4.2.3.2. Edad relativa:

El primero en mencionar una edad para las sedimentitas luego conocidas como Formación Cañadón Asfalto fue Frenguelli (1949). Este autor asigna primariamente una edad aaleniana-jurásica media a los estratos con *Estheria*, sin embargo acota dicha edad entre el Bajociano y Caloviano basado en la similitud de la flora de Cañadón Asfalto con la de Hope Bay (Jurásico Medio de Antártida) y a la de Jabalpur (Jurásico Medio de la India). Desafortunadamente, como la flora mencionada por Frenguelli (1949) no fue figurada en su trabajo y los ejemplares no se han hallado hasta el momento en las principales colecciones del país (Escapa, com. pers. 2008) es sumamente difícil establecer si las asignaciones taxonómicas realizadas por el autor son correctas o no.

Consecuentemente la utilización de dicha flora para comparar con otras y establecer correlaciones estratigráficas a nivel mundial no es recomendada. A pesar de ello, numerosos autores (Bonetti, 1964; Stipanovic et al., 1968; Stipanovic y Bonetti, 1970; Tasch y Volkheimer, 1970; Nullo y Proserpio, 1975; Baldoni, 1981; Cortés y Baldoni, 1984; Baldoni, 1990) se han basado en la paleoflora mencionada por Frenguelli (1949) para correlacionar la flora de la Formación Cañadón Asfalto con otras floras mundiales (principalmente las de Hope Bay y Jabalpur) y como consecuencia establecer su edad. Por otro lado, la edad de la flora de Hope Bay y la de Jabalpur también es controvertida, variando desde el Jurásico Temprano al Cretácico Temprano. Es por esta razón que la edad de la Formación Cañadón Asfalto ha ido variando a lo largo de los años desde ser asignada al Jurásico Medio hasta el Cretácico Temprano. Posteriormente, varios trabajos han intentado determinar la edad de la Formación Cañadón Asfalto. Entre ellos cabe citar el trabajo de Volkheimer (1971) y el de Silva Nieto et al. (2007). Volkheimer (1971) basado en palinomorfos sugiere una edad jurásica tardía, mientras que Silva Nieto et al. (2007) sugieren una edad caloviana-oxfordiana para las sedimentitas del depocentro Cerro Cóndor basados en palinomorfos y conchostracos.

2.4.3. Formación Cañadón Calcáreo (=Formación Cañadón Asfalto superior Figari y Courtade, 1993; 'Estratos de Almada' Piatnitzky, 1936; Formación Cañadón Asfalto, Miembro Puesto Almada sensu Silva Nieto et al., 2003):

Años más tarde de la nominación de la Formación Cañadón Asfalto, Nullo y Proserpio (1975) reconocen en discordancia angular por encima de la Formación Cañadón Asfalto y al oeste de la Sierra de los Pichiñanes, una secuencia de conglomerados seguidos por areniscas tobáceas con escasas intercalaciones de calizas que luego Proserpio (1987) nomina como Formación Cañadón Calcáreo de edad kimeridgiana a berriasiana, cubierta en forma discordante por el Grupo Chubut. Este esquema estratigráfico es seguido por Rauhut (2003) y se correspondería con la Sección Superior de la Formación Cañadón Asfalto de Figari y Courtade (1993). La mayor exposición de esta formación se encuentra en la margen izquierda del río Chubut a la altura de su curso medio.

La Formación Cañadón Calcáreo está formada por conglomerados basales seguidos por pelitas y areniscas correspondientes a un ambiente fluvial continental (Proserpio, 1987).

2.4.3.1. Flora y fauna de la Formación Cañadón Calcáreo:

2.4.3.1.1. Palinomorfos:

Los palinomorfos citados para la Formación Cañadón Calcáreo provienen del cañadón homónimo (Silva Nieto et al., 2007). Entre los mismos

Silva Nieto et al. (2007) reconocen a *Balmeiopsis limbatus*, *Coptospora* sp., *Pilosisporites* cf. *trichopapillosus* y *Trilobosporites* spp.

2.4.3.1.2. Invertebrados:

Entre los invertebrados se ha reconocido la presencia de los ostrácodos *Bisulcocypris barrancalensis* y *Timiriaseovia* sp. procedentes de los mismos niveles que el pez "*Tharrias*" *feruglioi* en los "Estratos de Almada" (Musacchio et al., 1990). Estos ostrácodos fueron referidos a la Faúnula de *Bisulcocypris barrancalensis* (Caloviano-Oxfordiano) por Musacchio et al. (1990). La fauna de conchostracos no es mucho más diversa pudiéndose nombrar a los géneros *Pseudestherites* sp., *Nemestheria* (*Zhestheria*) sp. y *Estherias* sp. (Proserpio, 1987; Silva Nieto et al., 1007).

2.4.3.1.3. Vertebrados:

En niveles de la Formación Cañadón Calcáreo se han encontrado numerosos restos de peces. En la localidad ubicada frente a la Mina de Plomo (al norte del Puesto Almada) se han recuperado restos de peces denominados como *Luisiella inexcutata* (Bocchino, 1967), mientras que en la localidad Puesto Almada se reconocen dos especies "*Tharrias*" *feruglioi* y *Coccolepis groeberi* (Bordas, 1942). Otros restos de peces han sido encontrados, pero no han sido descritos hasta el momento (López-Arbarello, 2004).

Entre los amniotas se han encontrado restos fragmentarios de dinosaurios tetanuros y de saurópodos titanosauriformes indeterminados

(Rauhut, 2006) y restos más completos de dinosaurios saurópodos reconocidos como *Tehuelchesaurus benitezii* (Rich et al., 1999) y *Brachitrachelopan mesai* (Rauhut et al., 2005), un saurópodo de cuello corto.

2.4.3.2. Edad:

La edad de la Formación Cañadón Calcáreo también es discutida. Proserpio (1987) basado en los movimientos tectónicos de la región sostiene que la Formación Cañadón Calcáreo debe haberse depositado entre el Kimmeridgiano y el Berrasiano (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano). Por otro lado Musacchio (1995) en base a ostrácodos y Viña y Seiler (1992 fide Figari y Courtade, 1993) la asignan como Jurásico Medio- Tardío, en cambio Silva Nieto et al. (2007) en base a ostrácodos y palinomorfos la asignan al Cretácico Temprano, como así también lo hace Masiuk (1991 fide Figari y Courtade, 1993).

CAPITULO 3

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LAS TORTUGAS DEL JURÁSICO CONTINENTAL DE PATAGONIA



CAPÍTULO 3

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LAS TORTUGAS DEL JURÁSICO CONTINENTAL DE PATAGONIA

3.1. Introducción:

Debido al escaso registro fósil de tortugas durante el Triásico Tardío-Jurásico Medio, el hallazgo de restos craneanos y postcraneanos realizado en sedimentitas de la Cuenca de Cañadón Asfalto, en cercanías de Cerro Cóndor, provincia de Chubut (Argentina) es de gran importancia para poder comprender los primeros momentos de la evolución de este grupo particular de amniotas. A su vez, estos hallazgos aportan nuevos datos para poder dilucidar una de las problemáticas actuales de las tortugas: el origen y diversificación de los grupos modernos.

En el presente capítulo se presentan los restos de tortugas hallados en el Jurásico continental de Patagonia y principalmente se describe de forma comparada la anatomía craneana y postcraneana del taxón más completo hallado en una de las localidades, denominado *Condorchelys antiqua* Sterli 2008 de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico medio-superior), Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Argentina. La comparación se realizó principalmente con especímenes de tortugas fósiles y actuales, comparaciones basadas en muchos casos en observaciones personales de los especímenes (ver Anexo 3.1). Los especímenes que no han podido ser estudiados, se compararon basándose en la bibliografía.

Abreviaturas: AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos de América; CUMZ-T, Cambridge University, Museum of Zoology, Cambridge, Reino Unido; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachussets, Estados Unidos de América; MH, Naturhistorisches Museum, Basilea, Suiza; MHNSR, Museo de Historia Natural de San Rafael, San Rafael, Mendoza, Argentina; MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MPEF-PV, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Colección Paleontología de Vertebrados, Trelew, Chubut, Argentina; USNM, United States National Museum, Washington D.C., Estados Unidos de América; USNM-V, United States National Museum, Colección de Paleontología de Vertebrados, Washington D.C., Estados Unidos de América.

3.2. Formación Cañadón Asfalto

3.2.1. Localidad Queso Rallado:

La prospección paleontológica de esta localidad fue intensa desde el año 2001 hasta la actualidad. Como resultado de esta exploración se han recuperado numerosos restos de tortugas los cuales se describen en detalle a continuación. Todos los restos hallados en esta localidad se asignan a un solo taxón conocido como *Condorchelys antiqua* Sterli (2008).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Testudinata Klein 1760

Condorchelys Sterli 2008Especie tipo: *Condorchelys antiqua*

Localidad: la misma que para la especie.

Horizonte: el mismo que para la especie.

Diagnosis: la misma que para la especie.

Condorchelys antiqua Sterli 2008

Material tipo: MPEF-PV 1152, basicráneo.

Material referido: MPEF-PV 1783 A, B y C, hioplastrón izquierdo y caparazón casi completo en vista visceral; MPEF-PV 1784, húmero izquierdo; MPEF-PV 1785 A y B, vértebra cervical y fragmento de tibia; MPEF-PV 1875 A y B, basicráneo; MPEF-PV 1998, basicráneo; MPEF-PV 3131, cráneo, sin la región rostral; MPEF-PV 3132, caparazón; MPEF-PV 3133, escápula-coracoides; MPEF-PV 3134, entoplastrón; MPEF-PV 3135 cintura pélvica; MPEF-PV 3136, hioplastrón izquierdo; MPEF-PV 3147, molde interno de caparazón; MPEF-PV 3148, coracoides; MPEF-PV 3149, húmero izquierdo en vista ventral; MPEF-PV 3150, extremo distal de húmero derecho; MPEF-PV 3151, fémur izquierdo; MPEF-PV 3152, fémur derecho; MPEF-PV 3153, extremo proximal de húmero derecho; MPEF-PV 3154, tibia izquierda; MPEF-PV 3155, vértebra cervical; MPEF-PV 3156, vértebra cervical; MPEF-PV 3157, vértebra cervical; MPEF-PV

3158, vértebra caudal; MPEF-PV 3159, vértebra cervical; MPEF-PV 3160, parte posterior de caparazón; MPEF-PV 3161, cintura pélvica; MPEF-PV 3162, placas.

Localidad: Queso Rallado, Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Argentina (Rauhut et al., 2002; Rougier et al., 2007b).

Horizonte: Formación Cañadón Asfalto (Stipanovic et al., 1968), Caloviano-Oxfordiano [Jurásico medio-superior (Volkheimer, 1971; Nullo y Proserpio, 1975).

Diagnosis: Caracteres de *C. antiqua* compartidos con tortugas basales: vacuidad interpterigoidea presente; piso del canalis cavernosus no completamente formado; piso del cavum cranii espeso en corte transversal; presencia de un par de tubera basioccipitalis; proótico no cubierto ventralmente por el pterigoides; presencia de procesos basitrabeculares; presencia de cicatrices para inserciones musculares en el basiesfenoides; entrada de la arteria cerebral al cráneo formada por el basiesfenoides; presencia del foramen jugulare intermedium; ausencia de procesos trocleares (ótico y pterigoideo); escudos vertebrales más anchos que los pleurales; surco entre el escudo vertebral 3 y 4 ubicado en la neural 6; entoplastrón separando al menos en parte el contacto medial de los epiplastra; proceso posterior del entoplastrón muy desarrollado posteriormente y proceso epipúbico osificado y desarrollado anteriormente. Caracteres compartidos entre *C. antiqua* y tortugas más derivadas: pterigoides cubriendo ventralmente al menos en forma parcial al canalis cavernosus; cavum tympani bien desarrollado; ausencia de dientes en el pterigoides y presencia de una cintura pectoral trirradiada. *Condorchelys antiqua* difiere de *Kayentachelys aprix*

porque no posee dientes en el pterigoides, de *Indochelys spatulata* por la ausencia de una placa suprapigal en forma de V y de *Heckerochelys romani* por la presencia de un proceso interfenestralis del opistótico robusto.

3.2.1.1. Descripción anatómica comparada de *Condorchelys antiqua*

3.2.1.1.1. Cráneo

En esta sección se describirán cuatro cráneos de *Condorchelys antiqua* identificados con los números MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1875 A y B, MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 3131. El espécimen MPEF-PV 1152 se encuentra representado, al igual que el MPEF-PV 1998, por la región desde los pterigoides hasta la región occipital. Este ejemplar se encontró fragmentado en forma horizontal, por lo cual se estudió en primera medida de esa forma. Luego del estudio de las estructuras internas, se preparó en forma tridimensional uniendo las partes. Una vez preparado se procedió al estudio del ejemplar MPEF-PV 1152 en tres dimensiones. En el texto se discriminará cuándo se observaron estructuras con el espécimen fragmentado o en tres dimensiones. El ejemplar MPEF-PV 1875 A está representado por un basicráneo muy fragmentado pudiéndose reconocer el basioccipital, ambos opistóticos, parte posterior de los pterigoides, parte del basiesfenoides y restos indeterminados del techo craneano. La otra parte del ejemplar MPEF-PV 1875, correspondiente a la parte B, está representada por fragmentos no identificados, correspondientes al techo craneano. El ejemplar MPEF-PV 1998 se ha preservado en tres dimensiones y se puede observar desde la parte anterior de los pterigoides hasta la región occipital, encontrándose la

región ventral en buen estado, mientras que la dorsal se encuentra deteriorada. El ejemplar MPEF-PV 3131 es el único que preserva parte del techo craneano, desde la región occipital hasta la región que se correspondería con los frontales. El espécimen MPEF-PV 3131 ha sufrido una leve deformación y aplastamiento, por lo que algunos huesos se encuentran desplazados de su posición de origen. Desafortunadamente en este espécimen no se preservaron los cuadrados.

3.2.1.1.1.1. Elementos del Techo Craneano:

El techo craneano de *Condorchelys antiqua* sólo se ha preservado en el espécimen MPEF-PV 3131, por lo que la descripción de los huesos pertenecientes al mismo se basa en dicho ejemplar. A pesar de ello, la información es complementada con los especímenes MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 1152. Desafortunadamente en ninguno de los techos craneanos preservados se han preservado los surcos que señalan la presencia de escudos córneos.

El patrón de ornamentación (Figura 3.1) se puede observar únicamente en el ejemplar MPEF-PV 3131. Surcos y crestas dispuestas en forma no ordenada conforman la ornamentación presente en *Condorchelys antiqua*. Este patrón es similar al encontrado en el ejemplar MCZ 8917 de *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007).

3.2.1.1.1.1. Nasal, prefrontal, frontal, yugal, cuadradoyugal y postorbital:

Desafortunadamente ninguno de los cráneos de *Condorchelys antiqua* posee las regiones donde se hallan estos huesos preservada.

3.2.1.1.1.2. Lagrimal:

Dada la preservación de los materiales no se puede determinar si el lagrimal estaba ausente o presente en *Condorchelys antiqua*. La presencia de lagrimal en las tortugas sólo fue reportada para *Proganochelys quenstedti* (Gaffney, 1990; observaciones personales) y para *Palaeochersis talampayensis* (Rougier et al., 1995; Sterli et al., 2007), las restantes tortugas lo han perdido (Gaffney, 1979a).

3.2.1.1.1.1.3. Parietal (Figura 3.1, 3.2, 3.3):

Ambos parietales están presentes en el cráneo MPEF-PV 3131, mientras que en los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998 se encuentran preservados fragmentos de los mismos (partes del processus inferior parietalis).

El parietal es un hueso par que en las tortugas está formado por dos partes, una horizontal, la cual forma parte del techo craneano y la otra vertical paralela al plano sagital (processus inferior parietalis), la cual forma la parte lateral del cavum epiptericum (en tortugas modernas y en algunas fósiles) y del cavum cranii (Gaffney, 1979a). En el ejemplar MPEF-PV 3131 de *Condorchelys antiqua* se observa la parte horizontal de los parietales, mientras que los fragmentos preservados en el MPEF-PV 1998 corresponden al processus inferior parietalis. Debido a que en ambos especímenes de *Condorchelys antiqua* se preservan partes diferentes, entre ambos ejemplares se puede reconstruir, al menos en forma parcial, los límites del parietal. El processus inferior parietalis de *Condorchelys antiqua* contacta posteriormente al supraoccipital y ventralmente al proótico y al cuadrado (MPEF-PV 1998), mientras que en la parte del techo craneano el único contacto observable del parietal es el contacto

anterior con el frontal (MPEF-PV 3131). Desafortunadamente el contacto con el opistótico, escamoso y postorbital no se puede determinar debido a la naturaleza del material.

También como consecuencia de la preservación de los materiales, no se puede determinar si el *processus inferior parietalis* se extiende anteriormente más allá de la pared posterior de la fenestra temporalis inferior, si cierra el foramen nervi trigemini (como ocurre en la mayoría de las tortugas) o si se encuentra parcialmente cerrado, como ocurre en las tortugas más antiguas tales como *Proganochelys quenstedti*, en *Palaeochersis talampayensis* y *Kayentachelys aprix*. Tampoco se puede determinar si el parietal se encuentra formando parte de alguna otra estructura como el foramen interorbitale que comunica ambas órbitas y por el cual pasa el nervio óptico (II), el oculomotor (III), el trochlearis (IV) y la rama profunda del trigémino (V1); o la cresta fronto-parietal que define el *sulcus olfactorius*.

La parte horizontal del parietal en *Condorchelys antiqua* se encuentra bien desarrollada posteriormente cubriendo el techo craneano hasta la altura del cóndilo occipital. Esta morfología también se encuentra presente en numerosas tortugas sin emarginación temporal superior como *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* (Gaffney y Kitching, 1994), *Kayentachelys aprix*, *Kallokibotion bajazidi* (Gaffney y Meylan, 1992; observaciones personales), *Chubutemys copelloi* (Gaffney et al., 2007; observaciones personales), entre otras. La emarginación temporal superior está presente en algunos

podocnemidos (e.g., *Podocnemis unifilis*) y en numerosas cryptodiras (e.g. algunos baenidos, trionychidos, *Chelydra serpentina*).

3.2.1.1.1.4. Escamoso (Figura 3.2, 3.4, 3.6):

Ambos escamosos están presentes en los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998. En el espécimen MPEF-PV 1998 los escamosos se encuentran fragmentados, en cambio en el ejemplar MPEF-PV 1152 se encuentran preservados en buen estado pero no se puede discernir los límites de los mismos. Desafortunadamente en el ejemplar MPEF-PV 1875 A y B y en el MPEF-PV 3131 ambos escamosos se encuentran ausentes.

El escamoso es un hueso de membrana que osifica en la parte posterodorsolateral del cráneo de las tortugas (Gaffney, 1979a). Dada la naturaleza fragmentaria del material de *Condorchelys antiqua* sólo se puede reconocer el contacto ventromedial con el processus paraoccipitalis del opistótico, observable en el espécimen MPEF-PV 1998. Sin embargo, por la morfología del escamoso y de la región posterodorsolateral del cráneo de *Condorchelys antiqua*, se puede inferir que el escamoso estaría en contacto también con el cuadrado, anterior y ventralmente. Por otro lado, también se puede establecer que el escamoso en *Condorchelys antiqua*, al igual que en *Kayentachelys aprix* y en la mayoría de las tortugas, oculta al processus paraoccipitalis del opistótico en vista lateral. En *Proganochelys quenstedti* y en *Palaeochersis talampayensis* la situación es distinta, ya que el opistótico se observa en vista lateral.

Debido a la preservación del escamoso en *Condorchelys antiqua* no se puede determinar si formaba parte o no del antrum postoticum o del cavum tympani.

3.2.1.1.1.5. Supratemporal:

Dada la preservación de los materiales no se puede asegurar que el supratemporal estaba ausente o presente en *Condorchelys antiqua*.

3.2.1.1.1.2. Elementos del Paladar:

Desafortunadamente en ninguno de los especímenes de *Condorchelys antiqua* se han preservado los huesos que constituyen la región anterior y ventral de cráneo como lo son el premaxilar, maxilar, vómer y palatino. Esto puede deberse a que esta región es muy débil y no ha resistido a los distintos procesos tafonómicos que han sufrido los restos.

3.2.1.1.1.3. Elementos del Palatoc cuadrado:

3.2.1.1.1.3.1. Cuadrado (Figuras 3.2, 3.4-3.10):

Ambos cuadrados están presentes en los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998 de *Condorchelys antiqua*. El estado de preservación es bueno en ambos especímenes, pero en el espécimen MPEF-PV 1998 los cuadrados se encuentran un poco desplazados hacia abajo respecto a su posición de origen. Tanto en el espécimen MPEF-PV 1875 A y B como en el MPEF-PV 3131 ambos cuadrados están ausentes.

El cuadrado es un hueso par que osifica en el extremo posterior del cartílago palatocadrado. En las tortugas el cuadrado está muy desarrollado, tiene forma de "C" y se encuentra obliterando la mayor parte del espacio cráneo-cadrado (Gaffney, 1979a, 1990).

Los límites del cuadrado en vista ventral de *Condorchelys antiqua* son difíciles de establecer dada la preservación de ese sector en los dos especímenes. El contacto más claro es el contacto cuadrado-pterigoides el cual se observa en ambos especímenes. Este contacto se establece de forma vertical, siendo el cuadrado más externo que el pterigoides. Por dicha razón, la rama cuadrada vertical del pterigoides de *Condorchelys antiqua* forma gran parte del borde lateral del espacio cráneo-cadrado (ver pterigoides) y la rama pterigoidea del cuadrado forma el borde posterior de la fenestra temporalis inferior. Desafortunadamente el contacto, en vista ventral, del cuadrado de *Condorchelys antiqua* con el proótico, opistótico y escamoso no se observa con claridad en ninguno de los especímenes, sin embargo en vista dorsal (MPEF-PV 1998), en el sector izquierdo se puede observar el contacto del cuadrado con el proótico (anteromedialmente) y con el opistótico (posteriormente). Dado el estado de preservación de la parte dorsal y lateral de los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998, no se puede establecer con certidumbre el contacto con el escamoso ni con el cuadradoyugal.

El cuadrado de las tortugas forma numerosas estructuras tales como el cavum tympani, el antrum postoticum, el condylus mandibularis, el foramen estapedio-temporale, entre otras. Lateralmente, el cuadrado de *Condorchelys*

antiqua forma en su parte más externa el cavum tympani, el cual sostiene a la membrana timpánica y aloja al extremo distal de la columella (Gaffney, 1979a). El cavum tympani de *Condorchelys antiqua*, como así también de la mayoría de las tortugas (exceptuando a *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus*) está bien desarrollado, formando una estructura en forma de embudo, con una concavidad central. A diferencia de lo que ocurre en *Proganochelys quenstedti*, en *Condorchelys antiqua* el cavum tympani comienza a desarrollarse dorsal y posteriormente, al igual que en *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* (Sukhanov, 2006) y en las tortugas modernas (Gaffney, 1990). La estructura presente en *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus* parece ser intermedia entre *Proganochelys quenstedti* y *Condorchelys antiqua*, ya que el cavum tympani presenta una concavidad central no tan profunda, con un desarrollo sólo dorsal. En *Condorchelys antiqua* el extremo posterodorsal del cavum tympani es continuo con el antrum postoticum el cual se encuentra incipientemente desarrollado al igual que en *Kayentachelys aprix*. El antrum postoticum no se encuentra desarrollado ni en *Proganochelys quenstedti*, ni en *Australochelys africanus* ni en *Palaeochersis talampayensis*, sin embargo está bien desarrollado en las restantes tortugas.

En las tortugas, la incisura columella auris forma el límite entre el cavum tympani y el cavum acustico-jugulare así como también forma el límite entre el cavum tympani y el antrum postoticum. La incisura columella auris, estructura que contiene la parte distal de la columella, está abierta ventral y posteriormente en *Condorchelys antiqua* al igual que en numerosas tortugas [e.g.,

Proganochelys quenstedti, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*, *Notoemys laticentralis* (Lapparent de Broin et al., 2007; observaciones personales), *Chubutemys copelloi*, entre otras]. En *Notoemys laticentralis* la incisura columella auris comienza a cerrarse ventralmente como sucede en numerosas tortugas (e.g., *Podocnemis unifilis*, *Hydromedusa tectifera*, *Chelus fimbriatus*, *Carettochelys insculpta*, trionichyidos [Gaffney, 1979a]).

El cuadrado en vista ventral también forma parte del cavum acustico-jugulare. En *Condorchelys antiqua* el cuadrado forma parte del techo y de la parte lateroposterior del espacio cráneo-cuadrado del cavum acustico-jugulare (ver 3.2.1.1.1.5.1.), como es característico de las tortugas.

Ventroanteriormente el cuadrado se continúa en el processus articularis, culminando en la formación del condylus mandibularis. El processus articularis de *Condorchelys antiqua* es una estructura robusta de forma triangular, en vista ventral, cuyo lado más angosto se dispone medialmente. El condylus mandibularis es angosto anteroposteriormente y en él se pueden diferenciar dos partes según la orientación principal de las mismas, una perpendicular al plano sagital y otra casi paralela al mismo. En *Condorchelys antiqua*, a diferencia de *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, entre otras, la separación del condylus mandibularis en dos porciones, no está marcada por la presencia de un surco anteroposterior. Ambas partes del condylus mandibularis son planas a ligeramente cóncavas, como ocurre en *Palaeochersis talampayensis*. A pesar de que el cuadrado de *Condorchelys antiqua* está un poco desplazado de su posición

natural, se observa que al igual a lo que ocurre en otras tortugas, el condylus mandibularis se encuentra ubicado en un nivel más bajo que el resto del basicráneo.

El foramen stapedio-temporale es otra estructura que se puede observar en el cuadrado de las tortugas. Este foramen es la abertura dorsal (en la fossa temporalis superior) del canalis stapedio-temporalis, por dicho canal pasa la arteria stapedialis. Por desgracia en ningún ejemplar de *Condorchelys antiqua* se puede observar con certidumbre la presencia del mismo. Lo que se puede establecer con certeza es que la situación del foramen stapedio-temporal en *Condorchelys antiqua* es diferente a la situación encontrada sólo en *Proganochelys quenstedti*, donde no hay un canal stapedral definido y la abertura homóloga al foramen stapedio-temporal es una abertura grande, poco definida, rodeada por el proótico, opistótico y cuadrado.

Debido a la pérdida del techo craneano en los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998 se puede observar la región dorsal y anterior del oído. En la región anterior del oído en el espécimen MPEF-PV 1158 se observa que la pared formada por el proótico y el cuadrado es más gruesa que la que se observa en *Proganochelys quenstedti* o en *Palaeochersis talampayensis*. Este engrosamiento es similar al que se observa en *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007), pero en ambas especies no hay indicios de la presencia de un processus trochlearis oticum como es característico de las pancryptodiras ni tampoco se observa una superficie rugosa como ocurre en *Mongolochelys efremovi* y en *Meiolania platyceps* (Joyce, 2007).

3.2.1.1.1.3.2. Epipterigoides (Figura 3.4):

Debido a la preservación de los diferentes cráneos, no se puede establecer la ausencia o presencia del epipterigoides en *Condorchelys antiqua*, sin embargo en la vista dorsal del pterigoides del espécimen MPEF-PV 1152 se observa una superficie de sutura o de rotura. Esta superficie, sea producto de una sutura o de una rotura, estaría indicando la presencia de un hueso que contactaba dorsalmente al pterigoides. Este hueso podría haber sido un epipterigoides, un "pleuroesfenoides" o el contacto con el processus inferior parietalis, pero debido a la naturaleza de la preservación del material no se puede determinar con certidumbre cuál de las hipótesis propuestas se ajusta más a la situación presente en *Condorchelys antiqua*.

La presencia de un epipterigoides ha sido señalada por Gaffney (1979a) como sinapomorfía de las tortugas cryptodiras. Sin embargo, tiempo más tarde Gaffney (1990) describió la presencia de un epipterigoides en forma de barra y robusto en *Proganochelys quenstedti*. Por otro lado, este hueso con las mismas características que en *Proganochelys quenstedti* también ha sido reconocido en *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007). Como resultado de la nueva evidencia aportada por el estudio detallado de *Kayentachelys aprix*, Sterli y Joyce (2007) proponen que la presencia de un epipterigoides podría ser considerada como un carácter plesiomórfico para las tortugas. La presencia de un epipterigoides laminar en contacto dorsal con el processus inferior parietalis sería sinapomorfía de un clado más inclusivo que incluye al crown Testudines y a algunos taxones del stem de Testudines (ver Figura 4.8).

3.2.1.1.1.3.3. Lateroesfenoides:

Gaffney (1990) reconoce en uno de los ejemplares (SMNS 15759) de *Proganochelys quenstedti* un lateroesfenoides. Dicho hueso también fue identificado por Sterli y Joyce (2007) para *Kayentachelys aprix*. En ambos taxones el lateroesfenoides es un hueso laminar que tendría una posición lateral en la zona orbitoesfenoidal del cráneo. Este hueso no ha sido reportado para ningún otro taxón de tortuga, ni fósil ni actual, sin embargo la presencia o ausencia de dicho hueso en *Condorchelys antiqua* no se puede determinar fehacientemente debido a la naturaleza de la preservación del material (ver Epipterigoides).

3.2.1.1.1.3.4. Pterigoides (Figuras 3.2, 3.4-3.8, 3.14):

Ambos pterigoides están presentes en los cráneos de los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 1998. En el espécimen MPEF 1998 se observa que el pterigoides contacta al basiesfenoides posteromedialmente y al cuadrado lateralmente, los otros contactos, ya sea anteriormente o posteriormente no se pueden determinar con certidumbre por la naturaleza del material. La sutura entre el pterigoides y el basiesfenoides comienza en la parte media y se dirige posterolateralmente, cambiando luego su dirección, dirigiéndose posteriormente, en forma subparalela al plano sagital. Sin embargo, por comparación con otras tortugas, se puede estimar que anteriormente el pterigoides contactaría al palatino y al vómer.

El pterigoides de *Condorchelys antiqua*, al igual que el de todas las tortugas está formado por un proceso palatino, un flanco transversal anterior, un cuerpo principal ventral y una rama cuadrada dirigida posteriormente

(Gaffney, 1979a). El proceso palatino del pterigoides se observa bien en el espécimen MPEF-PV 1152, en el cual ambos pterigoides se encuentran anteriormente en la línea media, siendo este contacto muy reducido. El contacto medial de ambos pterigoides se produce en todas las tortugas, sin embargo se observa que el largo de este contacto es variable. La condición presente en *Condorchelys antiqua* es similar a la que se encuentra en *Proganochelys quenstedti* (Gaffney, 1990), pero es diferente a la de *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987; Sterli y Joyce, 2007) y a la de *Heckerochelys romani* (Sukhanov, 2006), en los cuales los pterigoides tienen un contacto medial más prolongado. El caso extremo se observa en las tortugas modernas y en algunas fósiles [por ejemplo algunos baenidos, *Dorsetochelys delairi* (Evans y Kemp, 1976; observaciones personales)], donde el contacto medial entre los pterigoides está muy desarrollado antero-posteriormente. Entre ambos pterigoides en *Condorchelys antiqua* queda definida una vacuidad interpterigoidea triangular, mejor definida en el espécimen MPEF-PV 1152. La morfología de la vacuidad interpterigoidea de *Condorchelys antiqua* recuerda a la de *Proganochelys quenstedti* o *Kayentachelys aprix*, (Gaffney, 1990) por su forma de “V” invertida más larga que ancha, más que a la vacuidad de *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* o *Heckerochelys romani* en los cuales la cavidad tiene forma de “U” invertida. Otra diferencia encontrada entre la vacuidad interpterigoidea de *Condorchelys antiqua* y la de *Proganochelys quenstedti*, *Australochelys africanus* y *Palaeochersis talampayensis* es que la vacuidad en la primera es más ancha que en los géneros

nombrados. En el resto de las tortugas de las cuales se conocen cráneos, la vacuidad interpterigoidea está obliterada.

El proceso transverso de *Condorchelys antiqua* está bien desarrollado lateralmente y la disposición de este proceso es perpendicular al plano sagital, sin embargo no está muy desarrollado en sentido anteroposterior. Se observa que el proceso transverso de *Condorchelys antiqua* no posee un flanco vertical, como es en el caso de algunas tortugas del stem de Testudines (por ejemplo *Heckerochelys romani*) o del stem de Cryptodira (Gaffney, 1975c), no posee una cresta a lo largo del borde externo del pterigoides como se observa en *Proganochelys quenstedti* o en *Palaeochersis talampayensis* (Gaffney, 1990; Sterli et al., 2007) ni desarrolla un processus trochlearis pterygoidei como es característico de las pleurodiras (Gaffney, 1975c). Por el contrario, en *Condorchelys antiqua* el proceso transverso es una lámina de hueso plano con un engrosamiento en la parte lateral.

El cuerpo principal del pterigoides se observa de mejor manera en el espécimen MPEF-PV 1998 de *Condorchelys antiqua* donde es más angosto y más largo que el de *Kayentachelys aprix*. Posteriormente el pterigoides se divide en dos partes: una más lateral, que se corresponde con la rama cuadrada del pterigoides, y otra que se dirige medialmente formando parte del piso del espacio cráneo-cuadrado. Entre ambas porciones se desarrolla una concavidad en forma de lágrima cuya función podría estar relacionada con la inserción de músculos pterigoideos (Brinkman y Wu, 1999). Esta concavidad en el pterigoides también está presente en *Kayentachelys aprix*, *Dracochelys bicuspidis*

(Gaffney y Ye, 1992), *Hangaiemys hoburensis* (Sukhanov y Narmadach, 1974), algunos baenidos, *Plesiochelys etalloni* (Gaffney, 1975b; observaciones personales), *Portlandemys mcdowellii* (Gaffney 1975b; observaciones personales), *Solnhofia parsonsi* (Gaffney, 1975c; observaciones personales), entre otros. La rama cuadrada del pterigoides en *Condorchelys antiqua*, como así también en otras tortugas basales tales como *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys aprix* y *Heckerochelys romani*, tiene una disposición vertical. Al igual que en *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys africanus* y *Heckerochelys romani* (pero a diferencia de lo que ocurre en *Proganochelys quenstedti*) la rama cuadrada de *Condorchelys antiqua* se extiende posterolateralmente hasta casi alcanzar el cóndilo mandibular.

La extensión posterior de la placa horizontal del pterigoides es usada como carácter en estudios filogenéticos (Gaffney et al., 1987; Gaffney y Meylan, 1988; Gaffney et al., 1991; Gaffney, 1996). Un proceso posterior del pterigoides bien desarrollado y que contacta al basioccipital está presente en las cryptodiras y en los meiolaniidos, en cambio en las tortugas basales y en las pleurodiras este proceso está poco desarrollado o incluso ausente. En *Condorchelys antiqua* la porción medial del cuerpo principal del pterigoides que se dispone de forma horizontal, se extiende posteriormente alcanzando la altura del cóndilo mandibular. En *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* y *Chubutemys copelloi*, la parte horizontal del pterigoides se extiende posteriormente hasta la mitad del camino entre el foramen basiesfenoidal y el cóndilo mandibular. Este proceso se encuentra aún más reducido en *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys*

africanus. La porción horizontal del cuerpo del pterigoides forma también parte del piso de la región cráneo-cuadrada, indicando que en *Condorchelys antiqua*, tanto como en *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* y *Kayentachelys aprix*, comienzan a desarrollar un canalis cavernosus cerrado (ver 3.2.1.1.1.5.1.). La osificación del piso del canalis cavernosus es característico de las tortugas modernas.

En ninguno de los especímenes encontrados hay evidencia de la presencia de dentículos en el pterigoides, al igual que lo que sucede en *Palaeochersis talampayensis* y la mayoría de las tortugas. Las únicas tortugas en las cuales se han encontrado dentículos en el pterigoides son *Kayentachelys aprix* y *Proganochelys quenstedti* (incluso en esta última también se han encontrado en los palatinos).

3.2.1.1.1.4. Elementos del Basicráneo:

3.2.1.1.1.4.1. Supraoccipital (Figuras 3.2, 3.9-3.11, 3.13):

El supraoccipital de *Condorchelys antiqua* se encuentra presente y de forma fragmentaria en el espécimen MPEF-PV 1998 y en el MPEF-PV 3131. En el espécimen MPEF-PV 1998 se puede reconocer con certeza la parte izquierda del supraoccipital, y solo fragmentos de la derecha. Debido al estado de preservación poca información puede obtenerse de este espécimen. En el espécimen MPEF-PV 3131 la región donde se encuentra el supraoccipital está preservada, pero la morfología o los contactos de este hueso son difíciles de establecer dada la preservación del mismo.

Las suturas del supraoccipital con los huesos circundantes en el espécimen MPEF-PV 1998 de *Condorchelys antiqua* son discernibles ya que en ellas se han depositado minerales que se infiltraron en las grietas. El supraoccipital contacta al opistótico ventrolateralmente, al exoccipital ventroposteriormente y al parietal anteriormente. Debido a la fragmentación sufrida por el techo craneano de este espécimen no se puede determinar el contacto ventroanterior del supraoccipital con el proótico. El supraoccipital de las tortugas es un hueso impar de origen endocondral que forma la parte posterodorsal del cavum cranii, la parte dorsal del cavum labyrinthicum y en la mayoría de las tortugas (con excepción de algunos Chelidae) forma la parte dorsal del foramen magnum (Gaffney, 1990). Desafortunadamente debido a la naturaleza de la preservación del espécimen, no se puede determinar si el supraoccipital de *Condorchelys antiqua* formaba o no la región dorsal del foramen magnum.

3.2.1.1.1.4.2. Exoccipital (Figuras 3.1-3.2, 3.4-3.6, 3.9-3.11):

Ambos exoccipitales se encuentran preservados en los especímenes MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 3131 de *Condorchelys antiqua*. A pesar de que el exoccipital izquierdo del espécimen MPEF-PV 1998 es el mejor preservado de ese espécimen, se encuentra fracturado y escasamente movido de su posición natural, además de haber perdido su parte ventrolateral. El exoccipital derecho del mismo espécimen se encuentra fracturado y con restos de sedimento. Afortunadamente en el espécimen MPEF-PV 3131 se preservan en buen estado ambos exoccipitales.

El exoccipital es un hueso par que se ubica en los laterales del foramen magnum y forma parte del condylus occipitalis (Gaffney, 1979a). Los contactos del exoccipital con los huesos circundantes en *Condorchelys antiqua* se observan en el sector izquierdo del espécimen MPEF-PV 1998. El exoccipital contacta en vista dorsal, anteromedialmente con el supraoccipital y anterolateralmente con el opistótico. En vista occipital el contacto entre el exoccipital y el basioccipital no se observa con claridad, esto puede deberse a que ambos huesos están fusionados como ocurre en el condylus occipitalis de varias tortugas (excepto en algunos Bothremydidae donde el cóndilo está formado solo por los exoccipitales [Gaffney et al., 2007]). Al igual que en la mayoría de las tortugas el condylus occipitalis de *Condorchelys antiqua* posee una forma arriñonada.

El exoccipital de las tortugas forma los laterales y a veces también la región dorsal del foramen magnum. En *Condorchelys antiqua*, se observa, a pesar de que el exoccipital izquierdo del espécimen MPEF-PV 1998 se encuentra fracturado y desplazado, que el exoccipital forma, al menos, los laterales del foramen magnum. Como consecuencia del colapsamiento del techo craneano no se puede determinar si el foramen magnum de *Condorchelys antiqua* era alto y angosto (como en *Palaeochersis talampayensis* y la mayoría de las tortugas) o bajo y ancho (como en *Proganochelys quenstedti* y *Kayentachelys aprix*).

El exoccipital de las tortugas está perforado por diferentes forámenes. Entre éstos se pueden citar a la fenestra postótica, ubicada lateroventralmente al exoccipital; al foramen jugulare anterius y posterior, por los cuales pasan la vena cerebrealis posterior, el nervio vago (X) y el accesorio del vago (XI) y por

último a los foramina nervi hypoglossi (XII), los cuales pueden llegar a estar representados hasta por tres forámenes en cada exoccipital (Gaffney, 1979a). Por dichos foramina salen del cráneo varias ramas del nervio hipoglosso (XII). En *Condorchelys antiqua*, al igual que en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*, *Notoemys laticentralis*, *Thalassemys moseri*, entre otros, no se forma el foramen jugulare posterius, ya que no está formada la pared posterior ventral formada por el exoccipital y el opistótico. En los cráneos de *Condorchelys antiqua* (MPEF-PV 1998 y en el MPEF-PV 3131) sólo es visible un foramen grande formado por el exoccipital y el opistótico. Este foramen representa el foramen jugulare intermedius identificado en *Kayentachelys aprix* por Sterli y Joyce (2007) en la misma posición. Gracias a la preservación de los materiales de *Kayentachelys aprix* se pudo determinar que este foramen se divide interiormente y de forma inmediata en dos forámenes, uno ubicado más lateralmente, que se correspondería con la fenestra perilymphatica y el otro ubicado más medialmente que correspondería con el foramen jugulare anterius (Sterli y Joyce, 2007). Para dichos autores el foramen jugulare intermedius correspondería al foramen reconocido como foramen jugulare anterius por Gaffney (1990) para *Proganochelys quenstedti*, por Gaffney y Kitching (1995) para *Australochelys africanus*, por Rougier et al. (1995) y Sterli et al. (2007) para *Palaeochersis talampayensis* y por Sukhanov (2006) para *Heckerochelys romani*. En esta Tesis se sigue la interpretación de Sterli y Joyce (2007) por lo que el foramen ubicado entre el exoccipital y opistótico que se observa en *C. antiqua*

correspondería al foramen jugulare intermedius descrito para *Kayentachelys aprix*.

La salida del nervio hipogloso (XII) en *Condorchelys antiqua* se puede observar sólo en el exoccipital izquierdo del espécimen MPEF-PV 3131. A diferencia de otras tortugas, el exoccipital se encuentra perforado por un solo foramen. Sin embargo, esto último podría ser consecuencia de la preservación del espécimen.

3.2.1.1.1.4.3. Basioccipital (Figuras 3.5-3.6, 3.9-3.13, 3.15):

El basioccipital de *Condorchelys antiqua* puede observarse en los especímenes MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1785 A, MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 3131. En todos ellos el basioccipital se ha preservado completo, gracias a que es un hueso robusto. Dado que el basioccipital mejor preservado es el presente en el espécimen MPEF-PV 1998, en él se basará la siguiente descripción.

El basioccipital es un hueso impar y endocondral que forma el piso del cavum cranii y la parte inferior del condylus occipitalis (Gaffney, 1979a). El basioccipital de *Condorchelys antiqua* limita, en vista ventral, con el basiesfenoides anteriormente, con el opistótico y el exoccipital posterolateralmente; si hay o no contacto con el proótico no se puede establecer debido a la preservación de los ejemplares. En vista occipital, el basioccipital de *Condorchelys antiqua* limita lateralmente con los exoccipitales.

La contribución del basioccipital al condylus occipitalis no se puede determinar con exactitud debido a que la sutura con el exoccipital no es discernible, tal vez debido a que ambos huesos están fusionados (ver

Exoccipital). En la parte ventral y posterior del basioccipital del espécimen MPEF-PV 1998 de *Condorchelys antiqua* se observa un par de tubercula basioccipitalis, al igual que en *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys aprix*, *Glyptops plicatulus* (Gaffney, 1979a; observaciones personales), *Chubutemys copelloi* (Gaffney et al., 2007; observaciones personales) y algunas tortugas actuales [*Dermatemys mawii* (USNM 66666), *Podocnemis unifilis* (MHNSR s/nº)]. Estos tubérculos se dirigen posteriormente y tendrían una función como estructuras de inserción muscular, probablemente para músculos del cuello (Gaffney, 1979a). Entre ambos tubercula basioccipitalis de *Condorchelys antiqua* se desarrolla una concavidad bien marcada, la cual tiene forma de medialuna cuya parte convexa se dirige anteriormente. Esta concavidad también se observa en numerosas tortugas fósiles y modernas [e.g. *Chisternon undatum* (USNM-V 12839), *Baena arenosa* (AMNH 5977), *Dermatemys mawii*, *Batagur baska* (USNM 226381), *Chelonoidis chilensis* (MHNSR s/nº), *Podocnemis unifilis*]. Esta estructura puede tener una función también relacionada con la inserción de musculatura, por su morfología y su estrecha relación con los tubercula basioccipitalis.

Al igual que en *Kayentachelys aprix* el basioccipital y el basiesfenoides de *Condorchelys antiqua* son elementos robustos y gruesos. Esto parece ser una situación intermedia entre el piso del basicráneo muy grueso de *Proganochelys quenstedti* y de *Palaeochersis talampayensis* y el piso más delgado encontrado en las tortugas modernas. Desafortunadamente no se ha preservado ninguna vista dorsal del basioccipital.

Un carácter notorio que se puede observar en las tortugas con facilidad es la diferencia de altura entre el condylus occipitalis y la base del cráneo. En las tortugas más basales, como *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis*, la diferencia de altura entre ambas estructuras es relativamente mayor que la observada en otras tortugas. Por otro lado ocurre que la distancia sigue siendo mayor en *Condorchelys antiqua* y *Kayentachelys aprix* que en el resto de las tortugas, aunque es menor que en las tortugas triásicas. Esto podría estar relacionado con el desarrollo del piso craneano y de los tubera basioccipitales en estos taxones. Por el contrario, en las tortugas modernas, la altura a la que se encuentra el condylus occipitalis y el basioccipital-basiesfenoides es casi la misma.

3.2.1.1.1.4.4. Proótico (Figuras 3.2, 3.4, 3.5-3.6, 3.12-314):

Ambos proóticos se encuentran presentes en los especímenes MPEF-PV 1152 y MPEF-PV 3131. En los ejemplares MPEF-PV 1875 A y MPEF-PV 1998 se preservan sólo partes de ambos proóticos.

El proótico es un hueso par que osifica en la región anterior de la cápsula ótica (Gaffney, 1979a) y se encuentra perforado por el nervio facial (VII) y por el nervio acústico (VIII). Los contactos del proótico de *Condorchelys antiqua* son muy difíciles de determinar dada la preservación de los diferentes especímenes. El único contacto visible es con el cuadrado y se observa en el sector izquierdo del espécimen MPEF-PV 1998 en vista dorsal. Debido a la preservación del proótico en el espécimen MPEF-PV1998, en vista ventral no se puede determinar su morfología ni sus contactos. En el espécimen MPEF-PV 3131 en el

sector derecho se observa la fenestra oval, por lo que el contacto entre el proótico y el opistótico se puede inferir en esa región.

En el espécimen MPEF-PV 1152 de *Condorchelys antiqua*, dado que el sector derecho se encuentra en corte horizontal, se puede observar que el proótico está formando la región anterior del cavum labyrinthicum, como así también está formando parte de la fenestra oval, cerrando al cavum labyrinthicum latero-anteriormente. Las suturas del proótico de este espécimen no se pueden establecer, pero dadas las estructuras circundantes se puede establecer que el proótico está contactando antero-lateralmente al cuadrado, ventro-medialmente al basiesfenoides, dorso-medialmente al parietal y posteriormente al opistótico. En el sector izquierdo de la parte dorsal del espécimen MPEF-PV 1152 (en este sector el corte horizontal está hecho casi a la altura de la fossa temporalis superior), se observa que en la región que corresponde a la parte anterior y más medial del proótico se encuentra un canal relleno. Este canal tiene una orientación posteromedial hacia anterolateral, y la pendiente poco pronunciada dorso-ventral. Por la ubicación y por la orientación se corresponde con el hueso que circunda al canalis semicircularis anterior. Este canal se extiende desde el recessus labyrinthicus supraoccipitalis hacia el recessus labyrinthicus prooticus y los huesos que lo circundan son el supraoccipital y el proótico. Se descarta que el canal que se observa en el sector izquierdo del espécimen MPEF-PV 1152 de *Condorchelys antiqua* se corresponda con el canalis stapedio-temporalis debido a que éste tiene una orientación predominantemente posterolateral- anteromedial, a la inversa que la que se

observa en el espécimen MPEF-PV 1152. Además el canalis stapedio-temporalis es una estructura que se ubica más lateralmente, a la altura del oído medio y no a la altura del oído interno, como es el caso observado en el espécimen MPEF-PV 1152 de *Condorchelys antiqua*. También se descarta la posibilidad que se trate del foramen nervi facialis (VII) ya que éste se encuentra en una posición mucho más ventral en el proótico, casi en la base del mismo. Este canal lleva en su interior al nervio facial (VII) el cual sale del cavum cranii, atraviesa al proótico y sale al canalis cavernosus.

La fenestra oval es una estructura formada por el proótico y el opistótico en las tortugas. En el espécimen MPEF-PV 1152 se observa la posición de la fenestra oval, pero dada la preservación del cráneo, no se puede determinar ni su forma ni si está completamente formada por hueso, como ocurre en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* y *Kayentachelys aprix* o si está parcialmente rodeada por hueso, como ocurre en *Notoemys laticentralis* y las restantes tortugas.

El proótico de *Condorchelys antiqua*, como el de todas las tortugas forma también la pared medial del espacio cráneo-cuadrado. Este espacio en muchas tortugas se encuentra cerrado ventralmente por el pterigoides (pancryptodiras y algunas tortugas del stem de Testudines) o por el proótico y el cuadrado (panpleurodiras), pero en las tortugas más basales como en *Kayentachelys aprix* y *Proganochelys quenstedti* este espacio se encuentra parcialmente cerrado, en mayor o menor medida, respectivamente (Gaffney, 1990). Este espacio en *Condorchelys antiqua* se encuentra parcialmente cerrado, al igual que en

Kayentachelys aprix (ver 3.2.1.1.5.1.). En vista dorso- anterior, en los especímenes MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1875A y MPEF-PV 1998, se observa lateralmente al dorsum sellae un canal con una pared vertical de hueso orientada antero-medialmente. Por la posición y la orientación se trataría del canalis cavernosus que es la región anterior del espacio cráneo- cuadrado cerrado ventralmente. Este canal estaría formado por el proótico (parte dorsal) y por el pterigoides (parte ventral). El canalis cavernosus contiene la vena capitis lateralis (=vena lateral del cráneo) (Gaffney, 1979a).

Debido a la preservación de los distintos especímenes no se observan las otras estructuras formadas por el proótico como por ejemplo el foramen proótico, el foramen nervi trigemini, el foramen nervi acustici (VIII), entre otras. En los diferentes ejemplares preservados no se observa que el proótico forme en el piso de la fossa temporalis superior ninguna estructura especial, relacionada a la formación de un processus trochlearis oticum, como ocurre en algunas pancryptodiras. Esta zona tampoco presenta ninguna rugosidad como ocurre en *Mongolochelys efremovi* (Joyce, com. pers. 2006).

En vista ventral no se puede determinar con certidumbre la exposición del proótico debido a la preservación de esa región en todos los especímenes disponibles. A pesar de ello, por las estructuras encontradas en el basicráneo (como la morfología del pterigoides, del basiesfenoides, del basioccipital y del opistótico) y por la comparación con otros taxones con estructuras similares (como *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*, entre otros) es muy probable que el proótico esté expuesto en vista ventral, o sea que el pterigoides no llegue

a cubrirlo ventralmente. Restos de proótico se han reconocido en la vista ventral de los especímenes MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 3131. En las panpleurodiras (desde *Notoemys laticentralis* hasta las modernas) el proótico se encuentra expuesto en vista ventral, sin embargo la morfología general de la región es muy distinta a la hallada en *Condorchelys antiqua* o en tortugas basales. En *Notoemys laticentralis* el pterigoides se dirige posteriormente y contacta al proótico posteriormente y al cuadrado lateralmente. Todos estos contactos se producen a la misma altura, en cambio en *Kayentachelys aprix* y en tortugas basales el pterigoides se encuentra levemente por debajo del proótico. Por otro lado en las panpleurodiras el piso del espacio cráneo-cuadrado lo forman el cuadrado y el proótico, y no el pterigoides (Gaffney, 1979a).

3.2.1.1.1.4.5. Opistótico (Figuras 3.1, 3.2, 3.4-3.6, 3.9-3.15):

El opistótico es un elemento muy conspicuo en el cráneo de *Condorchelys antiqua*. Se han preservado ambos opistóticos en los cuatro cráneos de *Condorchelys antiqua*, lo cual permite una descripción detallada de los mismos.

Los límites del opistótico de *Condorchelys antiqua* en vista dorsal son observables en el espécimen MPEF-PV 1152, en el MPEF-PV 1998 y en el MPEF-PV 3131, limitando con el exoccipital posteromedialmente, con el supraoccipital dorsalmente, con el proótico anteriormente, con el cuadrado anterolateralmente y con el escamoso lateralmente. En cambio los límites del opistótico en vista ventral son observables sólo en el espécimen MPEF-PV 1998, siendo sus límites los siguientes huesos: basioccipital medialmente, el cuadrado anterolateralmente, el proótico anteriormente y el escamoso lateralmente. El

contacto ventral entre el opistótico y el basioccipital está bien desarrollado en *Condorchelys antiqua*, *Proganochelys quenstedti*, *Australochelys africanus*, *Palaeochersis talampayensis* y *Kayentachelys aprix*, sin embargo, este contacto en las restantes tortugas está poco desarrollado o incluso ausente por el desarrollo del exoccipital en las pancryptodiras o por la falta de osificación en las panpleurodiras (Gaffney, 1979a).

El opistótico de las tortugas se extiende posterolateralmente, formando lo que se denomina processus paraoccipitalis del opistótico (Gaffney, 1979a). Como se mencionó anteriormente, el opistótico de *Condorchelys antiqua* forma la parte posterior y dorsal del cavum labyrinthicum, como así también del cavum acustico-jugulare. El desarrollo ventral que posee la parte posterior del opistótico de *Condorchelys antiqua* es incipiente, al igual que en *Proganochelys quenstedti*, en *Australochelys africanus*, en *Palaeochersis talampayensis* y en *Kayentachelys aprix*. Esta estructura permite cerrar parcial y posteriormente el cavum acustico-jugulare. En las pancryptodiras esta pared posterior está muy desarrollada y el cavum acustico-jugulare está cerrado posteriormente. En las panpleurodiras como el processus paraoccipitalis no desarrolla una pared posterior, la parte lateral del cavum acustico-jugulare es más abierta que en las restantes tortugas.

En el espécimen MPEF-PV 1998 de *Condorchelys antiqua*, se observa que el opistótico izquierdo llega al mismo nivel que el basicráneo (denotado por el basioccipital y basiesfenoides), mientras que el derecho está ventralmente desplazado de su posición natural, a pesar de ser el más completo. La posición

del opistótico izquierdo parece ser producto de deformación, ya que esta misma disposición se encuentra en *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007).

En el espécimen MPEF-PV 3131 de *Condorchelys antiqua* se observa que el proceso interfenestralis del opistótico está presente, de la misma manera que lo está en *Proganochelys quenstedti* y en *Kayentachelys aprix*. Este proceso es identificado por la presencia del foramen del nervio glossofaríngeo (IX). Al igual que en *Proganochelys quenstedti* y *Kayentachelys aprix*, el recessus scalae tympani del cavum acustico-jugulare de *Condorchelys antiqua* no está ni posterior ni ventralmente osificado.

Gaffney (1990) postula que *Proganochelys quenstedti* no posee un processus interfenestralis del opistótico verdadero porque el opistótico no alcanza el nivel del piso del basicráneo y porque no está formado el piso del cavum acustico-jugulare, por lo que el recessus scalae tympani osificado no estaría presente. Esta misma situación se encuentra presente en *Palaeochersis talampayensis*. En cambio, en *Condorchelys antiqua* y en *Kayentachelys aprix* se observa un estado intermedio entre *Proganochelys quenstedti* y las tortugas modernas ya que el opistótico alcanza el nivel del piso del basicráneo, pero todavía no se desarrolla la pared posteroventral del cráneo (formada por el exoccipital y el opistótico), por lo que el recessus scalae tympani permanece cartilaginoso. En las tortugas modernas el processus interfenestralis del opistótico es un proceso pequeño, grácil que se dirige ventralmente el cual queda incluido en un recessus scalae tympani osificado, cerrado posteriormente por el desarrollo del exoccipital y del opistótico. A pesar de que *Condorchelys*

antiqua y *Kayentachelys aprix* poseen ciertas características más derivadas, el proceso interfenestralis del opistótico sigue siendo una estructura muy robusta (como en *Proganochelys quenstedti* y en *Palaeochersis talampayensis*) si se compara con el presente en las tortugas modernas o incluso en otras tortugas fósiles tales como *Heckerochelys romani* y *Chubutemys copelloi* (Sukhanov, 2006; Gaffney et al., 2007). Por estas razones la presencia o ausencia del piso del basicráneo y de la parte posteroventral del cráneo determina la presencia o ausencia de un recessus scalae tympani osificado, no de un proceso interfenestralis del opistótico verdadero como sugiere Gaffney (1990).

El foramen prominente que se observa en vista occipital, corresponde al foramen jugulare intermedium descrito para *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007). El foramen jugulare intermedium no correspondería con el foramen jugulare posterius de las tortugas modernas y algunas fósiles porque éste comunica el recessus scalae tympani óseo con el exterior del cráneo, mientras que el foramen jugulare intermedium se bifurca rápidamente en el foramen jugulare anterius y en la fenestra perilymphatica. Por otro lado el foramen jugulare posterius está formado por el desarrollo ventral de la parte posterior de opistótico y por el exoccipital, huesos que cierran el recessus scalae tympani, mientras que las tortugas que poseen un foramen jugulare intermedium en vez de un foramen jugulare posterius no desarrollan un recessus scale tympani osificado sino que permanece cartilaginoso. El foramen jugulare posterius también está ausente en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*,

Australochelys africanus, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* y *Notoemys laticentralis*.

3.2.1.1.1.4.6. Basiesfenoides (Figuras 3.5-3.6, 3.12, 3.13, 3.15):

En *Condorchelys antiqua* el basiesfenoides está preservado casi completamente en los especímenes MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1998 y MPEF-PV 3131 y en forma fragmentaria en el MPEF-PV 1875 A y B. En todos ellos se puede observar la parte ventral del basiesfenoides, sin embargo en el espécimen MPEF-PV 1875 A se puede observar la parte anterior en corte perpendicular al plano sagital.

En *Condorchelys antiqua* el cuerpo principal del basiesfenoides tiene forma pentagonal, siendo un elemento más largo que ancho. Sin embargo, la extensión total de este hueso no se puede determinar con certidumbre ya que todos los basiesfenoides preservados poseen la región anterior (el rostro basiesfenoidal) fracturado. Los bordes laterales son subparalelos, similar a la condición presente en *Kayentachelys aprix* y en *Kallokibotion bajazidi*, entre otros. Antero-lateralmente el basiesfenoides de *Condorchelys antiqua* contacta con el pterigoides, latero-posteriormente contacta con el proótico y posteriormente lo hace con el basioccipital. La sutura entre el basiesfenoides y el basioccipital no es claramente discernible, por lo que ambos huesos podrían estar fusionados, algo similar a lo observado en *Kayentachelys aprix*.

En la vista ventral del basiesfenoides de *Condorchelys antiqua* se reconocen distintas estructuras. Entre ellas se puede mencionar el proceso

basipterigoideo, el foramen caroticum basisphenoidale y las cicatrices para la inserción de musculatura.

El proceso basipterigoideo es una estructura par ubicada en la región anterior del cuerpo principal del basiesfenoides. En *Condorchelys antiqua* este proceso se observa en dos dimensiones debido a la compresión sufrida por los ejemplares. Estos procesos fueron reportados también para *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* y *Ordosemys*. Como se observa también en otras tortugas (e.g., *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*), el proceso basipterigoideo de *Condorchelys antiqua* encaja en una estructura tipo bolsillo ubicada en los pterigoides. A diferencia de lo que ocurre en *Proganochelys quenstedti*, en el resto de los taxones mencionados (incluyendo a *Condorchelys antiqua*) el proceso basipterigoideo se encuentra fuertemente suturado al pterigoides, por lo que no hay movilidad entre los elementos del basicráneo y los elementos derivados del palatoc cuadrado (pterigoides y cuadrado).

En su parte ventral el basiesfenoides de *Condorchelys antiqua* lleva un par de forámenes, denominados foramen caroticum basisphenoidale, los cuales indican la entrada de la arteria carótida interna (más precisamente la entrada de la arteria cerebrealis) al cavum cranii. Estos forámenes en *Condorchelys antiqua* se encuentran en la región anterior del basiesfenoides (entre los procesos basipterigoideos), al igual que en *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987; Sterli y Joyce, 2007). El foramen caroticum basisphenoidale es visible en los ejemplares MPEF-PV 1152, MPEF-PV 1998 y en el MPEF-PV 3131.

Posterolateralmente al foramen caroticum basisphenoidale izquierdo de MPEF-PV 1998 se observa la presencia de un surco. Este surco podría corresponderse con el recorrido de la arteria cerebri antes de penetrar en el cráneo. La rama palatina de la arteria carótida interna penetra en el cráneo a través de la vacuidad interpterigoidea. Otros taxones que muestran un patrón arterial similar al hallado en *C. antiqua* son *Proganochelys quenstedti*, *Kayentachelys aprix* y *Heckerochelys romani*.

Posteriormente al foramen caroticum basisphenoidale se observa un par de cicatrices con forma de gota (conocidas en la literatura como “basisphenoid pits”) cuyo ápice se dirige anteromedialmente. Estas cicatrices estarían representando lugares de inserción muscular, como fue reportado también para *Kayentachelys aprix*, *Judithemys sukhanovi* (Parham y Hutchison, 2003) y *Ordosemys liaoxiensis* (Tong et al., 2004), entre otras.

En corte transversal (MPEF-PV 1875 A) se observa que el basiesfenoides es un elemento grueso, al igual que el basioccipital (ver Basioccipital). Este desarrollo ventro-dorsal del piso del cavum cranii recuerda a la misma región de *Kayentachelys aprix*, representando ambas especies un estadio intermedio entre la condición hallada en *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis* (piso del cavum cranii muy desarrollado) y las tortugas modernas (con un piso más delgado). La parte dorsal del dorsum sellae en *Condorchelys antiqua* es cóncava, al igual que en el resto de las tortugas. Desafortunadamente en ninguno de los ejemplares de *Condorchelys antiqua* se ha preservado en buen

estado ni la región anterior del basiesfenoides para determinar el desarrollo del proceso clinóideo o del rostrum basisphenoidale, ni la región dorsal del mismo.

3.2.1.1.1.5. Morfología comparada de estructuras basicraneanas:

3.2.1.1.1.5.1. Morfología del cavum labyrinthicum, cavum acustico-jugulare y cavum tympani (oído interno y medio) (Figura 3.16-3.19)

El cavum labyrinthicum es la cavidad del oído interno formada por los huesos proótico (anteriormente), opistótico (posteriormente) y supraoccipital (dorsalmente) (Gaffney, 1979a). Ventralmente este cavum puede estar cerrado por el proótico, opistótico, basiesfenoides y hasta incluso por el pterigoides y basioccipital en las pancryptodiras o puede permanecer abierto como es el caso de las panpleurodiras y tortugas basales (Gaffney, 1979a). El cavum labyrinthicum posee forámenes para nervios y para estructuras auditivas, tales como los forámenes para los nervios facial (VII), auditivo o coclear (VIII) que penetra la pared medial del proótico y forma de dos a tres forámenes, y el nervio glosofaríngeo (IX) que atraviesa el processus interfenestralis del opistótico (Gaffney, 1979a). Además, dentro del cavum labyrinthicum se hallan los canales laberínticos del oído interno (Gaffney, 1979a). Las estructuras auditivas que se pueden encontrar en el cavum labyrinthicum son principalmente la fenestra ovalis y la fenestra perilymphatica. La fenestra ovalis separa el cavum labyrinthicum del espacio cráneo- cuadrado perteneciente al cavum acustico-jugulare y está formada por el proótico (anteriormente) y el opistótico (posteriormente). La membrana ovalis se encuentra cerrando

lateralmente esta fenestra y es allí donde se contacta la placa basal de la columella (Goodrich, 1930). La comunicación entre el recessus scalae tympani del cavum acustico-jugulare y el cavum labyrinthicum se produce mediante la fenestra perilymphatica (Gaffney, 1979a). Esta fenestra está formada por el opistótico, más precisamente por el processus interfenestralis del opistótico, y a veces está formada también por el basiesfenoides o, incluso, puede llegar a ser cartilaginosa (Gaffney, 1979a).

El cavum acustico-jugulare se encuentra entre el cavum labyrinthicum y el cavum tympani. El cavum acustico-jugulare está formado por una región lateral que se dispone en sentido anteroposterior, denominada porción cráneo-cuadrada (relicto del pasaje cráneo-cuadrado de Goodrich, 1930) y por una región posteromedial, denominada recessus scalae tympani (Gaffney, 1979a). A pesar de que el espacio cráneo-cuadrado se encuentra reducido en las tortugas debido al contacto entre el opistótico y proótico con el cuadrado, pterigoides y epipterigoides (cuando está presente), se puede identificar por la presencia de la vena capitis lateralis, la arteria estapedial, la rama hiomandibular del nervio facial (VII), el nervio glossofaríngeo (IX) y la vena capitis cerebri posterior (Gaffney, 1979a). El relicto de espacio cráneo-cuadrado se denomina en las tortugas canalis cavernosus, el cual se abre posteriormente a través del foramen cavernosum el cual, a su vez, se encuentra formado por el pterigoides ventralmente, el cuadrado lateralmente y el proótico medialmente.

El recessus scalae tympani está formado generalmente en las tortugas por el opistótico, el exoccipital, el basioccipital, el cuadrado y, en algunas

cryptodiras, por el pterigoides (Gaffney, 1979a). Posteriormente, el recessus scalae tympani puede ser cartilaginoso o puede estar osificado (con contribuciones del exoccipital y del opistótico), al igual de lo que ocurre con su piso. La pared posterior del recessus scalae tympani está perforada por el foramen jugulare posterius por el cual sale la vena capitis lateralis y los nervios vago y accesorio del vago (X y XI). El processus interfenestralis del opistótico de las tortugas modernas y de algunas fósiles es grácil y se dirige ventralmente hasta casi alcanzar el piso del basicráneo.

Las descripciones del canalis cavernosus y recessus scalae tympani que se dieron más arriba se basan en ejemplos de tortugas modernas. Como se describirá a continuación dichas estructuras son diferentes en las tortugas fósiles más antiguas, sin embargo se pueden reconocer estructuras similares y se puede observar cómo evolucionaron.

La cobertura ventral del espacio cráneo-cuadrado es variable entre las tortugas y es un carácter utilizado en análisis filogenéticos (Figura 3.17). Por ejemplo en *Proganochelys quenstedti*, *Australochelys africanus* y *Palaeochersis talampayensis* (Figura 3.17A-B) el piso del espacio cráneo-cuadrado está parcialmente desarrollado formándose el canalis cavernosus (Gaffney, 1979a, 1990; Gaffney et al., 1987; Sterli et al., 2007), en cambio en *Condorchelys antiqua*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* y en *Chubutemys copelloi* (Figura 3.17C) la porción horizontal de la rama cuadrada del pterigoides se extiende posteromedialmente formando un piso más desarrollado que en *Proganochelys quenstedti*, pero dejando ver aún al proótico en vista ventral (Gaffney, 1990;

Gaffney et al., 1987; Sterli y Joyce, 2007). El piso del espacio cráneo-cuadrado en las cryptodiras (Figura 3.17D) está aún más desarrollado que en *Condorchelys antiqua*, *Kayentachelys aprix* o *Heckerochelys romani* ya que la rama cuadrada del pterigoides se extiende más posteriormente cubriendo totalmente al proótico en vista ventral (Gaffney, 1979a). La situación en las pleurodiras es diferente ya que solo la parte anterior del espacio cráneo-cuadrado está cubierta por el proótico y/o el cuadrado (Gaffney, 1979a). Además de la extensión posterior del pterigoides, parece que la región cráneo-cuadrada va sufriendo una compresión antero-posterior en las tortugas modernas, lo que produce una reducción del espacio y un mayor cerramiento ventral y posterior del cavum tympani y del cavum acustico-jugulare.

Al igual que en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* y *Kayentachelys aprix*, la pared posterior del recessus scalae tympani de *Condorchelys antiqua* no está osificada ya que ni el exoccipital ni el opistótico desarrollan un proceso ventral. Por dicha razón el foramen jugulare posterius no se encuentra formado (Figura 3.18A). Por otro lado, el processus interfenestralis del opistótico en *Condorchelys antiqua* [identificado por la presencia del foramen del nervio glossofaríngeo (IX)], es robusto al igual que en *Proganochelys quenstedti*, en *Palaeochersis talampayensis* y en *Kayentachelys aprix*. El proceso interfenestralis del opistótico alcanza el piso del cráneo en *Condorchelys antiqua* como en *Kayentachelys aprix*. Tanto la falta de reducción en tamaño del proceso interfenestralis del opistótico como la ausencia de la osificación de la pared posterior del cráneo formada por el opistótico y el

exoccipital, indican que el recessus scalae tympani no está osificado. En *Heckerochelys romani*, *Notoemys laticentralis*, *Thalassemys moseri* y *Plesiochelys* se observa que no se forma un foramen jugulare posterius, ya que el exoccipital y el opistótico no desarrollan un proceso ventral (Figura 3.18B), sin embargo en estos taxones, el processus interfenestralis del opistótico ya tiene una configuración como la observada en las tortugas modernas. En las tortugas modernas, el exoccipital y el opistótico cierran posteriormente al cavum acustico-jugulare y forman el foramen jugulare posterius (Figura 3.18C).

El cavum tympani es el cavum que se encuentra ubicado más lateralmente y está limitado por el cuadrado y a veces por el escamoso (Figura 3.19). En él se encuentra la membrana timpánica y la parte distal de la columella (Gaffney, 1979a). Muchas veces el límite medial de este cavum está marcado por la presencia de la incisura columella auris. En *Proganochelys quenstedti* el cavum tympani está poco desarrollado tanto antero-posteriormente y dorsalmente como en profundidad (Figura 3.19A). En *Palaeochersis talampayensis* y en *Australochelys africanus*, el cavum tympani se desarrolla antero-posteriormente y dorsalmente, pero no en profundidad (Figura 3.19B). En *Condorchelys antiqua* y en *Kayentachelys aprix* el cavum tympani está bien desarrollado tanto antero-posteriormente y dorsalmente como en profundidad (Figura 3.19C). A su vez se observa con mayor claridad que en *Kayentachelys aprix* y en *Heckerochelys romani* (Sterli y Joyce, 2007; Sukhanov, 2006) hay un desarrollo posterodorsal del cavum tympani, identificado como un cavum postoticum incipiente. En la mayoría de las tortugas modernas (excepto algunas especies con una reducción

secundaria como por ejemplo en *Caretta caretta*) tanto el cavum tympani como el antrum postoticum se encuentran bien desarrollados (Figura 3.19D).

La incisura columella auris abierta ventralmente es un carácter presente en muchas tortugas tales como *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Notoemys laticentralis*, *Heckerochelys romani*, *Kayentachelys aprix*, *Condorchelys antiqua*, *Dermochelys* y cheloniidos. En cambio en *Carettochelys* y en los trionychidos, la incisura columella auris se encuentra cerrada por hueso (Gaffney, 1979a). En las pleurodiras, en los meiolaniidos y en los baenidos la incisura columella auris se encuentra cerrada por hueso y contiene, no sólo a la columella auris, sino también al tubo de Eustaquio (Gaffney, 1979a).

3.2.1.1.1.5.2. Relación entre el foramen posterius canalis carotici interni, el foramen caroticum basisphenoidale, el foramen caroticus lateralis y la vacuidad interpterigoidea: (Figura 3.20)

En las cryptodiras modernas, la arteria carótida interna penetra el cráneo en la parte posterior del pterigoides a través del foramen posterius canalis carotici interni (Figura 3.20A). Luego esta arteria corre por el canalis carotici interni (con el piso completamente osificado), el cual anteriormente e internamente en la región de la sellae turcica origina un canal anterior, denominado canalis caroticus lateralis, el cual lleva la arteria palatina. Este canal se abre a través del foramen caroticum laterale en el canalis cavernosus. El canalis caroticus lateralis y el foramen caroticum laterale tienen un desarrollo

variado en los distintos grupos de cryptodiras, por ejemplo en algunos grupos están muy reducidos (Testudinidae) mientras que en otros grupos están muy desarrollados (Kinosternidae, Trionychidae, Cheloniidae y Dermatemydidae) (McDowell, 1961; Albrecht, 1967; Gaffney, 1979a). Esta disposición de arterias, canales y forámenes no fue la misma desde el origen de las tortugas. A continuación se detallan los cambios ocurridos.

En *Judithemys sukhanovi*, *Sinemys gamera*, *Sinemys lens*, *Dracochelys bicuspis*, *Hangaiemys hoburensis*, *Ordosemys leios* y *Ordosemys liaoxinensis* se observa que el foramen posterius canalis carotici interni está formado por el pterigoides al igual que en las cryptodiras modernas, sin embargo el piso del canalis carotici interni no está completamente osificado a lo largo de todo su recorrido (Figura 3.20C). En la región anterior del basiesfenoides, cerca de la sutura con el pterigoides, el piso del canalis carotici interni se encuentra abierto, dejando ver la bifurcación de la arteria carótida interna en las arterias cerebrales y palatina, denotada por la presencia del foramen caroticum basisphenoidale y del foramen caroticum laterale, respectivamente.

Por otro lado en *Kallokibotion bajazidi*, *Annemys levensis* (Sukhanov, 2000), *Chubutemys copelloi* y *Mongolochelys efremovi* la arteria cerebrales penetra el cráneo completamente en el basiesfenoides, por lo que corresponde al foramen caroticum basisphenoidale de los taxones nombrados en el párrafo precedente (Figura 3.20D). Anteriormente al foramen caroticum basisphenoidale y en la sutura entre el basiesfenoides y el pterigoides se encuentra un par de foramina caroticum laterale, el cual indica la entrada de la arteria palatina al cráneo. Esta

disposición de los forámenes está indicando que la bifurcación de la arteria carótida interna en estos taxones se producía antes de penetrar en el cráneo.

Por último se encuentran las estructuras presentes en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani* y *Condorchelys antiqua* (Figura 3.20E). En estos taxones se observa que la entrada de las carótidas al encéfalo está formada enteramente por el basiesfenoides, por lo que al igual que en los taxones nombrados en el párrafo anterior, este foramen también recibe el nombre del foramen caroticum basisphenoidale (excepto en *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus* ya que no se ha podido identificar el foramen posterius canalis carotici interni). A diferencia de los taxones del párrafo anterior, la cavidad interpterigoidea de estos taxones está abierta y no se identifica ningún foramen caroticum laterale entre el pterigoides y el basiesfenoides, por lo que se infiere que la arteria palatina debería haber entrado al cráneo a través de la vacuidad interpterigoidea.

3.2.1.1.1.5.3. Margen posterior de la fenestra temporalis inferior (Figura 3.21, 3.22)

En *Proganochelys quenstedti* el margen posterior de la fenestra temporalis inferior en vista dorsal es cóncava lateralmente y convexa medialmente, sin embargo la pared que la forma no es muy robusta (Figura 3.21A). La misma región en *Palaeochersis talampayensis* es similar en estructura a la encontrada en *Proganochelys quenstedti*. Esta morfología se observa también en *Condorchelys*

antiqua, sin embargo la pared posterior, formada por el proótico y el cuadrado, se encuentra más desarrollada antero-posteriormente, por lo que le otorga un aspecto más robusto (Figura 3.21B). Una morfología similar a la encontrada en *Condorchelys antiqua* es la que presenta *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007). Originalmente *Kayentachelys aprix* había sido descrita como el representante más antiguo del grupo de las pancryptodiras. Lo que actualmente se reconoce como Pancryptodira fue diagnosticado por Gaffney (1975c) por la presencia de un processus trochlearis oticum desarrollado en el margen posterior de la fenestra temporalis inferior, entre otros caracteres. Este proceso se desarrolla sobre el hueso cuadrado o sobre el proótico o en ambos (Gaffney, 1975c) (Figura 3.21C). Sin embargo el estudio detallado de Sterli y Joyce (2007) asegura que en la región posterior de la fenestra temporalis inferior *Kayentachelys aprix* no desarrolla ningún proceso ni rugosidad que se pueda asociar a la presencia de un processus trochlearis oticum. Por otro lado, según el análisis filogenético de Joyce (2007) la presencia de un processus trochlearis oticum no sería una sinapomorfía de las pancryptodiras sino que sería una sinapomorfía de un clado más inclusivo, que luego fue perdido en el clado de las panpleurodiras. *Notoemys laticentralis*, que es la panpleurodira más antigua que posee restos craneanos y postcraneanos, posee un margen posterior de la fenestra temporalis inferior con una concavidad pequeña lateral y una convexidad más desarrollada medial, que se asemeja ligeramente a lo que se encuentra en *Condorchelys antiqua* y tortugas basales. Ya en las tortugas pleurodiras modernas esta región se encuentra bastante modificada respecto a *Notoemys laticentralis*

por el desarrollo lateral del pterigoides que contacta, lateralmente y por debajo del proótico, al cuadrado. Las pleurodiras se caracterizan por presentar un processus trochlearis en el pterigoides (Gaffney, 1975c) (Figura 3.21D).

La ausencia de un processus trochlearis oticum en las tortugas triásicas y en *Condorchelys antiqua* y *Kayentachelys aprix* estaría relacionada a que el desarrollo de la cápsula ótica en estos taxones no interfiere en la dirección del músculo aductor mandibular desde su inserción en la cresta supraoccipital del cráneo y el proceso coronoides de la mandíbula, como fue propuesto por Joyce (2007) y como se describe para *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007) (Figura 3.22A). La dirección de este músculo tampoco se vería interrumpida en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus* y *Heckerochelys romani*. En cambio en las pancryptodiras y pleurodiras el desarrollo de la cápsula ótica interfiere en la dirección del músculo aductor mandibular. En ambos grupos las estructuras desarrolladas, que cambian la dirección del músculo aductor mandibular y forman un sistema de polea, son distintas. En las pancryptodiras y en algunas tortugas del stem de Testudines (Figura 3.22B) en el lugar donde el músculo roza el hueso (cuadrado y proótico) se desarrolla un sistema troclear en el cual el cartílago transiliens se encuentra en una verdadera articulación formada por un cartílago que subyace a una cápsula sinovial (Gaffney, 1975c). La presencia de esta tróclea tiene, generalmente, su correlato óseo en el desarrollo del processus trochlearis oticum observable en la mayoría de las pancryptodiras (Figura 3.22). En las pleurodiras (Figura 3.22C) la tróclea está presente en el pterigoides y no

desarrolla una articulación con cápsula sinovial como en las pancryptodiras sino que el cartílago transiliens se encuentra en un repliegue de la membrana mucosa de la boca (Gaffney, 1975c).

3.2.1.2. Mandíbula:

Ninguno de los especímenes preservados de *Condorchelys antiqua* está representado por una mandíbula completa. Sin embargo en el espécimen MPEF 1785A se puede reconocer parte del dentario izquierdo. El borde dorsal de la mandíbula es cóncavo en vista lateral, al igual que en *Kayentachelys aprix*. Posteriormente el dentario posee un proceso ascendente denominado proceso coronoides del dentario. Ya que este fragmento de dentario se encuentra expuesto en vista lateral se puede observar que la ornamentación de la mandíbula está representada mayormente por 'pits' que en algunos sectores se desarrollan a forma de pequeños surcos. La morfología general del dentario recuerda a la presente en *Kayentachelys aprix* (Sterli y Joyce, 2007).

3.2.1.3. Caparazón:

La descripción del caparazón se basa principalmente en el espécimen MPEF-PV 3132 que representa el caparazón más completo de *Condorchelys antiqua* que se ha preservado en vista dorsal. Este caparazón se encuentra casi completo faltando solamente la región anterior (se observa una ruptura por delante de la costal 2) y de las placas periféricas de la parte anterior y media del lateral izquierdo. En general todas las placas se encuentran en su posición

natural, excepto las placas periféricas 5, 6, 7 y 8 derechas que están desplazadas y se ubican sobre las costales 4, 5 y 6 y las neurales 3, 4 y 5 que se encuentran levemente rotadas. También se observa un desplazamiento de las periféricas posteriores del lateral izquierdo. Información adicional de la región posterior del caparazón fue recuperada del espécimen MPEF-PV 3160. Afortunadamente, de los especímenes MPEF-PV 3147 (representado por una serie neural incompleta y por costales), MPEF-PV 1783 A y B (representados por cara y contracara de una serie neural con restos de las vértebras torácicas y placas costales) se pudo obtener información de la vista visceral del caparazón.

3.2.1.3.1. Morfología general (Figura 3.23):

La deformación que afectó al ejemplar MPEF-PV 3132 no es de gran magnitud ya que la mayoría de los elementos que componen el caparazón se encuentran en su posición original, por lo que permite inferir la forma general del mismo. La misma recuerda la de *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987; Joyce y Sterli, en preparación), siendo el ancho máximo registrado en la mitad anterior del caparazón, reduciendo su ancho de forma progresiva hacia la parte posterior. Gracias a la preservación de las placas periféricas derechas y posteriores se puede determinar que el contorno del caparazón no es aserrado como en *Proganochelys quenstedti* y en *Platychelys obendorferi* sino que es liso como ocurre en muchas tortugas como por ejemplo *Palaeochersis talampayensis* o *Kayentachelys aprix* (Gaffney et al., 1987; Sterli et al., 2007; Joyce y Sterli, en prep.). A pesar de que el borde posterior del caparazón está parcialmente roto y

las periféricas posteriores están desplazadas de su posición original, se puede determinar que el borde posterior carece de una escotadura pigal. Dada la preservación en sólo dos dimensiones de los caparazones, no se puede inferir con certeza la altura del mismo y por ende determinar si era un caparazón globoso o no. El largo aproximado del caparazón de *C. antiqua* se estima en 23 centímetros, mientras que el sector más ancho del mismo es de 16 centímetros aproximadamente.

El caparazón de *Condorchelys antiqua* no es un caparazón muy ornamentado (Fig 3.23) ya que no se observan ni tubérculos ni surcos, solo se observan algunos “pits” (pequeñas perforaciones) y una cresta medial sobre las placas neurales 4-9. Esta cresta presenta un mayor desarrollo en las neurales 4 y 5.

3.2.1.3.2. Placas Óseas:

3.2.1.3.2.1. Serie Central (Figuras 3.23, 3.24):

La placa nucal, las neurales, las suprapigales y la pigal forman una serie de placas ubicadas en la línea media del caparazón dorsal de las tortugas. Desafortunadamente la serie central de *Condorchelys antiqua* no se conoce completamente, ya que el ejemplar MPEF-PV 3132 representado por un caparazón dorsal casi completo preservado en vista dorsal, no posee ni la nucal ni las primeras neurales. La serie neural podría estar completa en el espécimen MPEF-PV 1783A, sin embargo la preservación del mismo no permite distinguir los contactos. La forma de las neurales se puede observar sin dificultad en el

ejemplar MPEF-PV 3147, el cual está representado por un molde de la vista interna de un caparazón dorsal.

La serie neural está representada por una serie de placas dispuestas en la línea media, las cuales tienen fusionadas en su cara visceral las vértebras torácicas. A partir de varios especímenes se logró reconstruir la serie neural casi de forma completa, faltando sólo la parte anterior de la neural 1. La neural 1 se encuentra preservada de forma incompleta en el espécimen MPEF-PV 3147, por lo que no se puede establecer ni su forma ni su tamaño. El borde posterior es cóncavo y los laterales convexos. Lateralmente limita con las costales 1 y 2, mientras que posteriormente lo hace con la neural 2. Esta última se encuentra preservada de forma completa en el espécimen MPEF-PV 3147. Es el elemento más pequeño de la serie neural [como ocurre también en *Kayentachelys aprix* (Joyce y Sterli, en prep.)] y tiene forma rectangular, siendo más larga que ancha. El borde anterior es convexo y limita con la neural 1. Los bordes laterales son paralelos entre sí y limitan en mayor medida con la costal 2, sin embargo pueda haber un contacto reducido con la costal 1. El borde posterior también es convexo y limita con la neural 3. La placa neural 3 se encuentra preservada en los especímenes MPEF-PV 3132 y MPEF-PV 3147. Sin embargo la descripción recaerá en el espécimen MPEF-PV 3147, ya que es en el que mejor se preserva. Tiene forma hexagonal siendo más larga que ancha. El borde anterior es cóncavo, limitando con la neural 3. Lateralmente limita con la costal 2, en la esquina anterior y con la costal 3 en un contacto más extenso. Los bordes laterales más largos convergen en forma suave posteriormente. Contacta

posteriormente a la neural 4 de forma ligeramente convexa. La neural 4 se encuentra preservada tanto en el espécimen MPEF-PV 3132 como en el MPEF-PV 3147. La siguiente descripción se basa en el espécimen MPEF-PV 3147, en el cual se puede observar más claramente. La placa neural 4 tiene forma hexagonal siendo ligeramente más larga que ancha. Anteriormente limita con la neural 3 mediante un contacto ligeramente cóncavo. Lateroanteriormente limita con la costal 3 mediante un contacto muy corto. Lateralmente contacta la costal 4 mediante un contacto recto y paralelo entre sí. El borde posterior es ligeramente convexo y contacta con la neural 5. Esta última está preservada en los especímenes MPEF-PV 3132 y MPEF-PV 3147, sin embargo la descripción está basada en el segundo. La neural 5 tiene forma hexagonal siendo tan ancha como larga, pero siendo más ancha que la neural 4. Anteriormente limita con la neural 4 mediante un contacto convexo, mientras que posteriormente lo hace con la 6 mediante un contacto casi recto. Latero-anteriormente contacta a la costal 4 en forma muy corta y lateralmente a la costal 5, ambos en forma cóncava. La placa neural 6 también se encuentra preservada en los ejemplares MPEF-PV 3132 y MPEF-PV 3147. A pesar de que en el espécimen MPEF-PV 3147 la neural 6 se encuentra presente, sólo se preserva la parte anterior de la misma, por lo que no se puede determinar su forma. El borde anterior es ligeramente convexo y limita con la neural 5 y la costal 5. Lateralmente contacta a la costal 6 mediante un contacto recto que converge hacia la línea medial posteriormente. La placa neural 7 se encuentra preservada en el espécimen MPEF-PV 3132. Su forma no se puede establecer con certeza ya que en el

espécimen MPEF-PV 3132 se encuentra fracturada. Anteriormente contacta a la neural 6 mediante un contacto ligeramente convexo. Latero-anteriormente limita con la costal 6 y lateralmente lo hace con la costal 7. El contacto con la neural 8 no se observa en ninguno de los especímenes preservados. La neural 8 sólo se encuentra preservada en el ejemplar MPEF-PV 3132. Su forma es rectangular, siendo un tercio más ancha que larga. La neural 8 contacta posteriormente a la suprapigal 1 mediante un contacto cóncavo y lateralmente contacta a la costal 8 mediante un contacto recto que converge en forma ligera anteriormente. El contacto con la neural 7 no se puede establecer con certidumbre porque hay restos de sedimento y lo que parece ser un hueso largo entre ambas placas. Posteriormente a la neural 8 hay dos elementos centrales. El primero de ellos tiene forma rectangular, siendo más ancho que largo. El contacto anterior con la neural 8, el lateral con la costal 9 y el posterior con el segundo elemento posterior a la neural 8 son convexos. Desafortunadamente no se conoce una vista visceral de este elemento para conocer si tiene fusión con alguna vértebra torácica y por ende concluir si se trata de una placa neural o una suprapigal.

Posteriormente al elemento descrito en el párrafo anterior se encuentra un elemento con forma de trapecio más ancho que largo. Lateralmente este elemento contacta a la costal 9 mediante un contacto convexo. Posteriormente contacta con la periférica 11 y con la pigal, también mediante un contacto convexo. La placa aislada identificada con el número MPEF-PV 3162 presenta una morfología similar a la hallada en este elemento. Afortunadamente esta

placa se encuentra preservada en vista visceral y en la parte anterior de la misma se observa una marca que recuerda a la marca dejada por las vértebras torácicas cuando se fusionan a las placas neurales. Sin embargo, no es evidencia suficiente para argumentar que se trata de una placa neural ya que en *Kayentachelys aprix* (Joyce y Sterli, en prep.) también se ha encontrado que los últimos elementos de la serie central presentan unas estructuras en vista visceral que recuerdan a las marcas dejadas por la fusión de las vértebras torácicas. Si se tratase efectivamente de una placa neural, sería la neural número 10, número nunca antes registrado en las tortugas. Debido a esto, sería más prudente argumentar que los dos elementos posteriores a la neural 8 se tratan de dos suprapigales.

Debido al estado de preservación del extremo posterior del caparazón MPEF-PV 3132 no se puede determinar la forma de la placa pigal.

3.2.1.3.2.2. Serie Costal (Figuras 3.23, 3.24):

La serie costal de *Condorchelys antiqua* se conoce casi en su totalidad, sólo faltando la mayor parte de la costal 1. La descripción de las costales se basa en tres especímenes, MPEF-PV 3132, MPEF-PV 1783A y MPEF-PV 3147. Desde la costal 1 al borde anterior de la costal 4, las costales se tuercen anteriormente, mientras que desde el borde posterior de la costal 4 hasta la costal 9, las costales se tuercen posteriormente. Por otro lado, en todas las costales se reconoce un aumento en el largo lateralmente. Todas las costales limitan con la costal precedente anteriormente y la costal subsiguiente posteriormente.

Desafortunadamente como consecuencia de la preservación de los materiales de *Condorchelys antiqua*, no se puede establecer los contactos de las costales 1 a 8 con las placas periféricas. La costal 9 es la única en la cual se puede determinar la forma completa y observar el contacto con las periféricas. Esta costal tiene forma ligeramente triangular y es diferente a las demás costales observables, siendo tan ancha como larga. El borde anterior limita con la costal 8 y el lateral limita con las periféricas 10 y 11. Medialmente contacta a la neural 9 y a la suprapigal 1.

3.2.1.3.2.3. Serie Periférica (Figuras 3.23):

La serie periférica se encuentra preservada de forma incompleta en el ejemplar MPEF-PV 3132 pudiéndose reconocer de la periférica 5 a la 11. Las periféricas 5 a 8 se encuentran desplazadas de su posición natural, por lo que los contactos con las costales son supuestos.

La periférica 5 se encuentra preservada de manera fragmentaria, por lo que no se puede establecer su forma. Posteriormente contacta a la periférica 6. Contactaría medialmente a la costal 3 y tal vez a la 4. Al menos las periféricas 6 a 8 poseen una forma similar siendo la mitad anterior de la placa un tercio más ancha que la mitad posterior, produciendo un contacto sinuoso entre estas periféricas y las costales. La periférica 6 contactaría a la costal 4 y 5, medialmente y a la periférica 7 posteriormente. La periférica 7 contacta a las costales 5 y 6 medialmente y a la periférica 8 posteriormente. La periférica 8 contactaría medialmente a la costal 6 y 7 y a la periférica 9 posteriormente.

Debido a que la periférica 8 se encuentra por encima de la periférica 9, no se puede determinar la forma de esta última, sin embargo se puede inferir que contactaría medialmente a la costal 7 y 8. Posteriormente la periférica 9 contacta a la periférica 10. Esta última contactaría con la costal 8 y con la 9 medialmente y con la periférica 11 posteriormente. La periférica 11 por su parte contacta a la costal 9, anteriormente, a la pigal medialmente y a la suprapigal 2 anteromedialmente.

3.2.1.3.3. Escudos Córneos:

El único espécimen donde se pueden observar los escudos córneos del caparazón dorsal es en el MPEF-PV 3132. Desafortunadamente el escudo nucal, el vertebral 1, el pleural 1 y los marginales 1 a 5 no se han preservado. Los escudos pleurales y marginales que se describirán a continuación corresponden al sector derecho del espécimen ya que los del sector izquierdo no se han preservado.

3.2.1.3.3.1. Escudos Vertebrales (Figuras 3.23, 3.25):

Los escudos vertebrales II a V de *Condorchelys antiqua* muestran que son escudos más anchos que largos, al igual que los presentes en *Proganochelys quenstedti*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*, *Indochelys spatulata*, *Notoemys laticentralis* y *Proterochersis robusta*.

El surco entre el escudo vertebral II y III se encuentra en la parte posterior de la placa costal 3 y posiblemente atravesara la neural 3. El contacto

anterior del escudo vertebral II no se puede establecer debido a la preservación del material. Posteriormente contacta al escudo vertebral III. Lateralmente contacta al menos al escudo pleural II. El surco entre el escudo vertebral III y IV se dispone en la parte medial de la costal 6 y en la neural 6. Lateralmente el escudo vertebral III contacta al escudo pleural II y III. Por otro lado el surco que separa el escudo vertebral IV del V atraviesa la parte posterior de la costal 8 y la neural 8. El escudo vertebral IV limita lateralmente con el escudo pleural IV y tal vez también lo hace con el III. Por último el escudo vertebral V contacta lateralmente al escudo pleural IV y a los marginales XI y XII.

3.2.1.3.3.2. Escudos Pleurales (Figura 3.23):

En el espécimen MPEF-PV 3132 se reconocen tres de los cuatro escudos pleurales, ya que el pleural I no se ha preservado. Todos los escudos pleurales preservados muestran que son mucho más largos que anchos, al igual de lo que ocurre en *Proganochelys quenstedti*, *Kayentachelys aprix*, *Heckerochelys romani*, *Indochelys spatulata*, *Notoemys laticentralis* y *Proterochersis robusta*. El escudo pleural II no se encuentra preservado de forma completa, sin embargo se puede observar que el surco que separa este escudo del pleural III se encuentra en la costal 4. Desafortunadamente no se pueden observar con certeza los contactos laterales de este escudo con los escudos marginales. Posiblemente este escudo contactase a los escudos marginales VI y VII. La morfología del escudo pleural III no se puede establecer con certidumbre ya que su límite posterior se encuentra tapado por las placas periféricas 7 y 8 desplazadas. Sin embargo se

puede establecer que se encuentra al menos en la costal 4, 5 y posiblemente alcanzase la 6 y sobre la periférica 6, 7 y posiblemente la 8. Lateralmente este escudo pudo haber contactado a los escudos marginales VII, VIII y IX. Por último el escudo pleural IV se encuentra emplazado en las costales 7, 8 y 9, y tal vez alcanzase la costal 6 y las periféricas 8, 9 y 10. Lateralmente este escudo contacta al escudo marginal IX, X y XI.

3.2.1.3.3.3. Escudos Marginales (Figura 3.23):

Desafortunadamente los escudos marginales I a V no se han preservado en el ejemplar MPEF-PV 3132. Ninguno de los escudos marginales preservados alcanzan las placas costales, sólo se encuentran en las periféricas. En forma general los escudos marginales son más largos que anchos, siendo los escudos VI a VIII incluso más angostos que los restantes. Esta condición hace recordar en cierta forma a la presente en *Kayentachelys aprix* y en *Sichuanchelys chowi* (Ye y Pi, 1997). En esta especie se observa que el surco entre los escudos marginales y los pleurales se acerca significativamente al margen del caparazón dorsal en las placas periféricas 5 y 6, produciendo que los escudos marginales V y VI sean muy angostos y largos. Restos del escudo marginal VI se preservan en la placa periférica 6, en la cual se encuentra el surco que marca el límite posterior con el escudo marginal VII. Este último se encuentra ubicado en la placa periférica 6 y 7. El marginal VIII se encuentra emplazado en la costal 7 y 8, mientras que el IX se encuentra entre la costal 8 y 9. El escudo marginal X se encuentra en las placas periféricas 9 y 10, el XI entre las placas periféricas 10 y 11 y por último el

escudo marginal 12 se encuentra entre la placa periférica 11 y la pial. El contacto medial entre ambos escudos marginales XII es supuesto.

3.2.1.4. Plastrón

3.2.1.4.1. Placas Óseas:

Desafortunadamente no se ha preservado ningún plastrón articulado. Ésto, junto con las características de las zonas de suturas preservadas en las distintas placas del plastrón, indica que las placas del plastrón de *Condorchelys antiqua* estaban débilmente suturadas una con otras.

El plastrón de *Condorchelys antiqua* presenta en vista ventral una ornamentación con surcos que se entrelazan formando un reticulado irregular (MPEF-PV 3136).

3.2.1.4.1.1. Epiplastrón:

Desafortunadamente en ningún espécimen de *Condorchelys antiqua* se han preservado restos de epiplastrón.

3.2.1.4.1.2. Entoplastrón (Figura 3.26-3.28):

El entoplastrón de *Condorchelys antiqua* está representado por el ejemplar MPEF-PV 3134 el cual se preserva casi completo faltando sólo los extremos laterales y el posterior. El entoplastrón tiene una forma general de cruz, siendo su extensión antero-posterior dos veces y media la extensión lateral. En vista ventral se observan las suturas del entoplastrón con los hioplastra, siendo las

suturas muy imbricadas y en forma oblicua. Esta disposición de las suturas indica que la exposición del entoplastrón en vista ventral es mucho menor a la morfología del entoplastrón. La sutura del entoplastrón con los epiplastra parece ser diferente que la presente con los hioplastra, ya que el contacto parece ser de forma recta.

Al igual que en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Indochelys spatulata* y *Kayentachelys aprix*, el entoplastrón de *Condorchelys antiqua* posee una extensión anterior y un proceso medial posterior muy desarrollado. Lo que no se puede determinar con certeza es si la extensión anterior del entoplastrón de *Condorchelys antiqua* separaba total (como ocurre en los taxones anteriormente nombrados) o parcialmente a los epiplastra. El proceso posterior medial muy desarrollado se vería sólo en vista visceral, debido al tipo de sutura presente con los hioplastra. La morfología del proceso posterior medial de *Condorchelys antiqua* recuerda más a la encontrada en *Proganochelys quenstedti* y en *Palaeochersis talampayensis* ya que es un proceso angosto que se va aguzando posteriormente. En cambio en *Kayentachelys aprix* y *Heckerochelys romani* el proceso posterior es más ancho. Lateralmente, el entoplastrón de *Condorchelys antiqua* al igual que en el resto de las tortugas posee procesos lateroposteriores. Éstos no están muy desarrollados, por lo que no parecería que llegase a formar el borde lateral del plastrón, como ocurre en *Proganochelys quenstedti*.

En vista visceral se observa el proceso anterior, el posterior y dos procesos laterales. En los procesos laterales se observa un sector con una rugosidad la cual podría representar la zona de articulación del cleitro con el

entoplastrón. El cleitro también contactaría al epiplastrón anteriormente. En esta descripción se sigue la interpretación de Joyce et al. (2006) en la cual ellos postulan, siguiendo las ideas de Jaekel (1915), que los procesos epiplastrales equivalen a los cleitros, en vez de ser parte de las clavículas como sostiene Gaffney (1990). Si las roturas encontradas en *Condorchelys antiqua* correspondiesen sólo a los procesos epiplastrales de los epiplastras y por ende correspondiesen a las clavículas, no tendría por qué observarse esa zona rugosa también en el entoplastrón.

3.2.1.4.1.3. Hioplastrón (Figura 3.29):

La descripción de la parte ventral del hioplastrón de *Condorchelys antiqua* se basa en el espécimen MPEF-PV 3136. Este espécimen está representado por un hioplastrón izquierdo casi completo, sólo faltando la parte más posterior. El hioplastrón de *Condorchelys antiqua* como el de la mayoría de las tortugas se puede dividir en dos partes: una placa ventral que es la más medial y forma parte del lóbulo anterior del plastrón y la placa lateral, la cual forma la parte anterior del puente. En la parte anterior de la placa ventral se puede observar el contacto con el epiplastrón izquierdo y con el entoplastrón, el cual es muy dentado. Medialmente el hioplastrón contacta a su par y posteriormente contactaría al mesoplastrón o al hipoplastrón. Desafortunadamente el contacto lateral del puente con las placas periféricas del caparazón no se puede establecer.

Postero-medialmente se observa que el borde del hioplastrón no es dentado, si no que es liso. Esta morfología concuerda con la presencia de una fenestra central en el plastrón, como se observa en forma incipiente en *Kayentachelys aprix*, y en forma más desarrollada en numerosas tortugas tales como *Heckerochelys romani* y *Notoemys laticentralis*, entre otras. Otra evidencia del desarrollo de una fenestra central es que el espesor del hueso del hioplastrón va disminuyendo desde la escotadura axilar hacia la parte medial.

En el espécimen MPEF-PV 1873 C se observa que en el hioplastrón, cerca del contacto con las placas periféricas, hay un foramen, el cual es interpretado como un foramen para los conductos de “musk”. Estos forámenes se han encontrado en otras tortugas, pero ubicados en la sutura entre el plastrón y las placas periféricas (e.g. *Kayentachelys aprix*, *Xinjiangchelys* sp). Sin embargo en *Siamochelys peninsularis* (Tong et al., 2002) los conductos del “musk” se hallan enteramente en el plastrón (en el mesoplastrón y en el hipoplastrón).

Debido a que ninguno de los especímenes se encuentra preservado en tres dimensiones, no se puede determinar la forma del plastrón en vista transversal.

3.2.1.4.1.4. Mesoplastrón:

Desafortunadamente en ningún espécimen de *Condorchelys antiqua* se han preservado restos de mesoplastrón.

3.2.1.4.1.5. Hipoplastrón:

Restos del hipoplastrón izquierdo se observa en el espécimen MPEF-PV 1873 C, pero debido a su estado de preservación es imposible describirlo en forma detallada.

3.2.1.4.1.6. Xifiplastrón:

Desafortunadamente en ningún espécimen de *Condorchelys antiqua* se han preservado restos de xifiplastrón.

3.2.1.4.2. Escudos Córneos (Figura 3.29):

Desafortunadamente muy pocos elementos del plastrón de *Condorchelys antiqua* se ha preservado en vista ventral en la cual se puede observar el patrón de los escudos córneos.

El único surco preservado es el que se localiza entre el escudo humeral y el pectoral. Este surco se encuentra en la parte anterior del hioplastrón MPEF-PV 3136 y corre en forma casi perpendicular al plano sagital, diferente a lo observado en *Kayentachelys aprix*, en la cual los surcos de ambos lados convergen posteriormente.

3.2.1.5. Columna Vertebral:

3.2.1.5.1. Vértebra Cervicales (Figura 3.30)

Las vértebras cervicales de *Condorchelys antiqua* están representadas por varios ejemplares (MPEF-PV 3155, MPEF-PV 3156, MPEF-PV 3157, MPEF-PV

3159). Debido a que no se han hallado las vértebras articuladas no se puede determinar con certeza la posición de cada una de ellas en la serie cervical. Todas las vértebras cervicales preservadas presentan cuerpos vertebrales anficélicos, como en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys aprix*, entre otros.

La vértebra MPEF-PV 3155 posee un cuerpo vertebral elongado con la faceta de articulación anterior de forma circular con una concavidad central y la posterior triangular también con una concavidad posterior. Ventralmente el cuerpo vertebral posee una cresta poco desarrollada que aumenta de tamaño posteriormente. Los procesos transversos se encuentran rotos, preservándose sólo su base. Los restos de los procesos transversos se ubicaban en el centro del cuerpo vertebral. Lateralmente, en el sector anterior y ventral, cerca de la faceta articular, se observa una convexidad que estaría representando la articulación ventral con una costilla bicípita. La articulación dorsal de la costilla cervical sería con el proceso transversal de la vértebra. Debido a que ambas regiones donde articulan las costillas están rotas, no se puede determinar si las costillas estaban en realidad fusionadas al cuerpo vertebral, como ocurre en las últimas vértebras cervicales de *Proganochelys quenstedti* (Gaffney, 1990) o no. El arco neural de esta vértebra está muy desarrollado dorsalmente, siendo más alto que el alto del centro vertebral. Sólo se ha preservado la prezigapófisis derecha, la cual se encuentra rota en su extremo distal, por lo que no se puede determinar su orientación. Posteriormente se observa que ambas postzigapófisis se encuentran en un nivel más alto que la prezigapófisis. Ambas postzigapófisis se

encuentran muy próximas a la línea media, pero debido a que la postzigapófisis derecha se encuentra cubierta de sedimento, la descripción recae en la izquierda. La postzigapófisis tiene forma triangular, con la faceta de articulación orientada ventralmente. La posición estimada de esta vértebra en la serie cervical se basa en la comparación con las vértebras cervicales de *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis* que son los dos taxones basales más completos cuyas vértebras se asemejan a las de *Condorchelys antiqua*. Tanto la altura de los arcos neurales como la posición de los procesos transversos pueden ser utilizadas para identificar la posición de cada vértebra en la serie cervical. La vértebra MPEF-PV 3155 posee un arco neural muy desarrollado, característica presente solamente en las últimas vértebras cervicales de *Proganochelys quenstedti* y de *Palaeochersis talampayensis*. Por otro lado la posición medial del proceso transversal en *Condorchelys antiqua* se asemeja a la encontrada en las vértebras 6 y 7 de *Palaeochersis talampayensis* y de *Proganochelys quenstedti*. Por dichos motivos se considera que la vértebra cervical MPEF-PV 3155 de *Condorchelys antiqua* podría corresponder a la vértebra cervical 6 o 7.

Los ejemplares MPEF-PV 3156 y MPEF-PV 3157 están representados por una vértebra cada uno cuya morfología es similar a la encontrada en el espécimen MPEF-PV 3155. Debido a la preservación de los dos ejemplares primeramente nombrados, no se puede determinar la ubicación de los procesos transversos, impidiendo determinar fehacientemente si corresponden, al igual

que la vértebra MPEF-PV 3155 a una vértebra cervical 6 o 7 o corresponden a otras posiciones dentro de la serie cervical.

3.2.1.5.2. Vértebras y Costillas Torácicas (Figura 3.31)

Las vértebras y costillas torácicas de *Condorchelys antiqua* se han preservado de forma casi completa en el espécimen MPEF-PV 1783A. Este espécimen conserva las últimas 6 vértebras torácicas (parte de la 5^o hasta la 10^o) y 8 costillas torácicas. Las vértebras torácicas preservadas son angostas y tienen forma de reloj de arena, siendo las superficies articulares con la vértebra precedente y subsiguiente planas. El largo de la serie torácica va disminuyendo posteriormete, siendo la vértebra torácica 10 dos tercios de la 5. A pesar de que las vértebras torácicas se encuentran un poco desplazadas de su posición de origen parecen articular con un solo par de costillas torácicas, a diferencia de lo que ocurre en las demás tortugas donde cada vértebra torácica articula con dos pares de costillas, al menos en la parte anterior de caparazón. Debido a que las vértebras torácicas colapsaron sobre los arcos neurales no se puede determinar la altura de las vértebras y de sus arcos neurales.

En el espécimen MPEF-PV 1783A se preservan las costillas torácicas 2 a 9. Debido a la preservación de las costales 1 a 3, no se puede determinar la orientación de las costillas torácicas 2 a 4 correspondientes a esas costales. En cambio se observa que las costillas torácicas 6 a 9 tienen una orientación posterlateral no en forma recta sino esgrimiendo una concavidad anterior, mientras que la costilla torácica 5 se orienta subperpendicular al plano sagital.

Las costillas preservadas muestran que la superficie de articulación con las vértebras está bien desarrollada, pero desafortunadamente ninguna se encuentra sin rotura alguna para poder describirlas en detalle.

En el espécimen MPEF-PV 3132 se observa que la costilla 5 fusionada a la costal 4 se extiende lateralmente más allá de donde termina la costal. Esto indicaría que el contacto entre las placas costales y las periféricas, al menos anteriormente, es mediante una estructura de convexidad dentro de concavidad (“peg and socket”).

3.2.1.5.3. Vértebras Sacras

Desafortunadamente no se ha reconocido ninguna vértebra sacra entre las vértebras preservadas.

3.2.1.5.4. Vértebras Caudales (Figura 3.32)

La serie caudal está representada por los ejemplares MPEF-PV 3156 y MPEF-PV 3158 (representado por dos ejemplares).

La vértebra MPEF-PV 3158 se encuentra embebida en sedimento, sólo quedando a la vista la parte anterior y dorsal de la misma. Anteriormente el cuerpo vertebral es plano y tiene forma circular. Lateralmente al cuerpo se observan los procesos transversos los cuales se disponen en forma casi horizontal y tienen una largo casi igual al del centro vertebral en vista anterior. El arco neural es bajo, siendo igual al alto de la faceta articular anterior del centro vertebral. Ambas prezigapófisis están presentes y se disponen hacia

adelante y afuera, protruyendo más que el ancho de la faceta articular. Las áreas articulares de las prezigapófisis se orientan dorsomedialmente con un ángulo bajo (10° a 20°). Las postzigapófisis divergen posteriormente una de otra. Debido al sedimento que rodea la vértebra, no se puede determinar la morfología de las facetas articulares de las postzigapófisis.

La presencia de chevrones (característico de *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys aprix*, meiolaniidos, baenidos, y chelydridos) no se puede determinar con certeza por la preservación del material.

3.2.1.6. Esqueleto Apendicular

3.2.1.6.1. Cintura Escapular (Figura 3.33, 3.34):

La morfología general de la cintura escapular de *Condorchelys antiqua* (MPEF-PV 3133) recuerda más a la encontrada en *Kayentachelys aprix* y las tortugas modernas que a la de las tortugas triásicas (*Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis*). La cintura escapular de las tortugas triásicas se caracteriza por una porción laminar horizontal formada por la escápula y el coracoides. Dorsalmente la escápula desarrolla un proceso cilíndrico denominado proceso dorsal de la escápula y anteromedialmente se desarrolla un robusto proceso acromial. Entre la escápula y el coracoides cerca de la articulación con el húmero se desarrolla el foramen coracoideo. En cambio en las tortugas modernas la cintura escapular es trirradiada, siendo un radio el coracoides, otro el proceso dorsal de la escápula y el tercero formado por el

proceso acromial. Como consecuencia de esta estructura trirradiada el foramen coracoideo está ausente. Esta última morfología es la encontrada en *Condorchelys antiqua*.

3.2.1.6.1.1. Escápula

El espécimen MPEF-PV 3133 está representado por una escápula y parte del coracoides expuestos en vista medial, por lo que no se puede observar la cavidad glenoidea. Debido a la preservación y a la falta de identificación de la sutura no se puede diferenciar el proceso acromial de la escápula del coracoides y por ende determinar si la cintura escapular preservada es la derecha o la izquierda. En el espécimen MPEF-PV 3133 parece que el coracoides y la escápula están fusionados, sin embargo se han hallado coracoides aislados, por lo que en algunos especímenes estaría fusionado, mientras que en otros estarían suturados. Algo similar sucede también en *Kayentachelys aprix*. Esta variación puede interpretarse como una variación ontogenética.

Lo que se ha preservado de forma casi completa en el espécimen MPEF-PV 3133 es el proceso dorsal de la escápula. Debido a que está embebido en el sedimento no se puede establecer con certidumbre el largo total pero sin dudas se trata de un elemento largo y que en corte transversal es ovalado. El ancho del proceso dorsal de la escápula va disminuyendo distalmente, siendo consecuentemente la base más ancha que el extremo distal preservado.

Desafortunadamente la morfología del proceso acromial se desconoce debido a la preservación del espécimen.

3.2.1.6.1.2. Coracoides

Dos coracoides de *Condorchelys antiqua* se han preservado (MPEF-PV 3133 y MPEF-PV 3148), sin embargo debido a la preservación de los mismos no se puede hacer una descripción detallada. El coracoides de *Condorchelys antiqua*, al igual que el de las tortugas modernas, se puede dividir en dos partes, una medial y una distal. La parte medial tiene forma de cilindro, siendo su extremo medial más ancho y formando parte de la fosa glenoidea. Distalmente este cilindro se conecta con la parte distal. La parte distal tiene forma de placa horizontal que se expande distalmente. Debido a la preservación de ambos coracoides no se puede determinar la forma de esta lámina.

3.2.1.6.2. Cintura Pélvica (Figura 3.35, 3.36):

Dos cinturas pélvicas de *Condorchelys antiqua* casi completas han sido recuperadas (MPEF-PV 3135 y MPEF-PV 3161), sin embargo su preservación es en dos dimensiones. La morfología general de la misma es intermedia entre la encontrada en *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis* y las tortugas modernas por las características descritas a continuación. Ambas cinturas fueron halladas aisladas y no presentan ninguna característica que indique la sutura de la pelvis con el plastrón o caparazón como ocurre en las panpleurodiras.

3.2.1.6.2.1. Íleon

Desafortunadamente los ileones de ambos especímenes se encuentran fragmentados, imposibilitando su descripción.

3.2.1.6.2.2. Isquion

El isquion de *Condorchelys antiqua* contacta al otro isquion en la línea media. Anteriormente a este contacto contacta al pubis. Anterolateralmente el isquion contacta al pubis y al íleon en el acetábulo, pero este último no es claro en ninguno de los especímenes. Dado el contacto anterior, tanto medial como lateral con el pubis queda definida una fenestra, la fenestra tiroidea. La fenestra de cada hemicintura queda separada de la otra por el contacto entre el pubis y el isquion. Esta situación se observa en algunos testudinoideos (e.g., *Chelonoidis chilensis*) y en *Meiolania platyceps* (Gaffney, 1996). En *Xinjiangchelys qiguensis* ambas fenestras no están interconectadas, pero no debido al contacto entre pubis e isquion sino por el desarrollo de una neoformación impar ósea (extraossified 'bridge' bone) que se dispone entre ambos huesos (Matzke et al., 2004). La morfología de esta región en *Kayentachelys aprix* es desconocida (Joyce y Sterli, en prep.).

Posteromedialmente en la sutura entre ambos isquiones *Condorchelys antiqua* posee un proceso posterior angosto y más corto que el proceso lateral del pubis. Un proceso similar se encuentra en *Xinjiangchelys qigensis* del Jurásico Superior de China (Matzke et al., 2004; observaciones personales), pero en *Condorchelys antiqua* este proceso es notablemente más largo. Esta estructura

podría ser una neoformación del isquion o podría interpretarse como un relicto del hipoisquion que se pudo haber fusionado al isquion en *Condorchelys antiqua*. El hipoisquion es estructura que se encuentra presente y bien desarrollada en las tortugas sólo en *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis*. En estas tortugas triásicas el hipoisquion está representado por una placa par o impar con forma rectangular y dispuesto horizontalmente que articula con la parte posterior (*Proganochelys quenstedti*) o posterodorsal (*Palaeochersis talampayensis*) de los isquiones.

Posterolateralmente el isquion de *Condorchelys antiqua* posee un proceso lateral de forma triangular que se aguza distalmente y que se orienta posterolateralmente. La morfología de este proceso es muy diferente a la que presenta *Proganochelys quenstedti* o *Palaeochersis talampayensis*. En estos taxones triásicos el proceso lateral del isquion es más ancho, más robusto y ligeramente dirigido posterolateralmente. El proceso lateral del isquion de *Condorchelys antiqua* se asemeja más al encontrado en *Kayentachelys aprix* y en cryptodiras vivientes.

3.2.1.6.2.3. Pubis

Como consecuencia de la preservación de las cinturas pélvicas el contacto del pubis con el ileon no se puede establecer, pero como ocurre en las tortugas y en la mayoría de los tetrápodos, se espera que los tres huesos que conforman la cintura pélvica contacten entre sí en el acetábulo. El pubis de *Condorchelys antiqua* contacta al otro pubis en la línea media. También en la línea

media, posterior al contacto entre ambos pubis se aprecia el contacto con ambos isquiones. El contacto medial y lateral (en el acetábulo) entre el pubis y el isquion delimita la fenestra tiroidea. Esto recuerda en cierta forma a la condición presente en *Meiolania platyceps*, la cual presenta un par de fenestras tiroideas, las cuales no se comunican medialmente. En cambio en las tortugas modernas ambas fenestras confluyen medialmente o están separadas por cartílago (Gaffney, 1990). Debido a esta característica parece que el pubis de *Condorchelys antiqua* tiene una morfología intermedia entre el pubis de *Proganochelys quenstedti* (con pequeñas fenestras tiroideas) y las tortugas modernas.

Anteriormente en la línea media, al igual que en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Kayentachelys aprix* y *Xinjiangchelys latimarginalis*, entre otras, el pubis de *Condorchelys antiqua* posee un proceso epipúbico osificado. El desarrollo del proceso epipúbico de *Condorchelys antiqua* es considerable siendo mayor (proporcionalmente) al encontrado en *Proganochelys quenstedti* y *Kayentachelys aprix*. Anterolateralmente *Condorchelys antiqua* posee un proceso púbico lateral desarrollado alcanzando aproximadamente un tercio del proceso epipúbico.

3.2.1.6.3. Miembro Anterior:

3.2.1.6.3.1. Estilopodio (Figura 3.37)

La descripción del húmero de *Condorchelys antiqua* está basada en varios ejemplares (MPEF-PV 1784, MPEF-PV 3149, MPEF-PV 3150 y MPEF-PV 3153),

debido a la preservación de los materiales. El húmero de *Condorchelys antiqua* recuerda en forma general al de *Kayentachelys aprix*. Estos taxones poseen húmeros con una morfología intermedia entre las tortugas triásicas (*Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis*) con húmeros robustos y los de las tortugas modernas con húmeros más gráciles (Joyce y Sterli, en prep.).

El ejemplar más completo es el MPEF-PV 3149, sin embargo su preservación es pobre. El largo aproximado del húmero de *Condorchelys antiqua* es de 4,5 cm. El húmero posee, como en todas las tortugas, ambos extremos expandidos y ubicados en el mismo plano, pero debido a que ninguno de los ejemplares se ha preservado en tres dimensiones, no se puede determinar con certeza el grado de curvatura del mismo. En la expansión proximal se encuentra la cabeza de articulación con la fosa glenoidea de la cintura escapular, los procesos lateral y medial y la fosa intertubercular posterior entre ambos procesos. La expansión proximal de *Condorchelys antiqua* se encuentra preservada en el espécimen MPEF-PV 3153, el cual representa un húmero derecho. La cabeza de articulación tiene forma circular, siendo continua postaxialmente con el proceso medial, el cual es robusto y se encuentra bien desarrollado como en *Proganochelys quenstedti*. El proceso medial de *Kayentachelys aprix* es más grácil y menos desarrollado. Al igual que en *Proganochelys quenstedti*, el proceso medial del húmero de *Condorchelys antiqua* no se desarrolla por encima de la cabeza del húmero. Ubicado en sentido preaxial respecto a la cabeza del húmero se encuentra el proceso lateral. El proceso lateral de *Condorchelys antiqua* está reducido y está separado de la

cabeza del húmero por un hombro también poco desarrollado. En vista posterior (MPEF-PV 1784), entre los dos procesos se encuentra la fosa intertubercular, la cual no es muy profunda.

La diáfisis del húmero de *Condorchelys antiqua*, a diferencia de lo que ocurre en *Proganochelys quenstedti* y *Palaeochersis talampayensis* es un cilindro delgado como también ocurre en *Kayentachelys aprix* y las tortugas modernas.

El extremo distal del húmero de *Condorchelys antiqua* está expandido, pero en menor medida que el proximal (MPEF-PV 1784, MPEF-PV 3149). El extremo distal está formado por el entepicóndilo y el ectepicóndilo. En vista anterior, en la parte ectepicóndilar de *Condorchelys antiqua* (MPEF-PV 3150) se encuentra un surco que conduce al foramen ectepicóndilar como también se observa en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Kayentachelys aprix*. En vista posterior se observa el capitellum (cóndilo de articulación con el radio) en el sector preaxial y la troclea (articulación con la ulna) en el sector postaxial, ambos separados por un surco. *Condorchelys antiqua*, al igual que todas las tortugas, posee la troclea más pequeña que el capitellum, siendo el capitellum más expandido distalmente. El capitellum es una convexidad redonda, en cambio la troclea está formada por una convexidad (medial) y por una concavidad (lateral) para articular con la ulna. Por encima de la zona articular con el zeugopodio el húmero de *Condorchelys antiqua* posee una concavidad poco profunda que se va aguzando hacia la diáfisis.

3.2.1.6.3.2. Zeugopodio

Desafortunadamente ningún elemento del zeugopodio anterior (radio o ulna) de *Condorchelys antiqua* se ha preservado.

3.2.1.6.3.3. Autopodio

Desafortunadamente ningún elemento del autopodio anterior (carpales, metacarpales o falanges) de *Condorchelys antiqua* se ha preservado.

3.2.1.6.4. Miembro Posterior:

3.2.1.6.4.1. Estilopodio (Figura 3.38)

Del fémur de *Condorchelys antiqua* sólo se ha preservado el extremo proximal, el cual articula con el acetábulo (MPEF-PV 3151 y MPEF-PV 3152), por lo que no se puede determinar la morfología general del fémur. El espécimen MPEF-PV 3151 corresponde a un fémur izquierdo, en cambio el MPEF-PV 3152 corresponde a un fémur derecho. El extremo proximal está formado por la cabeza, el trocanter mayor y el trocanter menor. La cabeza es alargada proximo-distalmente y es continua con el trocanter mayor (MPEF-PV 3151 y MPEF-PV 3152). El trocanter menor está bien desarrollado y se ubica por debajo y detrás de la cabeza de fémur, protruyendo lateralmente.

3.2.1.6.4.2. Zeugopodio (Figura 3.39)

El zeugopodio posterior de los tetrápodos está conformado por la tibia y la fíbula. Desafortunadamente sólo se conoce la tibia de *Condorchelys antiqua*,

representada por los especímenes MPEF-PV 1785B y MPEF-PV 3154. La siguiente descripción está basada en el segundo (tibia izquierda), ya que el primero se encuentra con algunas partes faltantes.

El extremo proximal de la tibia de *Condorchelys antiqua* está expandido lateralmente y anteroposteriormente más que el extremo distal. La cresta en la cual se inserta el tendón patelar es muy prominente. Medialmente a la misma se desarrolla en las tortugas una superficie. Esta superficie tiene una orientación lateral difiriendo de las demás tortugas en las cuales se orienta dorsalmente. El área articular de la tibia con el fémur se encuentra cubierto por sedimento, por lo que no permite una descripción de la misma. El sector más angosto de la tibia se encuentra por debajo de la mitad de la diáfisis. En el extremo distal de la tibia de *Condorchelys antiqua* al igual que en todas las tortugas se encuentra un área medial con una convexidad y un área lateral plana las cuales articulan con el basipodio.

3.2.1.6.4.3. Autopodio

Desafortunadamente ningún elemento del autopodio posterior (tarsales, metatarsales o falanges) de *Condorchelys antiqua* se ha preservado.

3.2.2. Localidad ubicada en el cañadón Bagual

Los restos de tortugas hallados en esta localidad son muy escasos y sólo se pueden reconocer un húmero izquierdo (MPEF-PV 3163) y una placa costal (MPEF-PV 3164) (Figura 3.40). El húmero (MPEF-PV 3163) presenta ambos extremos expandidos, unidos por una diáfisis angosta, comparable a lo que ocurre en *Condorchelys antiqua* y en otras tortugas basales tales como *Kayentachelys aprix*. La ausencia de caracteres diagnósticos en el húmero y en la placa costal conlleva a que no se puedan determinar taxonómicamente más allá de Testudinata indet. El hallazgo de restos más completos o con caracteres diagnósticos permitirán en el futuro una designación taxonómica más precisa.

3.3. Formación Cañadón Calcáreo

3.3.1. Localidad Cerro Mesa, Sitio Estancia Daniel y Dionide Mesa:

En esta localidad se han recuperado restos muy fragmentarios de tortugas (lote identificado con el número MPEF-PV 3165). La mayoría de los restos son indeterminados, sin embargo hay algunos que han podido ser reconocidos. La similitud en el tamaño de todos los restos que componen esta muestra sugiere que podrían provenir de un mismo ejemplar. Entre estos últimos se reconocen una placa periférica del puente, un fragmento de xifiplastrón, un fragmento de hipoplastrón derecho y un fragmento distal de húmero izquierdo (Figura 3.41). De estos elementos nombrados, los más informativos son los dos primeros. La placa periférica del puente posee en su parte medial una concavidad donde articularía la costilla incorporada a la placa

costal. Por otro lado el borde medial dorsal de la placa periférica del puente posee un aspecto redondeado, lo cual está indicando una falta de área de contacto mediante sutura con la placa periférica. Estas características de la placa periférica sugieren un contacto laxo entre las placas costales y las periféricas, pudiéndose haber desarrollado fenestras entre ambas (fenestras costo-periféricas). La presencia de una unión laxa entre las placas periféricas y las costales es un carácter presente en varios grupos de tortugas actuales y fósiles, como son algunas tortugas marinas del Jurásico europeo, tortugas marinas actuales (chelonioideos), chelidos, entre otras. El fragmento de xifiplastrón es interesante porque en vista interna muestra un área ovalada de sutura. Esta área es interpretada como el área de sutura del isquion con el plastrón. La sutura de la pelvis con el plastrón y el caparazón se produce en las pleurodiras actuales y en los taxones del stem de Pleurodira, como así también en dos géneros de tortugas triásicas, *Proterochersis robusta* (Alemania) y *Palaeochersis talampayensis* (Argentina). La presencia de fenestras costo-periféricas y la sutura entre la cintura pélvica y el caparazón y plastrón, no son caracteres diagnósticos en forma separada, sin embargo la conjunción de ambos está presente en forma exclusiva en un grupo de tortugas pleurodiras reconocidos como chelidos. Es por esta razón que se asigna los restos hallados en esta localidad tentativamente a la familia Chelidae (Pleurodira). El hallazgo de restos más completos permitirá realizar una asignación taxonómica más precisa.

Es importante destacar, que hasta la actualidad los registros de Chelidae más antiguos a nivel mundial se remontan al Cretácico de la Cuenca Neuquina y

de la Cuenca de Cañadón Asfalto (Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001; de la Fuente et al., 2007b). Como consecuencia que la edad de la Formación Cañadón Calcáreo es muy discutida (ver 2.4.3.2.) y los restos de tortugas hallados son fragmentarios, no se pueden realizar inferencias mayores sobre este hallazgo.

CAPITULO 4

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS



CAPÍTULO 4

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

4.1. Introducción

El presente capítulo trata en general de las relaciones filogenéticas de los diferentes grupos de tortugas, haciendo mayor referencia a la ubicación del taxón del Jurásico continental de Patagonia, *Condorchelys antiqua*. Para una mejor organización del mismo, se lo ha dividido en dos secciones. En la primera sección se trata en particular la posición de *Condorchelys antiqua*, basada en el análisis cladístico de datos morfológicos tanto de taxones extintos como actuales. En la misma también se abordan temas relacionados a la evolución de ciertos caracteres claves en la historia de las tortugas que podrían tener una vinculación directa con el origen del sistema de polea ubicada en el cráneo presente en las tortugas modernas, el cual se encuentra relacionado con la musculatura aductora mandibular. Por otro lado se discuten las relaciones filogenéticas de los grupos principales de tortugas, comparándolas con las propuestas en trabajos previos. La segunda sección trata de la exploración de los datos. Gracias a que las tortugas poseen representantes vivientes y gracias al advenimiento de las técnicas moleculares, se han incluido este tipo de datos en el análisis filogenético. Como consecuencia se realizaron análisis combinados y particionados de los distintos tipos de datos para poder observar la señal filogenética de cada uno de ellos. En esta sección también se explora la utilización de metodologías alternativas a la cladística para el análisis de los

datos moleculares como lo son máxima verosimilitud y análisis bayesianos. A partir de los resultados obtenidos se discute la importancia de los fósiles en los análisis filogenéticos, la posición de los distintos grupos principales, como así también de las causas de las diferencias entre los distintos análisis realizados.

Para comprender la importancia que se le atribuye a *Condorchelys antiqua* en la historia evolutiva de las tortugas es necesaria una introducción a uno de los temas más discutidos últimamente, el momento y la forma en que se originaron los grupos modernos de tortugas. A este tema se hizo referencia más extensamente en el Capítulo 2. A modo de una breve reseña, se puntarán los temas principales de la discusión. Desde que se emplea la metodología cladística para realizar estudios sistemáticos en tortugas han preponderado dos hipótesis principales sobre la evolución del grupo. La hipótesis clásica fue propuesta por Gaffney en 1975 y desarrollada en numerosas oportunidades por él (Gaffney et al., 2007 y referencias allí citadas) y también seguida por otros autores (Hirayama et al., 2000; Sterli et al., 2007). En esta hipótesis clásica (llamada así informalmente en la presente Tesis para distinguirla de la otra hipótesis denominada alternativa) todas las tortugas vivientes y todas las fósiles con excepción de tres taxones (*Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus*) pertenecen a alguno de los dos grupos principales representados en la actualidad, Panpleurodira y Pancryptodira. Siguiendo esta hipótesis, el origen del crown group de las tortugas (referidos como Testudines sensu Joyce et al., 2004) se remonta al Triásico Tardío, ya que *P. robusta* de esa época es considerada un stem Pleurodira. Contrariamente, la

hipótesis alternativa propuesta por Joyce (2007), pero que fue esbozada en Rougier et al. (1995) y extendida por Sterli (2008), sugiere que hay más taxones extintos que no pertenecen a ninguno de los dos grupos de tortugas actuales. Entre estos taxones figuran *Proterochersis robusta*, *Kayentachelys aprix*, *Meiolania platyceps*, *Kallokibotion bajazidi*, entre otros y se ubican en el stem del crown group Testudines. Como consecuencia, el origen del crown group Testudines sería más reciente que en la hipótesis clásica y se remontaría al Jurásico Medio a Tardío.

En el Capítulo anterior y en el trabajo de Sterli (2008) se señala que *Condorchelys antiqua* es similar morfológicamente a *K. aprix* y se encuentra relacionada filogenéticamente con ella según la filogenia presentada. Como consecuencia de esto y de que *K. aprix* es uno de los taxones que varía su posición filogenética entre las dos hipótesis principales sobre la evolución de las tortugas, *C. antiqua* es un taxón importante para clarificar esta discusión.

4.2. Parte 1: Relaciones filogenéticas de *Condorchelys antiqua*

4.2.1. Materiales:

La matriz morfológica del presente análisis está basada en la matriz de Joyce (2007), sin embargo se han realizado cambios importantes a ella. Como primera medida se ha reemplazado el Ancestro Hipotético utilizado por Joyce (2007) por 4 grupos externos (o outgroups) reales. A pesar de que Nixon y Carpenter (1993) sostienen que para realizar un análisis filogenético de un grupo determinado no es un requisito ineludible utilizar al grupo hermano del mismo, sugieren que al incluir en el análisis varios outgroups el resultado que se logra sería más estable. Por esta razón y como consecuencia de que no existe un consenso sobre la posición filogenética de las tortugas en el árbol de los amniotas se ha decidido incluir 4 grupos externos en este análisis. Estos 4 grupos externos representan cada una de las principales hipótesis propuestas sobre el origen de las tortugas. *Anthodon serrarius* representa la hipótesis propuesta por Lee (1993; 1995; 1997) donde los pareiasaurios (amniotas “anápsidos” acorazados del Pérmico de Sudáfrica, oeste de Europa, Sudamérica, Rusia y China) serían el grupo hermano de las tortugas. *Owenetta kitchingorum* representa la hipótesis que propone a los procolofonidos (amniotas “anápsidos” del Pérmico Tardío hasta el Triásico Tardío con distribución cosmopolita) como grupo hermano de las tortugas. Esta hipótesis fue propuesta por Reisz y Laurin (1991) y mantenida por Laurin y Reisz (1995). Los dos grupos externos restantes, *Simosaurus gaillardoti* y *Sphenodon punctatus*

representan las hipótesis que señalan que las tortugas son diápsidos modificados y que la condición “anápsida” del cráneo de las tortugas sería una condición secundaria. El primero, *Si. gaillardoti*, representa la hipótesis propuesta por Rieppel y colaboradores en diferentes contribuciones (Rieppel y deBraga, 1996; deBraga y Rieppel, 1997; Rieppel, 1999; Rieppel y Reisz, 1999) donde sugiere que los sauropterigios representarían el grupo hermano de las tortugas. Por último, *S. punctatus* representa la hipótesis propuesta por Müller (2003; 2004) y seguida por Hill (2005) donde se muestra a los lepidosaurios como grupo hermano de las tortugas. La codificación de los caracteres morfológicos de *S. punctatus* se basó en observaciones personales del ejemplar MLP s/n, mientras que la de los demás taxones del grupo externo se realizó a partir de la bibliografía. Los datos de *A. serrarius* se obtuvieron de Boonstra (1932; 1934) y de Lee (1993; 1997), los de *O. kitchingorum* de Reisz y Laurin (1991) y de Reisz y Scott (2002) y los de *Si. gaillardoti* de Rieppel (1994) (Apéndice 4.4).

Por otro lado, además de los 4 taxones que constituyen los grupos externos de este análisis se han agregado otros taxones, fósiles y actuales, que se consideraron importantes para aumentar el muestreo taxonómico. Dentro de los taxones extintos se ha creído conveniente agregar todos los taxones conocidos para el Jurásico continental, período representado por el taxón descrito en esta Tesis, *Condorchelys antiqua*. Los taxones agregados correspondientes al Jurásico corresponden a *Indochelys spatulata* (Datta et al., 2000), *Heckerochelys romani* (Sukhanov, 2006) y *Siamochelys peninsularis* (Tong et

al., 2002). Los datos morfológicos de dichos taxones fueron extraídos de la bibliografía citada a continuación de cada taxón. Además se ha agregado un nuevo taxón, *Chubutemys copelloi* (Gaffney et al., 2007) proveniente de sedimentos del Cretácico (Inferior?) hallados en las cercanías de la localidad de Cerro Cóndor (Chubut, Argentina) de donde proviene *Condorchelys antiqua*. La codificación de los caracteres morfológicos de *Ch. copelloi* se realizó mediante observaciones personales sobre los especímenes MPEF-PV 1236, MPEF-PV 1940, MPEF-PV 1941, MPEF-PV 1942 y MPEF-PV 1943 y a partir del trabajo de Gaffney et al. (2007). Por otro lado también se ha incluido *Niolamia argentina*, la cual fue codificada mediante observaciones personales sobre el espécimen MLP N° 26-40/41/42 y 44 (Apéndice 4.4).

Como consecuencia de que en la segunda sección de este capítulo (4.3 Parte 2: Exploración de los datos) se han incluido datos moleculares a los análisis filogenéticos, se ha aumentado también el muestreo taxonómico de taxones actuales en el análisis morfológico para que haya congruencia. Consecuentemente para tener una mayor representación de caracteres (genes en este caso) y de taxones (especies actuales) se han incorporado 6 taxones de tortugas actuales. Los taxones agregados se eligieron con el objetivo de tener las principales familias de tortugas actuales representadas tanto para codificar los caracteres morfológicos (materiales disponibles en colecciones) como caracteres moleculares. Cabe destacar que no todos los genes secuenciados en las tortugas están disponibles para todas las especies. Tomando en cuenta los puntos señalados anteriormente se eligieron los taxones *Elseya latisternum*, *Chelodina*

longicollis y *Chelus fimbriatus* (Chelidae), *Chelonoidis chilensis* (Testudinidae), *Trachemys scripta* (Emydidae) y *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae) (Apéndice 4.4).

Además del agregado de nuevos taxones a la matriz de Joyce (2007) se han cambiado las codificaciones de 190 celdas basadas en observaciones personales y en la bibliografía. Una lista completa de los cambios se presenta en el apéndice 4.1.

A la matriz de Joyce (2007) también se han agregado 8 caracteres de otros análisis previos que habían sido excluidos por dicho autor como así también 7 caracteres nuevos. Por otro lado también se ha modificado la definición de 11 caracteres de Joyce (2007). Entre los caracteres utilizados en estudios previos agregados en este análisis cabe destacar el carácter Cuadrado G (presencia de un proceso troclear ótico) y Pterigoides I (presencia de un flanco vertical en el proceso lateral del pterigoides). La presencia de dichos caracteres fue señalada por Gaffney y colaboradores (Gaffney, 1975a; Gaffney y Meylan, 1988; Gaffney, 1996) como sinapomorfía de Pancryptodira. Como uno de los objetivos del presente análisis filogenético es inferir las relaciones filogenéticas de los principales grupos de tortugas vivientes y fósiles, se creyó conveniente agregar estos caracteres que han sido señalados como sinapomorfías de uno de los dos grupos de tortugas con representantes actuales. Una lista completa de los caracteres de Joyce (2007), de los caracteres modificados, de los caracteres agregados de otros análisis previos y de los caracteres nuevos se detalla en el apéndice 4.2.

Como consecuencia de todos los cambios detallados anteriormente se obtuvo una nueva matriz morfológica (Apéndice 4.3) la cual está conformada por 82 taxones (28 actuales y 54 fósiles) y 152 caracteres (72 craneanos y 80 postcraneanos). El porcentaje de ambigüedad en la matriz morfológica es del 27% (22% de datos faltantes, 5% de no aplicables). La codificación de los datos morfológicos se realizó en base a observaciones personales sobre los especímenes alojados en diferentes colecciones y en base a bibliografía (ver apéndice 4.4).

4.2.2. Metodología:

4.2.2.1. Obtención de los árboles filogenéticos:

Esta parte de los análisis filogenéticos se enmarca en el concepto de la cladística. La cladística es una metodología que clasifica los taxones jerárquicamente en grupos y subgrupos anidados (Kitching et al., 1998). El primero en hacer referencia a la metodología cladística fue Willi Hennig (1950, traducción al castellano en 1968) quien quería que las clasificaciones reflejasen la idea de Darwin sobre los ancestros y los descendientes (Kitching et al., 1998). Las sinapomorfías, los grupos monofiléticos y el principio de parsimonia son los componentes principales de la cladística. Las sinapomorfías son caracteres derivados compartidos por varios taxones y son las que soportan un grupo monofilético, que es aquel que está conformado por el ancestro común más reciente de dos o más taxones y todos sus descendientes (Hennig, 1968). El principio de máxima parsimonia (MP) es un principio general que sostiene que

ante diferentes hipótesis se debe escoger aquella más simple y la que posea menos inferencias ad hoc (Farris, 1983; Kitching et al., 1998). Este principio aplicado a la cladística, permite escoger del universo de todos los árboles que representan todas las relaciones filogenéticas posibles entre los organismos, aquellos árboles más parsimoniosos (AMP). Desde el nacimiento de la 'sistemática filogenética' (como fue traducida al inglés y al castellano la obra del alemán Hennig) y desde el advenimiento de la computación, numerosos programas han acelerado la búsqueda de los AMP (e.g., NONA, PAUP, TNT), permitiendo analizar una cantidad cada vez mayor de taxones y caracteres.

En la presente Tesis, la búsqueda de los AMP se ha realizado con la búsqueda heurística Tree-Bisection-Reconnection (TBR) incorporada en el programa T.N.T. (Goloboff et al., 2008). Se han realizado 1000 réplicas con secuencias de adición al azar reteniendo 10 árboles por réplica. Para asegurarse de que se han encontrado todos los árboles más parsimoniosos (AMP), se realizó un TBR a todos los árboles en memoria. Los caracteres fueron considerados de igual peso y desordenados.

4.2.2.2. Medidas de soporte de los árboles:

Tanto el índice de retención (RI) como el índice de consistencia (CI) fueron calculados para todos los AMP obtenidos. Ambos fueron calculados con el programa T.N.T. (Goloboff et al., 2008).

4.2.2.3. Medidas de soporte de las ramas:

Para calcular la medida de soporte de las ramas de los AMP se realizó la técnica de remuestreo denominada Jackknife (Lanyon, 1985). Se prefirió el Jackknife sobre otras formas de remuestreo (como por ejemplo bootstrap) porque permite identificar taxones problemáticos o críticos, ya que se trata de un remuestreo sin reemplazo de taxones y de caracteres (Kitching et al., 1998) aumentando el valor de Jackknife cuando se borran los taxones problemáticos. Los valores de Jackknife fueron calculados con el programa T.N.T. (Goloboff et al., 2008) realizando 1000 réplicas partiendo de árboles de Wagner utilizando 10 secuencias de adición al azar y como algoritmo de búsqueda se eligió el de TBR, guardando 10 árboles por repetición. Los valores mostrados corresponden a diferencia de frecuencias (GC) que es una medida de soporte que calculada como la diferencia de frecuencia entre el grupo y su grupo contradictorio más frecuente (Goloboff et al., 2003). Los valores de GC varían entre -1 (mayor contradicción) y 1 (máximo soporte). Como consecuencia de restricciones computacionales, no se ha podido calcular los valores del soporte de Bremer, otra medida de soporte muy utilizada en morfología.

4.2.3. Resultados:

El análisis cladístico de la matriz morfológica de taxones extintos y actuales dio como resultado 19440 árboles de 479 pasos cada uno. Como consecuencia de la cantidad de árboles se realizó un consenso estricto de los

mismos, el cual se muestra en la Figura 4.1. El árbol de consenso tiene una longitud de 504 pasos. El CI del consenso es de 0,391 y el RI de 0,770.

En este árbol de consenso estricto se puede observar que *Condorchelys antiqua*, junto a otras tortugas jurásicas como *Kayentachelys aprix*, *Indochelys spatulata* y *Heckerochelys romani*, se ubican en el stem de los grupos modernos de tortugas (Testudines sensu Joyce et al., 2004). Los meiolaniidos, *Chubutemys copelloi* y *Kallokibotion bajazidi* también se encuentran ubicados en el stem de Testudines, como ha sido propuesto por Joyce (2007). Los baenidos, pleurosternidos y algunas tortugas jurásicas de Europa forman un grupo monofilético que es el grupo hermano del clado formado por los dos grupos de tortugas con representantes vivientes, Pleurodira y Cryptodira (Testudines). Tanto dentro del clado Pleurodira como en el Cryptodira se ha recuperado la monofilia de las familias o superfamilias reconocidas tradicionalmente en cada grupo: Chelidae y Pelomedusoides para Pleurodira, y Chelonioidea, Chelydridae, Testudinoidea, Kinosternoidea y Trionychia para Cryptodira.

Las sinapomorfías comunes a los 19440 árboles encontrados al analizar la matriz con datos morfológicos y taxones actuales y fósiles se pueden encontrar en el apéndice 4.5.

4.2.4. Discusión:

4.2.4.1. Comparación de las dos hipótesis principales sobre la evolución de las tortugas: evidencias provistas por este análisis filogenético

4.2.4.1.1. Posición de *Condorchelys antiqua*:

En un análisis filogenético previo, Sterli (2008) sugirió que *Condorchelys antiqua* es parte del stem de Testudines. En la presente Tesis, y después de ciertas modificaciones en la codificación de caracteres y taxones, como así también la adición de nuevos caracteres, se confirma que *C. antiqua* es una tortuga del stem de Testudines, no perteneciendo a ninguno de los grupos con representantes modernos de tortugas (Pleurodira y Cryptodira). Como fue expresado en el Capítulo 3, *C. antiqua* se caracteriza por poseer una conjunción de caracteres plesio y apomórficos. Entre los plesiomórficos se pueden nombrar la presencia de una vacuidad interpterigoidea, el proótico no cubierto por el pterigoides, presencia de un proceso basitrabecular, la entrada de la arteria cerebral al cráneo está ubicada en el basiesfenoides (foramen caroticum basisphenoidale), ausencia de proceso troclear ótico o pterigoideo, escudos vertebrales más anchos que los pleurales, surco entre el escudo vertebral 3 y 4 ubicado en la placa neural 6 y el entoplastrón con un proceso anterior que impide, al menos parcialmente, el contacto medial de los epiplastrones. Por el contrario, la cobertura ventral parcial del canalis cavernosus, la presencia de un cavum tympani bien desarrollado con un incipiente antrum postoticum, la

ausencia de tuberosidades en la región anterior del plastrón y la presencia de una cintura pectoral trirradiada, son caracteres apomórficos. En el árbol filogenético *Condorchelys antiqua* forma parte de una pentacotomía junto con otras tortugas del Jurásico, como *Kayentachelys aprix*, *Indochelys spatulata* y *Heckerochelys romani*, y el clado formado por el antecesor común más reciente de *Chubutemys copelloi* y *Lissemys punctata* y todos sus descendientes. *Condorchelys antiqua* difiere de *Kayentachelys aprix* principalmente en la ausencia de dientes en el pterigoides, de *Indochelys spatulata* en la ausencia de una placa suprapigal 2 en forma de V y de *Heckerochelys romani* en la presencia de un proceso interfenestralis del opistótico robusto. A su vez *C. antiqua* difiere del clado formado por el antecesor común más reciente de *Chubutemys copelloi* y *Lissemys punctata* y todos sus descendientes (nodo 95) por la ausencia de las sinapomorfías de dicho clado (ver apéndice 4.5). De las 7 sinapomorfías que sostienen a dicho clado, sólo 2 de dichos caracteres son datos faltantes en *C. antiqua*.

Como consecuencia de que el holotipo de *Condorchelys antiqua* está representado por un basicráneo y los restos postcraneos son referidos a dicho taxón por sus características anatómicas como así también por haber sido encontrados en un afloramiento muy restringido, se consideró pertinente realizar un análisis cladístico considerando sólo los caracteres presentes en el holotipo. Es así que se corrió nuevamente la matriz morfológica de taxones actuales y fósiles, reemplazando los datos provenientes del postcráneo con entradas faltantes (?). Como resultado se obtuvieron varios AMP, de los cuales

se realizó un consenso estricto (Figura 4.2). El consenso estricto calculado es prácticamente similar al consenso estricto con todos los caracteres de *C. antiqua*, por lo que su posición en la filogenia de las tortugas no se ve afectada por la falta de caracteres postcraneanos. La única diferencia entre los dos árboles de consenso, es que en este último consenso estricto calculado, la pentacotomía del árbol de la Figura 4.1 donde se encontraba *C. antiqua*, se convierte en una tetracotomía ya que *Heckerochelys romani* pasa a ser el grupo hermano del clado 95 (del árbol de consenso estricto de la Figura 4.1). Asimismo, se corrió nuevamente la matriz morfológica de taxones actuales y fósiles, pero esta vez se reemplazaron los caracteres craneanos con datos faltantes (?) para poder observar la señal filogenética que tienen los caracteres postcraneanos. Como resultado se obtuvieron varios AMP, cuyo consenso estricto es igual al obtenido cuando se consideraron sólo los datos craneanos de *C. antiqua*. Estos resultados obtenidos muestran que tanto el cráneo como el postcráneo poseen la misma señal filogenética, ubicando a *C. antiqua* en el stem del crown group de las tortugas modernas.

4.2.4.1.2. Posición de *Kayentachelys aprix*:

Quizá uno de los aportes más importantes del análisis filogenético de esta Tesis es la posición de *Kayentachelys aprix*. En los últimos años la ubicación de *K. aprix* en la historia evolutiva de las tortugas fue uno de los temas más controvertidos. Cuando este taxón fue presentado por Gaffney et al. (1987) fue considerado como el primer representante de las pancryptodira por compartir

algunas de las sinapomorfías propuestas para el grupo (presencia de un flanco vertical en el proceso transversal del pterigoides y presencia de un proceso troclear, entre otras). Sin embargo, algunos años más tarde Joyce (2007) realizó un análisis filogenético extensivo de tortugas fósiles y actuales y propuso que *K. aprix*, junto a otras tortugas fósiles, no pertenecía al clado Pancryptodira, sino que pertenecía al stem group de Testudines. A pesar de que el análisis de Joyce (2007) fue el análisis cladístico de datos morfológicos más inclusivo hasta esa fecha, se omitieron los caracteres que fueron utilizados por Gaffney (1975c) para caracterizar Pancryptodira (e.g., proceso troclear ótico, flanco vertical en el pterigoides) por ser considerados por el autor poco claros a la hora de codificarlos. Como la que escribe disiente en el hecho que dichos caracteres sean de difícil codificación, se han vuelto a incluir en el presente análisis filogenético (ver 4.2.1 Materiales y Apéndice 4.2). Consecuentemente, después de analizar las relaciones filogenéticas de las tortugas incluyendo nuevamente estos caracteres ambas hipótesis son más fácilmente comparables y los árboles obtenidos no son el resultado de no incluir 'los' caracteres propuestos con anterioridad como sinapomorfías para un grupo.

Otro aporte importante para poder establecer las relaciones filogenéticas de *Kayentachelys aprix* fue el estudio detallado realizado por Sterli y Joyce (2007) y Joyce y Sterli (en prep.) sobre la anatomía craneana y postcraneana, respectivamente de la especie mencionada. El estudio de la anatomía craneana muestra que *K. aprix* no posee ninguna protuberancia, rugosidad o proceso sobre la región anterior de la cápsula ótica, o sea no hay indicios óseos de la

presencia de un proceso troclear ótico. Otros caracteres propuestos por Gaffney (1975c) como sinapomorfía de Pancryptodira son la presencia de un flanco vertical en el proceso transversal del pterigoides, la presencia de un epipterigoides y el contacto entre el prefrontal y el vómer. En *K. aprix* lo que se observa es que el proceso lateral del pterigoides está bien desarrollado pero no posee un flanco vertical diferenciado. Por otro lado, Sterli y Joyce (2007) sugieren que la presencia de un epipterigoides y del contacto entre el prefrontal y el vómer serían simplesiomorfías de un grupo más inclusivo, en vez de ser sinapomorfías para el clado Pancryptodira, como fue sugerido por Gaffney et al. (2007 y referencias allí citadas). La optimización de dichos caracteres en el árbol filogenético de la Figura 4.3 concuerda con dicha sugerencia. Es importante destacar que la optimización obtenida es independiente de la condición hallada en el grupo externo, por lo que la determinación de la plesiomorfía es más robusta.

Como resultado de este estudio se concluye que tanto *Kayentachelys aprix* como *Condorchelys antiqua* no pertenecen a ninguno de los grupos modernos de tortugas, ya que no poseen la morfología que los caracterizan. Esto también sugiere que la diversidad de tortugas basales es mayor a la que se creía con anterioridad.

4.2.4.1.3. Antigüedad de los crown groups Testudines, Cryptodira y Pleurodira:

Los resultados obtenidos en esta Tesis junto a los resultados obtenidos por Joyce (2007) sugieren que el origen de crown group Testudines es más

reciente que lo que se pensaba (Gaffney 1996). Según la filogenia obtenida en esta Tesis, el taxón más antiguo perteneciente al clado Testudines es *Xinjiangchelys latimarginalis* (= *X. tianshanensis*), una tortuga del Jurásico Medio (Caloviano) de Kirgizistán (Matzke et al., 2005).

Por otro lado, los representantes más antiguos del crown group Cryptodira de este análisis son los 'sinemydos' y 'macrobaenidos' (nodo 114), provenientes sedimentitas del Cretácico Inferior de Asia y del Cretácico Superior de Norte América. Sin embargo, según Danilov y Parham (2006), *Yehguia tatsuensis* (no incluido en este análisis) sería el representante más antiguo del clado, encontrado en rocas del Jurásico Superior de China. *Yehguia tatsuensis* es interpretado por dichos autores como un stem Trionychia. A pesar de ello, no es sino hasta el Cretácico Temprano cuando la diversidad de tortugas que corresponderían al stem de los grupos modernos de Cryptodira aumenta (ver ítem 4.2.4.1.5; Danilov y Parham, 2007). La antigüedad del crown Cryptodira proporcionada por los fósiles es similar a la obtenida en la filogenia basada en datos moleculares y calibrada en el tiempo propuesta por Near et al. (2005). La calibración realizada por Near et al. (2005) se basó en un análisis de validación cruzada y tests F usando edades fijas (obtenidas a partir de fósiles) y edades mínimas estimadas a partir de fósiles para el análisis de 'penalized likelihood'. Dichos autores calcularon que la edad mínima para el clado Cryptodira es de 174,87 millones de años (+/- 11,28), edad cercana al límite Jurásico Temprano- Jurásico Medio (International Stratigraphic Chart). O sea que la diferencia entre esta edad calculada a partir de datos moleculares (ca. 175

millones de años [ma a partir de aquí]) y la brindada por el fósil, *Yehguia tatsuensis* (154 a 135 millones de años) es de entre 21 y 40 millones de años, diferencia menor a la observada por Near et al. (2005) que fue de 64,87 ma. Cabe destacar que el fósil utilizado por Near et al. (2005) para calibrar el nodo Testudines fue *Proterochersis robusta* (ca. 210 millones de años), porque consideran que dicho fósil es un representante del stem de las pleurodiras. Sin embargo, los resultados de la presente filogenia y otros resultados obtenidos con anterioridad (Rougier et al., 1995; Joyce, 2007; Sterli, 2008) sugieren que *Pr. robusta* podría ser un stem del crown group Testudines, por lo que la divergencia entre las Pleurodira y las Cryptodira podría ser más reciente (como lo muestra *Xinjiangchelys latimarginalis*) a lo sugerido por Near et al. (2005).

Los registros más antiguos del crown group Pleurodira corresponden a Pelomedusoides del Cretácico Inferior de Brasil (e.g. *Araripemys barretoii*, *Euxaremys esswein* y *Cearachelys placidoi*) y de Nigeria (e.g. *Taquetochelys decorata*), y a Chelidae, también del Cretácico Inferior, de la Cuenca Neuquina (e.g. *Prochelidella* spp.) y de Chubut (Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001; de la Fuente, 2007; de la Fuente et al., 2007a).

4.2.4.1.4. Evolución del recessus scalae tympani (parte posterior del oído medio):

El recessus scalae tympani es otra de las estructuras en el cráneo que han sufrido marcadas modificaciones desde el origen del clado de las tortugas hasta el origen de los grupos modernos. En las tortugas el recessus scalae tympani

forma la parte posterior del cavum acustico jugulare, el cual se ubica entre el cavum labyrinthicum (oído interno), el cavum cranii y el cavum tympani (Gaffney, 1979a). El límite con el cavum labyrinthicum está señalado por la presencia del proceso interfenestralis del opistótico, mientras que el límite con el cavum cranii lo está por la presencia del foramen jugulare anterius (Gaffney, 1979a). En las tortugas ubicadas por debajo del nodo 95 (Figura 4.1) se observa que el proceso interfenestralis del opistótico es un proceso muy notorio, robusto, mientras que el que encontramos en las tortugas ubicadas a partir del nodo 95 es apenas perceptible, grácil, que cuelga desde el techo del recessus scalae tympani (Sterli y Joyce, 2007).

Por otro lado, otro cambio ocurrido en la evolución de las tortugas es el cerramiento óseo posterior del recessus scalae tympani. En las tortugas por debajo del nodo 95 (Figura 4.1), el recessus scalae tympani no está cerrado posteriormente por hueso, sino que la pared posterior sería cartilaginosa. Por el contrario, en las tortugas modernas la pared posterior es ósea y está formada principalmente por el exoccipital, con contribuciones del opistótico y basioccipital (Gaffney, 1979a; Sterli y Joyce, 2007). Esta pared posterior puede presentar dos forámenes, el foramen jugulare posterius y la fenestra postótica, como es en el caso de la mayoría de las tortugas modernas, o ambos forámenes pueden coalescer en uno sólo, la fenestra postótica (Gaffney, 1979a).

La combinación de un proceso interfenestralis robusto con la falta de osificación en la pared posterior del recessus scalae tympani se observa en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*,

Kayentachelys aprix y *Condorchelys antiqua*. Los plesiochelyidos, glyptopsidos, y *Kallokibotion bajazidi*, poseen una pared posterior cartilaginosa, pero el proceso interfenestralis está reducido como en las tortugas modernas. En el resto de las tortugas, el proceso interfenestralis está reducido y la pared posterior del recessus scalae tympani está osificada.

La presencia de una pared posterior del recessus scalae tympani osificada puede estar también relacionado con un mayor contacto entre los huesos craneanos, produciendo un robustecimiento del cráneo. Ésto podría estar también relacionado con lo que se discute a continuación.

4.2.4.1.5. Desarrollo de los procesos trocleares:

Como consecuencia de los resultados obtenidos en esta Tesis, que son a su vez consecuencia del reestudio de varios taxones importantes para comprender la evolución de las tortugas, se propone que la evolución de los procesos trocleares (tanto el pterigoideo como el ótico) presentes en varios grupos de tortugas (tanto fósiles como actuales) es una estructura que parece estar acompañada de una serie de modificaciones en la región craneana. Los procesos trocleares son el correlato óseo del desvío en la dirección de la musculatura aductora producida por la hipertrofia de la cápsula ótica (Schumacher, 1973). En las pleurodiras el proceso troclear se encuentra sobre el pterigoides, en cambio en las pancryptodiras y en otras tortugas del stem de Testudines, se encuentra en la región ótica (en el cuadrado y/o proótico) (Gaffney, 1975c) (Figura 4.4). Los procesos trocleares actúan como un sistema de

polea, cambiando la dirección de la fuerza horizontal de la musculatura anclada en la parte posterior del cráneo a una fuerza vertical de los haces musculares anclados en el proceso coronoides de la mandíbula (Schumacher, 1973) (Figura 4.4). Para que el proceso troclear actúe como una polea, las estructuras que lo forman deben estar fijas para poder producir la transferencia de fuerzas con una dirección a otra. El estudio de numerosos taxones del Triásico y Jurásico ha permitido observar que hay varias estructuras que producirían un robustecimiento en el cráneo de las tortugas que se fue desarrollando a lo largo de la evolución del grupo y que son coincidentes con la aparición de los procesos trocleares. A continuación se detallarán los cambios observados, los cuales fueron mapeados en un cladograma para ver la congruencia o no de los mismos con el desarrollo de procesos trocleares en las tortugas (Figura 4.9).

4.2.4.1.5.1. Contacto lateral del opistótico:

Proganochelys quenstedti es la única tortuga que posee el opistótico articulado de forma laxa con el escamoso (Gaffney, 1990). En las demás tortugas la sutura entre ambos huesos es notoria formando una estructura robusta y firme. Este es un cambio producido muy tempranamente en la evolución del grupo, pero no conllevaría a otra cosa más que aumentar la rigidez entre los elementos craneanos.

4.2.4.1.5.2. Cerramiento de la vacuidad interpterigoidea:

La vacuidad interpterigoidea se encuentra abierta en las tortugas ubicadas por debajo del nodo 95 de la Figura 4.1. Por el contrario, en todas las tortugas a partir de dicho nodo, no hay vacuidad interpterigoidea. El cerramiento se produciría por el contacto medial más extensivo de los pterigoides y/o por el desarrollo anterior del basiesfenoides o del parabasiesfenoides (ver a continuación).

En la mayoría de las tortugas modernas de las que se han realizado estudios de desarrollo embrionario se ha observado que el basiesfenoides es un hueso compuesto formado por una parte endocondral dorsal (verdadero basiesfenoides) y por una dérmica ventral (paraesfenoides), por lo que algunos autores prefieren llamarlo parabasiesfenoides (Pehrson, 1945; Sheil, 2003; Sheil, 2005; Sheil y Greenbaum, 2005). En los adultos de las especies actuales ambos huesos son indiferenciables uno de otro, sin embargo la observación personal sobre dos especies de tortugas del Jurásico de Europa han hecho reconsiderar la interpretación del basicráneo de las tortugas. Gracias a la falta de la región posterior del cráneo en dos especímenes de dos diferentes especies, *Plesiochelys etalloni* (MH 435) y *Pleurosternon bullockii* (CUMZ-T1041), se observó que el piso del basicráneo en la zona del basiesfenoides está formado por un hueso dorsal espeso, de forma cuadrangular que ventralmente se encuentra cubierto por una lámina de hueso fina más angosta y más extendida anterior y posteriormente que el cuerpo cuadrangular (Figuras 4.5 y 4.6). En vista posterior ambas estructuras parecen fusionadas, pero ciertas diferencias en la estructura ósea

(diferencia de porosidad, de forma, etc.) permiten identificarlas como dos elementos diferentes. Como consecuencia de la morfología de esta región se propone que el hueso laminar ventral correspondería con el paraesfenoides dérmico y el hueso cuadrangular más espeso correspondería con el basiesfenoides endocondral observado durante el desarrollo embrionario de las tortugas vivientes. La identificación del paraesfenoides como un hueso independiente del basiesfenoides no ha sido mencionado con anterioridad para ninguna tortuga, pero también es coincidente que los especímenes donde ha sido identificado tienen una preservación excepcional y la región posterior del cráneo se encuentra ausente. Lo interesante de este hallazgo es que podría estar vinculado a una serie de cambios ocurridos en las tortugas a nivel del basicráneo. Como se mencionó anteriormente, las tortugas ubicadas por debajo del nodo 95 de la Figura 4.1 poseen una vacuidad interpterigoidea abierta y a su vez la entrada de las carótidas al cráneo se produce a través de dos forámenes ubicados en el basiesfenoides. Las tortugas incluídas en el nodo 95 de la Figura 4.1 poseen la vacuidad interpterigoidea cerrada y la entrada posterior de las carótidas al cráneo no es a través del basiesfenoides, sino que se ha desplazado de posición y ha adquirido una diversidad notable (ver 3.2.1.1.5.2 y a continuación). Como consecuencia de estos cambios observados se propone que las tortugas por debajo del nodo 95 no poseían un paraesfenoides osificado ventralmente al basiesfenoides (Figura 4.7 A), sino que sólo estaría osificada la región anterior representada por el rostro basiesfenoidal (Pehrson, 1945). En estas tortugas la entrada de la rama cerebral de la arteria carótida al cráneo se

produciría a través de los forámenes ubicados en el basiesfenoides (foramen caroticum basisphenoidale), mientras que la arteria palatina entraría a través de la vacuidad interpterigoidea (Figura 3.20). Las evidencias sugieren que a partir del nodo 95 el basiesfenoides (o parabasiesfenoides) osifica más extensamente dirigiéndose anterior y lateralmente cerrando la vacuidad interpterigoidea y, en muchos casos también posteriormente, atrapando a las carótidas entre el basiesfenoides endocondral y el paraesfenoides dérmico (Figura 4.7 B). La cobertura ventral de las carótidas y la captura de las mismas entre el paraesfenoides y el basiesfenoides fue identificada también en otros grupos de tetrápodos (Shishkin, 1968; Rieppel, 1993) (Figura 4.7 C-D).

El cerramiento de la vacuidad interpterigoidea y la osificación del paraesfenoides podrían haber causado modificaciones en los patrones de circulación arterial craneana (Figura 3.20). En los últimos años se han encontrado numerosos fósiles que muestran que la diversidad de patrones arteriales es más compleja que la que se creía anteriormente (Gaffney, 1975c). A continuación se detallan los principales patrones encontrados en las tortugas fósiles y actuales, los cuales se pueden dividir en dos grandes grupos. Ambos grupos se diferencian por la osificación o no del piso donde la carótida interna se divide en la rama cerebral y en la palatina. Dentro del grupo donde el piso no está osificado se pueden identificar tres tipos de patrones circulatorios. El primero ya fue descrito anteriormente y es considerado el patrón plesiomórfico presente en las tortugas por debajo del nodo 95. El segundo se caracteriza por poseer la vacuidad interpterigoidea cerrada y por poseer un par

de forámenes en el basiesfenoides (foramen caroticum basisphenoidale) y un par de forámenes anteriores entre el basiesfenoides y el pterigoides (foramen caroticum laterale). Este tipo de patrón circulatorio se encuentra en *Kallokibotion bajazidi*, *Annemys levensis*, *Mongolochelys efremovi* y en *Pleurosternum bullocki*. El tercer y último patrón de este grupo es similar al segundo, pero en estos taxones hay un tercer par de forámenes ubicado en la parte posterior del pterigoides, interpretados como los forámenes posteriores del canal carotídeo interno (foramen posterior canalis carotici interni). La presencia de estos forámenes en la región posterior del pterigoides está denotando el desarrollo posterior del pterigoides y de una incipiente cobertura ventral del canal carotídeo interno, que todavía no es completa y se desarrolla posterior al punto de bifurcación de la rama cerebral y palatina de la carótida interna. Este tipo de patrón circulatorio se encuentra en meiolaniidos, “sinemydos” y “macrobaenidos”. Dentro del grupo donde la parte ventral del canal carotídeo se osifica y la bifurcación entre la rama cerebral y palatina se produce en el interior del cráneo también se reconocen tres patrones principales. El primero se caracteriza porque la entrada de la carótida interna al cráneo se produce a través del foramen posterior canalis carotici interni ubicado en la parte posterior del pterigoides, el cual se desarrolla posteriormente. Este patrón es característico de las cryptodiras actuales y de varias fósiles (e.g. plesiochelyidos). Modificaciones pequeñas a este patrón con importancia taxonómica dentro de las cryptodiras actuales no marinas fueron estudiadas por Jamnizcky y Russell (2007) y por Jamnizcky (2008). El segundo tipo se

caracteriza por poseer el foramen posterior canalis carotici interni ubicado en la mitad de la sutura entre el pterigoides y el basiesfenoides, morfología característica de los baenidos, glyptosidos y pleurosternidos. Por último, se encuentra el patrón encontrado en las pleurodiras actuales y fósiles donde el foramen posterior canalis carotici interni se encuentra entre el proótico y el basiesfenoides.

El cerramiento de la vacuidad interpterigoidea, junto con el desarrollo posterior del pterigoides en varios grupos o del contacto lateral entre el proótico y el cuadrado produciría un robustecimiento de la región basicraneana considerable, comparado con las tortugas más basales. Este robustecimiento también se adquiriría mediante otras estructuras que se describen a continuación.

4.2.4.1.5.3. Sutura de la articulación basitrabecular (basipterigoidea):

Proganochelys quenstedti del Triásico Tardío, es la única tortuga en la cual se observa que los procesos basitrabeculares no se encuentran suturados a los pterigoides. En las otras tortugas donde se ha evidenciado la presencia de estos procesos, éstos se encuentran suturados con el pterigoides (como por ejemplo en *Palaeochersis talampayensis* y *Kayentachelys aprix*), mientras que en las restantes tortugas (a partir del nodo 95 de la Figura 4.1) los procesos basitrabeculares no están desarrollados en los cráneos adultos y la relación entre el basiesfenoides y el pterigoides es a lo largo de una extensa sutura.

La sutura de los procesos basitrabeculares con el pterigoides, seguido en la evolución por la ausencia de dichos procesos y la presencia de una sutura más extensa entre los elementos del neurocráneo y los elementos derivados del palatocuadrado (entre basiesfenoides, pterigoides y cuadrado, en las tortugas del stem de Testudines y de las pancryptodiras y entre proótico y cuadrado en las pleurodiras) producirían un cráneo relativamente más akinético al presente en las tortugas basales. En las tortugas ubicadas por debajo del nodo 95 de la Figura 4.1, el pterigoides posee un proceso cuadrado vertical, el cual contacta anteriormente con el cuadrado, mientras que el desarrollo de la lámina horizontal entre la rama cuadrada y el cuerpo principal del pterigoides es corto. En cambio en muchas tortugas incluídas en el clado 95 (Figura 4.1) pero que no son pleurodiras, el proceso horizontal del pterigoides se extiende posteriormente hasta contactar en muchos casos al basioccipital (tortugas cryptodiras modernas), e incluso al exoccipital (e.g. *Solnhofia parsonsi*). Por otro lado, en las pleurodiras el contacto entre los elementos del neurocráneo y del techo craneano con el palatocuadrado se produce a través de un mayor desarrollo del contacto entre el proótico y el cuadrado y el postorbital y el pterigoides. El mayor contacto entre el cuadrado y proótico a su vez produce una mayor cobertura ventral del canalis cavernosus.

4.2.4.1.5.4. Desarrollo de la pared craneana secundaria (Figura 4.8):

El desarrollo de un cavum epiptericum cerrado por una pared craneana secundaria es característico de pocos grupos de tetrápodos (e.g., mamíferos,

algunos escamados, tortugas). El cavum epiptericum se reconoce por la presencia de ciertas estructuras blandas como la vena capitis lateralis, la arteria estapedial y la rama hiomandibular del nervio facial (nervio craneano VII) (Goodrich, 1930). En las tortugas modernas la pared secundaria del cráneo está conformada por el proceso descendente del parietal (processus inferior parietalis) y el epipterigoides laminar, en algunas tortugas del stem de Testudines (e.g., plesiochelyidos) y en las pancryptodiras, y por el primero solamente en las pleurodiras. Sin embargo en las tortugas basales esta región del cráneo presenta algunas diferencias. La condición plesiomórfica para las tortugas estaría representada por un proceso descendente del parietal que no cierra completamente al foramen nervi trigemini, sino que éste estaría abierto anterodorsalmente (como se observa en *Proganochelys quenstedti* y en *Palaeochersis talampayensis*). Por otro lado, evidencia aportada por *Kayentachelys aprix* y por *Proganochelys quenstedti* sugiere que el epipterigoides estaba presente, pero no en forma de lámina y en contacto con el parietal, sino como un elemento cilíndrico y largo dirigido dorsolateralmente, cuyo extremo dorsal se encuentra libre (Sterli y Joyce, 2007). Un epipterigoides robusto y cilíndrico también fue descrito para *Meiolania platyceps*, pero en este taxón el epipterigoides contacta dorsalmente con el parietal, por lo que el foramen nervi trigemini se encuentra cerrado anterodorsalmente (Gaffney, 1983). El desarrollo de esta pared secundaria craneana en las tortugas no sólo produciría una mayor protección de ciertas estructuras blandas las cuales quedan dentro de la cavidad craneana, sino que produciría un mayor contacto entre los elementos del

neurocráneo (basiesfenoides, proótico), del palatoc cuadrado (epipterigoides) y del techo craneano (parietal), reduciendo el movimiento relativo entre los mismos y constituyendo un cráneo más robusto.

4.2.4.1.5.5. Desarrollo posterior de la crista supraoccipitalis y de la emarginación temporal (Figura 3.3):

En las tortugas ubicadas por debajo del nodo 95 de la Figura 4.1, el supraoccipital desarrolla dorsalmente, pero no posteriormente, una cresta, donde se inserta el músculo aductor mandibular (Schumacher, 1973). Estas tortugas también poseen el techo craneano sin escotaduras (emarginaciones) temporales. Es coincidente que la musculatura aductora en estas tortugas no se encuentra desviada por la cavidad ótica, sino que los haces musculares se dirigen directamente entre la cresta supraoccipital y parietal y el proceso coronoides de la mandíbula (Joyce, 2007; Sterli y Joyce, 2007) (Figura 3.22). Por el contrario, las tortugas del clado 95 desarrollan posteriormente la cresta supraoccipital, o poseen una escotadura temporal o una combinación de ambas. Por ejemplo, los meiolaniidos, *Mongolochelys efremovi* y *Kallokibotion bajazidi* poseen un techo craneano sin escotadura temporal, pero el techo craneano se desarrolla posteriormente al cóndilo occipital con una contribución del supraoccipital, denotando la presencia de una crista supraoccipitalis bien desarrollada posteriormente. En cambio, los plesiochelyidos jurásicos europeos poseen una escotadura temporal marcada y una crista supraoccipitalis posterior, pero no muy desarrollada. Los trionychidos por ejemplo poseen una

emarginación temporal amplia y una cresta occipital muy desarrollada posteriormente, denotando un volumen grande de masa muscular aductora. La escotadura dorsal también está presente en testudinoideos, chelydridos y kinosternidos. En algunos podocnemididos (*Erymnochelys* y *Peltochephalus*) y en los chelonoideos, el techo craneano no presenta escotaduras temporales, sin embargo poseen una cresta occipital bien desarrollada posteriormente, siendo similar a la estructura encontrada en *Kallokibotion bajazidi*.

La presencia de una cresta occipitalis desarrollada posteriormente y de escotaduras temporales producen una mayor superficie de inserción muscular (en el caso de la cresta) y más espacio (en el caso de las escotaduras) para el desarrollo de la musculatura aductora, la cual, en estas tortugas, se encuentra desviada por el desarrollo de la cápsula ótica. Contrariamente, las tortugas basales, que no tienen ni desarrollo posterior de la cresta ni escotadura dorsal, tampoco poseen una cápsula ótica que obstruya la musculatura aductora (Joyce, 2007).

Como se observa en la Figura 4.9 el mapeo de varios caracteres (desarrollo anterior del proceso descendiente del parietal, cerramiento de la vacuidad interpterigoidea, sutura de la articulación basitrabecular, entre los otros nombrados arriba) muestran una concordancia con la aparición (en forma independiente) de los procesos trocleares ótico y pterigoideo. La optimización de los caracteres muestra que dichas estructuras aparecerían en el nodo 95 (Figura 4.1) representado por el clado formado por *Lissemys punctata* y *Chubutemys copelloi* y todos sus descendientes.

La evidencia más antigua de la presencia de un proceso troclear bien desarrollado proviene del Jurásico Superior de Europa, y se trata del proceso troclear óptico. Dicho proceso fue identificado en *Plesiochelys etalloni*, *Solnhofia parsonsi*, entre otras especies jurásicas de Europa. A pesar de ello, el representante más antiguo del clado el nodo 95 es *Xianjianchelys latimarginales*, que algunos autores (Matzke et al., 2005) han considerado como Jurásico Medio (Caloviano). Desafortunadamente, el resto craneano asignado a *X. latimarginalis* no ha sido descrito en detalle y no se sabe con certeza si el proceso troclear está presente o no (Kaznyshkin et al., 1990). Por el contrario, la evidencia directa más antigua de la presencia de un proceso troclear pterigoideo proviene de *Araripemys barretoii*, *Euraxemys essweini* y *Cereachelys placidoi* del Cretácico Inferior (Albiano) de Brasil. Desafortunadamente, los restos de panpleurodiras del Jurásico Tardío no son tan completos como para poder determinar la morfología de dicha región craneana. Por ejemplo, de *Notoemys laticentralis* (Jurásico Superior de Argentina) se conoce cráneo, pero la región anterior de los pterigoides no se ha preservado, mientras que de *Platychelys oberndorferi* (Jurásico Superior de Europa) no se ha encontrado cráneo.

Como se ha mencionado anteriormente, la presencia de procesos trocleares se optimiza en el nodo 95 y como también lo muestra el registro fósil los primeros representantes con claras evidencias de la presencia de un proceso troclear provienen del Jurásico Tardío. Consecuentemente, el proceso troclear óptico se originó al menos en el Jurásico Tardío. Ésto es coincidente con el hecho que a partir del Jurásico Tardío- Cretácico Temprano el número de especies de

tortugas fósiles incrementa notablemente (ver árbol de consenso mostrado en la Figura 4.1). También, cabe destacar que a partir del Jurásico Tardío las tortugas comienzan a incursionar en ambientes de mezcla (tipo lagoon), marinos, e incluso marinos de aguas abiertas (Fernández y de la Fuente, 1988; Gasparini et al., 1997; de la Fuente y Iturralde- Vinent, 2001). Este aumento en la diversidad específica y de nichos ecológicos explorados por las tortugas durante el Jurásico Tardío- Cretácico Temprano podría deberse a la aparición de los procesos trocleares (ver 4.2.3.2.), que a su vez están tan íntimamente relacionados con el procesamiento de los alimentos.

A partir de las ideas propuestas sobre el origen de los procesos trocleares han surgido numerosas preguntas que sería interesante poder ir respondiendo en un futuro. La diversidad específica y de ambientes conquistados por las tortugas a partir del Jurásico Tardío- Cretácico Temprano está vinculada con la aparición de los procesos trocleares o es un reflejo del sesgo en el registro fósil en rocas más antiguas? La presencia de procesos trocleares ha representado una ventaja adaptativa para las tortugas? El estudio de morfología funcional comparado entre las tortugas basales y las modernas, sería de gran ayuda para poder determinar la distribución de la musculatura craneana y para poder determinar cómo se aplican las fuerzas y cómo responden los huesos craneanos de tortugas más basales y cómo lo hacen los de las más modernas. Ésto a su vez podrá ayudar a determinar si los cambios listados anteriormente tienen una relación causal o no con la presencia de los procesos trocleares. Si se comprueba la existencia de cierta vinculación de dichos caracteres con la presencia de los

procesos trocleares, un tema interesante para explorar es si dichos caracteres son independientes uno de otros o no.

4.2.4.2. Relaciones filogenéticas de los restantes taxones:

4.2.4.2.1. Posición filogenética de los Meiolaniidae:

Desde los primeros estudios realizados sobre *Meiolania platyceps*, la filiación de los meiolaniidos ha sido un tema controvertido. Owen fue el primero en describir a un meiolaniido y no lo reconoció como una tortuga sino como un lagarto (Owen, 1881). Más tarde, finalmente los restos descritos por Owen (1881; 1886) fueron reconocidos como restos de tortugas pancryptodiras por Huxley (1887). Sin embargo, Boulenger (1887) sostiene que los meiolaniidos pertenecen en realidad al grupo de las panpleurodiras. A partir de aquí la discusión de si los meiolaniidos son panpleurodiras o pancryptodiras se vuelve acalorada, mientras que Boulenger (1887), entre otros, sostiene que son panpleurodiras, Baur (1889) reflota la idea que los meiolaniidos son pancryptodiras, posición que sostiene Gaffney en distintas contribuciones. A principios del siglo pasado, Anderson (1925) propuso que *Meiolania* era un 'anfiquelidio', grupo formado por numerosas tortugas que no pertenecían ni al grupo de las panpleurodiras ni al de las pancryptodiras. El advenimiento de la sistemática filogenética no ha traído tregua a esta discusión, como se puede observar a continuación.

Una aproximación hacia las relaciones filogenéticas de los Meiolaniidae fue propuesta por Gaffney (1983). Este autor reconoce a este grupo como

perteneciente al clado Pancryptodira, más precisamente a un clado menos inclusivo que posee el foramen posterius canalis carotici interni está ubicado posteriormente en los pterigoides. Posteriormente, Gaffney y Meylan (1988) realizaron un estudio filogenético de todas las tortugas y corroboran que los Meiolaniidae son el grupo hermano del crown group Cryptodira (= Polycryptodira) y forman así un grupo monofilético denominado Centrocryptodira. Los miembros de este clado comparten la presencia de vértebras cervicales formadas, la parte ventral y posterior del canal carotídeo interno gruesa y los puentes plastrales no contactando las costales. Más tarde, en un análisis más completo realizado por Gaffney (1996) los Meiolaniidae mantienen su posición relativa en el árbol, pero ahora queda como grupo hermano del clado formado por los Sinemydae y el crown group Cryptodira. Algunas de las sinapomorfías que sostienen la monofilia de Meiolaniidae, de Sinemydae y del crown group Cryptodira fueron nombradas anteriormente (son la presencia de un piso del canal carotídeo grueso y la presencia de vértebras cervicales formadas), sin embargo nuevas sinapomorfías fueron propuestas como lo son la presencia de la vértebra cervical 4 biconvexa y de la octava procélica. A pesar de ello, en el presente estudio se observa que el primero de estos caracteres en realidad no está presente en *Meiolania platyceps*, ya que el canal carotídeo se encuentra parcialmente cubierto ventralmente (Gaffney, 1983). Además, de este estudio se desprende que la presencia de vértebras cervicales formadas, la presencia de una vértebra cervical 4 biconvexa y la presencia de una vértebra cervical 8 procélica se han originado en forma

independiente en los Meiolaniidae y en clados más derivados como se observa en la Figura 4.10.

Más tarde, Hirayama et al. (2000) propusieron, en cambio, que los Meiolaniidae poseen una posición basal dentro de las pancryptodiras por carecer de ciertos caracteres compartidos por las cryptodiras más derivadas. Por último, la posición de los Meiolaniidae como parte del stem del crown group de las tortugas modernas recuperada en este análisis es similar al resultado obtenido en el cladograma preferido de Joyce (2007) y en términos generales se ajusta a la asignación de Anderson (1925) que proponía que los meiolaniidos no se ubican ni dentro del clado Pleurodira ni Cryptodira.

En resumen, la posición de los meiolaniidos ha sido desde los primeros descubrimientos, muy controvertida. Se ha propuesto que son panpleurodiras, pancryptodiras o que se diferenciaron previamente al origen de ambos grupos. Estudios particulares sobre los meiolaniidos podrían dar nuevas evidencias de su posición en el árbol evolutivo de las tortugas.

4.2.4.2.2. Baenidos monofilético (nodo 109):

Este clado está sostenido en este análisis por dos sinapomorfías comunes: ausencia del epipterigoides y escudos vertebrales II-IV más angostos que los pleurales. El grupo de los baenidos ha sido considerado como un grupo natural desde Hay (1908). Gaffney (1972) realizó una revisión de este grupo y publicó el primer cladograma para los baenidos. Más tarde, Gaffney y Meylan (1988) en su análisis filogenético de las tortugas sostienen que el clado de los baenidos está

caracterizado por la presencia de una exposición reducida del prefrontal en el techo craneano, una superficie triturante angosta anteriormente y ancha posteriormente con una cresta lingual alta anteriormente y una incisura columella auris cerrada o casi cerrada. En el presente análisis el primer carácter es señalado como sinapomorfía de un clado más inclusivo, el nodo 105. El segundo carácter no fue incluido en este análisis porque es un carácter ambiguo, con una pobre delimitación entre los estados, mientras que para el tercer carácter se siguió la interpretación de Joyce (2007). A pesar de dichas diferencias, el clado Baenidae se recupera en todos los análisis.

4.2.4.2.3. Pleurosternidos monofilético (nodo 107):

Hay dos sinapomorfías comunes a todos los árboles que sostienen este clado en el presente análisis, la presencia de un proceso anterior del frontal que impide que los nasales se contacten en la línea media en la parte posterior y la ausencia de contacto medial entre los pterigoides. En el análisis cladístico de Gaffney y Meylan (1988) el clado Pleurosternidae es recuperado, siendo el carácter que los sostiene la ausencia de contacto medial entre los pterigoides (como es el caso del presente análisis).

4.2.4.2.4. Nodo 106:

Este clado formado por los Baenidae, los Pleurosternidae y algunos representantes del Jurásico marino europeo, se encuentra sostenido por la presencia de una conexión ósea entre el caparazón y el plastrón (carácter 88),

porque el pilar axilar contacta a las periféricas y a la primera costal y porque el pilar inguinal contacta a las periféricas y a la costal V (caracteres 97 y 99). Este es el primer análisis en el cual se vincula a las tortugas del Jurásico marino europeo con los baenidos y pleurosternidos.

A pesar de que no es usual la agrupación entre algunas tortugas del Jurásico Tardío de Europa con los Baenidae y los Pleurosternidae, en otras oportunidades se ha propuesto la monofilia de los Baenidae + Pleurosternidae (Gaffney, 1972, 1996). Este grupo está sostenido por tres sinapomorfías según Gaffney (1996), una fenestra perilinfática pequeña, foramen posterius canalis carotici interni ubicado entre la sutura del basiesfenoides y el pterigoides y el cerramiento completo del canalis carotici lateralis en hueso. En el presente análisis se consideraron dichos caracteres pero con algunas modificaciones. La optimización del carácter fenestra perilinfática (carácter 67) muestra que el estado 'reducción de la fenestra perilinfática' se origina dos veces, una en el clado 107 (Pleurosternidae) y otra en el 109 (Baenidae). Respecto a los caracteres relacionados con las arterias carótidas, en este análisis se consideraron en forma conjunta en el carácter 65. Como consecuencia de que este carácter está codificado como estados diferentes en los pleurosternidos y en los baenidos, no aparece como sinapomórfico en el presente análisis. Estudios posteriores más detallados de esta región craneana en los baenidos y en los pleurosternidos de América del Norte permitirá elucidar la semejanza o no de dichos estados.

4.2.4.2.5. Posición de Pleurodira:

Las Panpleurodira se encuentran ubicadas en una tetracotomía (nodo 90) formada también por el crown group Cryptodira, *Xinjiangchelys marginalis* y *Siamochelys peninsularis*. La posición de Panpleurodira dentro del clado representado por el nodo 90 está sostenida por dos sinapomorfías, presencia de escudos vertebrales II-IV más angostos que los pleurales (carácter 86) y reducción de la primera costilla torácica (carácter 126). La posición de las Panpleurodira en este análisis es diferente a la recuperada por Gaffney et al. (2007 y referencias allí citadas), donde las panpleurodiras se encuentran por fuera del clado formado por todas las tortugas restantes menos *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus*. También la posición de Panpleurodira de este análisis es diferente a la obtenida en el análisis preferido de Joyce (2007), donde dicho clado es el grupo hermano de las Paracryptodira (Pleurosternidae + Baenidae) + las Cryptodira y su stem.

Para observar cuántos pasos más implicaría analizar la matriz morfológica de esta Tesis considerando la posición de las Panpleurodira propuesta por Gaffney et al. (2007) y por Joyce (2007), se realizaron nuevos análisis restringiendo la posición de las mismas según las hipótesis nombradas. Cuando se realizó el análisis considerando a las Panpleurodiras como grupo hermano de las restantes tortugas (excepto de *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis* y *Australochelys africanus*) como lo propuso Gaffney (2007 y referencias allí citadas), se obtuvieron numerosos AMP (93576 árboles) de 493 pasos, o sea 14 pasos más largos que los AMP obtenidos en la presente

Tesis (ver 4.2.3. Resultados). Por otro lado, cuando se restringió la posición de las Panpleurodira como grupo hermano del clado formado por Paracryptodira y las Pancryptodira, como lo propuso Joyce (2007) se obtuvieron 34020 árboles de 481 pasos, dos pasos más largos que los AMP obtenidos en este análisis (ver 4.2.3. Resultados).

4.2.4.2.6. Relaciones entre los grupos del crown group Cryptodira (nodo 116):

Este nodo se encuentra sostenido en el presente análisis filogenético por la ausencia del escudo extragular en el plastrón. La monofilia del crown group Cryptodira no fue discutida desde que Gaffney (1975c) realizó el primer análisis cladístico del grupo. La única excepción a este enunciado es el análisis filogenético de datos moleculares realizado por Krenz et al. (2005) donde los Tryonichia se ubicaron como el grupo hermano de las restantes Cryptodira y Pleurodira en el análisis de máxima parsimonia. Sin embargo, lo que sí se ha discutido desde entonces es si ciertas especies fósiles pertenecen al stem de las cryptodiras o pertenecen en realidad al stem de Testudines (crown group formado por las Pleurodira más las Cryptodira) (Dryden, 1988; Joyce, 2007; Sterli, 2008). A continuación se discuten las relaciones filogenéticas dentro de este clado.

- Monofilia de sinemydos y chelonioideos: La sinapomorfía que une a sinemydos y chelonioideos presente en todos los árboles es la presencia de epiplastra elongados y angostos con un contacto posterior extenso con los

hioplastra (carácter 96). Para corroborar la influencia de dicho carácter en el análisis se corrió la matriz nuevamente desactivándolo. Como resultado se obtuvieron varios árboles, cuyo árbol de consenso estricto tiene una topología similar al árbol de consenso estricto de referencia de esta Tesis (Figura 4.1). Sin embargo en el primero se observa que el clado monofilético en cuestión (nodo 115) colapsa y queda conformada una tricotomía entre el clado de los sinemydos, chelonioideos y el clado de las restantes crown group cryptodiras (nodo 123) (Figura 4.11). En trabajos futuros habría que reconsiderar si la similitud observada entre el entoplastrón y los epiplastra de los chelonioideos y de los sinemydos es debida a ancestralidad común o no.

A pesar de que los chelonioideos se encuentran en el cladograma formando un grupo monofilético con los sinemydos (Figura 4.1), lo interesante es que queda por fuera del clado formado por los chelydridos, testudinoideos, kinosternoideos y trionychios. Esta posición por fuera de las restantes crown group cryptodiras también fue propuesta por Dryden (1988) y por Joyce (2007). Sin embargo para Gaffney et al. (1988) y Gaffney (1996), dentro del crown group Cryptodira, el grupo más plesiomórfico estaría representado por los Chelydridae. Como se discutirá en la próxima sección (4.3.5. Discusión) la falta de resolución en las relaciones entre los clados de Cryptodira podría deberse a varios motivos, entre ellos un problema de enraizamiento vinculado a una radiación rápida del grupo (Shaffer et al., 1997).

- Nodo 123 ((chelydridos (testudinoideos kinosternoideos trionychia)): Este nodo se encuentra sostenido por cinco sinapomorfías comunes a todos los árboles encontrados como es la ausencia de nasales, el pterigoides no formando parte del foramen jugulare posterius, presencia de un foramen jugulare posterius, primera vértebra torácica con la cara articular dirigida anteroventralmente y ausencia de un cuello glenoideo. Estos caracteres también fueron señalados por Joyce (2007) como sinapomorfías de este grupo, mientras que Dryden (1988) concuerda con que este clado está sostenido por la ausencia de nasales, pero la autora asegura que también está sostenido por varios caracteres de las vértebras cervicales relacionados con la habilidad de retraer el cuello en forma vertical (característico de las Cryptodira).

4.3. Parte 2: Exploración de los datos

4.3.1. Introducción

Como consecuencia de que durante los últimos diez años se han estado utilizando los datos moleculares para establecer las relaciones filogenéticas entre los organismos, en la presente Tesis se ha explorado cómo influyen los mismos en el análisis filogenético de las tortugas. Afortunadamente, este grupo de amniotas que se originó hace más de 200 millones de años, tiene representantes vivientes, los cuales nos brindan un tipo de datos no disponible para las fósiles, los datos moleculares. Durante las últimas décadas se han realizado numerosos estudios moleculares para establecer las relaciones filogenéticas entre los distintos grupos de tortugas (Shaffer et al., 1997; Fujita et al., 2004; Krenz et al., 2005) y dentro de cada uno de los principales clados de tortugas vivientes (Caccone et al., 1999; Engstrom et al., 2004; Spinks et al., 2004). Sin embargo, sólo Shaffer et al. (1997) han intentado integrar los datos morfológicos y moleculares disponibles en aquel entonces. Como consecuencia de que desde el trabajo de Shaffer et al. (1997) nuevos genes han sido secuenciados y nuevos fósiles han sido descubiertos, el presente análisis, lo que quiere lograr, es aunar todos los datos morfológicos y moleculares disponibles hasta el momento para poder establecer las relaciones filogenéticas entre las tortugas.

4.3.2. Materiales:

Para el análisis de datos moleculares se han descargado las secuencias de las distintas especies de tortugas del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Se han elegido aquellas secuencias que se hallan presentes en la mayoría de las especies actuales representadas en la matriz de caracteres morfológicos para que haya una mayor congruencia entre ambas matrices y los resultados sean fácilmente comparables. Las especies actuales representadas en cada análisis particionado de los genes depende enteramente de la disponibilidad de las secuencias en el GenBank, por ende las especies no representadas en alguno de los análisis moleculares se debe a que no han sido secuenciadas y no están disponibles en el GenBank. En los casos donde dos o más secuencias del mismo gen y de la misma especie fueron encontradas en el GenBank, se utilizó la secuencia más larga y/o la secuencia que ha sido publicada.

En el presente estudio se han incluido los genes secuenciados hasta ahora en las tortugas, considerando tanto genes mitocondriales como genes nucleares. Como se detalla a continuación, cada tipo de genes tienen sus ventajas y desventajas. Los genes mitocondriales son más numerosos en los análisis filogenéticos porque el ADN mitocondrial no recombina, no posee intrones y tiene un orden de los genes bastante conservativo (Engstrom et al., 2004). A su vez el ADN mitocondrial tiene una tasa de sustitución de nucleótidos bastante acelerada, lo cual puede conducir a la saturación de las bases causando altos niveles de homoplasia (Engstrom et al., 2004). Como consecuencia de esto

último, los genes mitocondriales suelen ser más útiles para resolver relaciones filogenéticas a niveles menos inclusivos o sea de clados terminales.

Contrariamente a lo que sucede con los genes mitocondriales los genes nucleares tienen tasas mutacionales más bajas, por lo que serían más útiles para establecer relaciones filogenéticas entre organismos que han divergido más antiguamente, ayudando a resolver los clados más inclusivos (Engstrom et al., 2004). La desventaja de los genes nucleares radica en que todavía no son fácilmente secuenciables y existen problemas relacionados a las familias de genes (Engstrom et al., 2004; Fujita et al., 2004). Entre las secuencias utilizadas en este análisis hay secuencias de genes mitocondriales como el 12S, 16S y citocromo b y de genes nucleares como RAG-1 y R35. De estas secuencias hay algunas codificantes (como citocromo b y RAG-1) y no codificantes (12S, 16S y R35). A continuación se detallarán las características de los genes mitocondriales y nucleares como así también de cada gen utilizado.

Los genes 12S y 16S son genes mitocondriales no codificantes que poseen una tasa de sustitución de nucleótidos rápida, lo cual permite resolver nodos terminales de las filogenias. Lo mismo ocurre con el citocromo b, pero este es un gen mitocondrial codificante. El gen de activación de recombinación 1 (RAG-1, por sus siglas en inglés Recombination Activating Gen 1) es un gen codificante libre de intrones con una tasa de sustitución nucleotídica baja, por lo cual es útil para poder resolver los nodos basales (Krenz et al., 2005). Por último el intrón del gen que codifica la proteína R35 (R35) es un intrón ubicado en una región codificante del genoma nuclear (proteína 35) sin las restricciones de las regiones

codificantes, de tasa mutacional más alta que la de los genes nucleares, pero con una baja tasa transición-transversión (Fujita et al., 2004). En los apéndices 4.6-4.10 se pueden encontrar los números de acceso de cada una de las secuencias y en qué trabajo han sido publicadas. Las secuencias faltantes se deben a que ese gen no ha sido secuenciado hasta el momento para esa especie.

4.3.3. Metodología:

4.3.3.1. Alineamiento de las secuencias:

Para establecer las homologías entre los caracteres moleculares pertenecientes a un mismo gen en las distintas especies secuenciadas, las secuencias moleculares se deben alinear. El alineamiento puede ser “a ojo” acomodando las secuencias parecidas haciéndolo uno mismo o si son muchas las especies incluidas en el análisis y/o las secuencias son muy extensas se pueden utilizar diferentes programas. En este caso todas las secuencias han sido alineadas con el programa ClustalX (Thompson et al., 1997), utilizando los valores de default del programa, o sea 10 sobre 100 de costo de apertura de gaps y 0,1 de extensión de los mismos. Si después del alineamiento se identifican algunas secuencias que son muy distintas a las demás (ver 4.3.4.1), se utilizó el programa Bioedit (Hall, 1999) para producir la secuencia complementaria reversa. Una vez producido este cambio se volvieron a alinear las secuencias.

4.3.3.2. Búsqueda de árboles filogenéticos:

Existen dos maneras de analizar los datos de diferentes fuentes. Algunos autores prefieren analizar los diferentes tipos de datos en forma separada ('análisis particionado') y luego realizar un consenso de todos los árboles obtenidos (e.g. Miyamoto y Fitch, 1995). Por otro lado, hay autores (e.g. Eernisse y Kluge, 1993) que consideran que se deben utilizar todos los datos disponibles en forma conjunta, análisis denominado de "evidencia total". A esta última idea se adhiere en la presente Tesis y es por ello que se han combinado los distintos datos moleculares entre ellos y con los morfológicos para ser analizados de forma conjunta.

Los datos combinados fueron analizados con máxima parsimonia utilizando el programa TNT (Goloboff et al., 2008) siguiendo la misma metodología utilizada para la matriz morfológica descrita con anterioridad. Durante la búsqueda de los AMP los gaps fueron considerados como quinto estado y no como entradas faltantes y las transiciones y transversiones fueron consideradas con costos de transformación iguales. También se analizaron los datos combinados pero sólo de los taxones actuales, sin incluir los fósiles, para poder determinar la influencia de los fósiles en el análisis filogenético.

A pesar de que este análisis se basa en la idea de la 'evidencia total', los diferentes tipos de datos también fueron analizados en forma separada para poder determinar la señal filogenética brindada por cada clase de dato y para poder observar la incidencia de cada tipo de dato en la topología obtenida a partir de los datos combinados. De este modo se analizaron los datos

morfológicos y moleculares separados considerando solamente a los taxones actuales de tortugas. Como consecuencia de que para analizar los datos moleculares existen diferentes metodologías alternativas a la máxima parsimonia, se ha creído conveniente también analizar dicha clase de datos con máxima verosimilitud (implementada en PAUP* Swofford, 2002) y con análisis bayesiano (implementada en MrBayes 3.1.2 Huelsenbeck y Ronquist, 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

En la metodología de máxima verosimilitud (ML desde aquí en adelante por las siglas en inglés de Maximum Likelihood) la hipótesis filogenética es evaluada en base a cuán bien ésta predice los datos observados, o sea que la hipótesis filogenética que tenga la probabilidad (verosimilitud/likelihood) más alta de producir los datos observados es la elegida (Felsenstein, 1978; Holder y Lewis, 2003). Esta metodología parte de probabilidades relativas anteriores al análisis brindadas por los modelos evolutivos de cada tipo de dato a analizar. Estas probabilidades anteriores son analizadas por ecuaciones estándar diferenciales, las cuales las transforman en un enunciado de probabilidades. Los resultados obtenidos son los que maximizan la verosimilitud. Para calcular el árbol filogenético con ML se utilizó el programa PAUP* (Swofford, 2002). Para ello, se debe leer la matriz en formato nexus y después calcular un árbol con, por ejemplo, máxima parsimonia, a partir del cual se calculará el árbol con ML. Después de obtener el árbol con MP, se agregan los datos del modelo evolutivo que mejor se ajusta a cada gen (ver más adelante). Una vez cargados los datos del modelo evolutivo, se cambia el criterio de búsqueda de los árboles

al de máxima verosimilitud. Posteriormente se realiza una búsqueda heurística del árbol que maximice la verosimilitud de los datos.

Los análisis bayesianos están relacionados con los de ML, ya que el criterio para elegir la hipótesis filogenética es el que maximiza la probabilidad posterior. En este tipo de análisis la probabilidad posterior se calcula a partir de la probabilidad anterior y de la verosimilitud. Una de las desventajas que notan ciertos autores a esta metodología es cómo establecer las probabilidades anteriores, sin embargo Ronquist (2004) asegura que se pueden utilizar distribuciones de probabilidades que signifiquen que todos los valores posibles de los cambios tienen la misma verosimilitud. El algoritmo en el que recaen los análisis bayesianos es en las cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC por las siglas en inglés de Markov Chain Monte Carlo) que aceleran la búsqueda considerablemente respecto a ML. Como se mencionó anteriormente, la búsqueda utilizando análisis bayesianos está implementada en el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Este programa por default corre dos análisis simultáneos e independientes que comienzan a partir de dos árboles generados al azar. También por default, MrBayes usa Metropolis coupling para incrementar el rendimiento de las MCMC, por lo que se corren 4 cadenas (tres calientes y una fría) al mismo tiempo. En la presente Tesis se utilizaron dichos valores por default, realizando una corrida que comienza con árboles generados al azar realizando corridas de 1.000.000 generaciones y muestreados cada 100.

Otra razón por la cual se analizaron los datos moleculares con ML y con análisis bayesianos es porque algunos autores han sugerido que cuando se

analizan matrices moleculares, parsimonia parece ser en algunos casos más sensible a agrupar las ramas largas y las ramas cortas (Long Branch Attraction reconocido por primera vez por Felsenstein, 1978) que otros métodos (como ML). Otra ventaja en la utilización de ML y de análisis bayesianos para establecer las relaciones filogenéticas entre los grupos es que nos permite utilizar modelos evolutivos que se ajusten a cada tipo de gen. A su vez para poder determinar si los agrupamientos obtenidos con MP son causados o no por atracción de ramas largas (LBA desde aquí por sus siglas en inglés) se utilizaron en esta Tesis otros métodos como extraer las ramas largas del análisis (Long Branch Extraction, LBE desde aquí), comparar los diferentes tipos de datos en forma separada, y con distinta metodología de búsqueda de los árboles filogenéticos (Bergsten, 2005 y referencias allí citadas).

Como se mencionó anteriormente, tanto ML como análisis bayesianos, necesitan que se determine el modelo evolutivo que mejor se ajusta a los datos observados para poder buscar los árboles filogenéticos. La elección del modelo puede hacerse de forma arbitraria, como lo notaron Posada y Crandall (2001) o se puede utilizar diferente metodología para seleccionar un modelo evolutivo. Entre estos últimos cabe citar el Hierarchical Likelihood Ratio Tests (hLRTs) (Felsenstein, 1973; Huelsenbeck y Crandall, 1997) y el Akaike Information Criterion (AIC) (Kishino y Hasegawa, 1989) implementados en los programas ModelTest 3.7 (Posada y Crandall, 1998), para ML y MrModeltest v2 (Nylander, 2004) para análisis bayesiano. Ambos programas fueron utilizados en la presente Tesis para poder determinar el modelo que mejor se ajuste a los datos.

Tanto el ModelTest 3.7 como el MrModeltest v2 funcionan de forma similar. Para poder determinar el modelo evolutivo, el programa PAUP debe ejecutar un archivo con instrucciones que viene en el paquete de archivos del ModelTest o del MrModeltest el cual evalúa el ajuste entre los datos analizados y los diferentes modelos evolutivos. Cuando PAUP culmina de realizar los comandos establecidos por el archivo ejecutable, produce un archivo de salida, el cual es leído por el ModelTest o el MrModeltest. Como resultado se produce otro archivo de salida que es leído con cualquier procesador de textos. Dentro de este archivo se van a encontrar los modelos evolutivos preferidos obtenidos a partir de utilizar el criterio hLRTs y el AIC. Pol (2004), después de realizar numerosos análisis sobre diferentes matrices sugirió que en algunos casos el hLRTs conlleva a seleccionar diferentes modelos como óptimos según el camino que tome el algoritmo. Al seleccionar diferentes modelos, los resultados obtenidos con ML muchas veces varían, afectando la topología encontrada. Como consecuencia, en el presente análisis se han escogido, entonces, los resultados obtenidos a partir del AIC.

La matriz combinada de los datos morfológicos (1 bloque) y de los datos moleculares (5 bloques) quedó conformada por 83 taxones y 5663 caracteres. De los 5663, 5511 son caracteres moleculares (92%). De los caracteres moleculares sólo el 23% son caracteres informativos.

4.3.4. Resultados:

4.3.4.1. Alineamiento de secuencias:

12S:

Tanto la secuencia de *Gopherus polyphemus* como *Caretta caretta* fueron depositadas en el GenBank en forma complementaria y reversa comparado con las demás secuencias analizadas en el presente estudio por lo que utilizando el programa Bioedit (Hall, 1999) se buscó las secuencias complementarias reversas de las mismas. Cuando se alinearon junto a las restantes secuencias se obtuvo un alineamiento más armónico de dichas secuencias. El alineamiento default de la matriz con 24 taxones dio como resultado una matriz de 2488 caracteres. Las secuencias al poseer distintos largos cuando se alinearon quedaron algunos extremos sin secuencias homólogas en las otras especies por lo que se recortaron. Como consecuencia la matriz quedó formada por 350 caracteres (Apéndice 4.11).

16S:

El alineamiento por default del gen 16S dio como resultado una matriz de 20 taxones por 2237 caracteres. Como el gen 16S es un gen no codificante y los largos de las secuencias alineadas son diferentes entre las distintas especies, se han cortado los excedentes de pares de bases sin homólogos (sin datos) en las restantes especies. Como resultado la nueva matriz posee 20 taxones y 489 caracteres (Apéndice 4.12).

Citocromo b:

El alineamiento por default de este gen mostró que la secuencia de *Caretta caretta* difería mucho de las demás secuencias por lo que se alineó nuevamente cambiando la secuencia original de *Caretta caretta* por la secuencia complementaria reversa. El alineamiento dio como resultado una matriz de 22 taxones por 1166 caracteres. En las secuencias alineadas se observa la presencia de un gap de una base de extensión en la posición 221 en todas las secuencias menos en la de *Chelodina longicollis*, sin embargo nueve bases más tarde se observa el gap en la secuencia de *Chelodina longicollis* y no en las restantes secuencias. Al ser el citocromo b una secuencia codificante y como los gaps en este caso son autopomórficos para ese taxón se optó por eliminar esos dos caracteres y analizar la secuencia sin ellos. A su vez al ser las secuencias de diferentes largos se han cortado los excedentes, respetando los codones terminales, ya que el citocromo b es un gen codificante. La matriz resultante es de 22 taxones por 892 caracteres (Apéndice 4.13). 481 caracteres de los 892 son no informativos (53%).

RAG-1:

El alineamiento por default del gen RAG-1 dio como resultado una matriz de 17 taxones y 2790 caracteres (Apéndice 4.14). Las secuencias de todas las especies se alinearon con el ClustalX, pero algunas fueron retocadas a ojo para mejorar la congruencia de las secuencias. Exceptuando *Erymnochelys madagascariensis*, *Pelomedusa subrufa* y *Podocnemis expansa*, todas las secuencias

tienen el mismo largo, por lo que no ha sido necesario recortar las secuencias. El alineamiento de las secuencias no muestra más que un gap de tres pares de bases (como se espera para genes codificantes, así no se corta el marco de lectura) en la secuencia de *Carettochelys insculpta*.

Intrón de la proteína R35:

El alineamiento por default del intrón del gen R35 ha dado como resultado una matriz de 18 taxones y 1123 caracteres. Como consecuencia de que los largos de las secuencias son diferentes y que se han preservado parte de los exones 3' (55 pares de bases) y 5' (66 pares de bases) se han cortado esos exones. La matriz resultante quedó conformada por 990 caracteres (Apéndice 4.15). Cabe destacar que de *Geoclemmys hamiltonii* (AY434651) se utilizó la secuencia complementaria reversa.

4.3.4.2. Análisis filogenético de MP:

4.3.4.2.1. Análisis de evidencia total (datos morfológicos y moleculares, taxones extintos y actuales):

Como resultado del análisis combinado de los datos moleculares y morfológicos se obtuvieron 12960 árboles de 5972 pasos cada uno. Como consecuencia se calculó un árbol de consenso estricto el cual se muestra en la Figura 4.12. El CI del árbol de consenso es de 0,557, mientras que el RI es de 0,573.

La topología del consenso estricto es similar a la obtenida en el consenso estricto de los datos morfológicos, la única diferencia es la posición de las Panpleurodira. En el consenso estricto combinado Panpleurodira se encuentra formando un grupo monofilético con los Trionychia, mientras que en consenso estricto morfológico se encuentra como grupo hermano del clado formado por los grupos modernos de Cryptodira, una posición considerada más clásica (Gaffney y Meylan, 1988).

Matriz combinada sólo incluyendo los taxones actuales:

Cuando se analizaron cada tipo de dato por separado, los resultados son mostrados en redes y no como cladogramas, ya que lo que se quiere mostrar en este análisis son las relaciones entre los principales grupos de tortugas y la forma más sencilla es utilizando redes.

Se obtuvo una red de 5680 pasos (Figura 4.13) la cual muestra que Trionychia y Kinosternoidea se encuentran como clanes² sucesivos. Testudinoidea no forma un clan sino que está conformada por dos clanes separados, Emydoidea y Testudinidae. Chelydridae y Chelonoioidea forman un clan.

4.3.4.2.2. Análisis particionado:

Como se indica arriba, los resultados mostrados a continuación corresponden a redes y no a cladogramas.

² Clan: equivale al grupo monofilético de los árboles enraizados (Wilkinson et al., 2008)

4.3.4.2.2.1. Matriz morfológica sólo incluyendo los taxones actuales:

Se obtuvieron 35 árboles de 185 pasos a partir de los cuales se calculó un árbol de consenso cuya longitud fue de 208 pasos. CI(consenso): 0,947 y RI: 0,992. El consenso estricto sin enraizar se muestra en la Figura 4.14. En él se observa que los Kinosternoidea y los Trionychia no son clanes próximos, por lo que en un análisis enraizado no podrían formar un grupo monofilético como fue propuesto por Gaffney (1975c). Por otro lado se observa que las relaciones filogenéticas entre los Testudinoidea no están resueltas.

4.3.4.2.2.2. Matriz de datos moleculares (12S, 16S, citocromo b, RAG-1 y R35) solos:

Se obtuvo un sólo árbol de 5483 pasos (Figura 4.15), el cual resulta similar al obtenido a partir de la matriz combinada, sólo cambia la posición de los Emydoidea. En este análisis los Emydoidea se encuentran más relacionados con los Chelonoidea que con los Testudinidae.

4.3.4.3. Análisis Bayesianos:

Modelos evolutivos determinados por MrModeltest 2.2:

El modelo evolutivo que se ajusta mejor a los genes 12S, 16S y el intrón de la proteína R35 es el GTR + G (General Time Reversal + tasas de sustitución siguiendo una distribución Gamma), mientras que para el citocromo b y el RAG-1 lo es el modelo GTR + I + G (General Time Reversal + proporción de sitios invariables + tasas de sustitución siguiendo una distribución Gamma).

4.3.4.4. Análisis de Máxima Verosimilitud (ML)

Modelos evolutivos determinados por ModelTest:

Los modelos evolutivos encontrados para los genes analizados coinciden con los encontrados por el MrModeltest. Por lo que el gen 12S, 16S y el intrón de la proteína R35 se ajustan mejor al modelo evolutivo GTR + G, mientras que el citocromo b y el RAG-1 lo hacen al GTR + I + G.

Los resultados obtenidos con ML y con análisis bayesianos fueron utilizados en este estudio como información complementaria a la obtenida por los análisis de MP para hacer más sencillo el análisis de los datos. Las redes obtenidas por ML y análisis bayesianos se pueden observar en los Apéndices 4.16-4.31. En la parte de los resultados y de la discusión se ha preferido hacer referencia a las mismas cuando se menciona el largo de las ramas y las incidencias que pueden tener éstas en el análisis de MP o para explicar ciertas topologías en los árboles de MP.

A pesar de que el consenso estricto obtenido a partir del análisis combinado de taxones actuales y fósiles es similar al consenso estricto obtenido a partir de los datos morfológicos de taxones actuales y fósiles, la diferencia notable es el cambio en la posición del clado de las Panpleurodira. En el último, las Panpleurodira se ubican por fuera del crown group Cryptodira (sensu Joyce et al., 2004), mientras que en el combinado, las panpleurodiras se anidan dentro de los pantrionychia (Trionychia más los taxones del stem). Este grupo monofilético obtenido en el árbol de consenso estricto de datos combinados

(nodo 101) está sostenido sólo por dos sinapomorfías comunes: la presencia de un contacto medial de los palatinos no permitiendo el contacto entre el vómer y el pterigoides (carácter 30) y la ausencia de un flanco vertical dirigido ventralmente en el proceso lateral del pterigoides (carácter 49). Los datos moleculares no aparecen como sinapomorfías comunes en este nodo, sin embargo lo hacen en el nodo 106, el cual está sostenido por 13 caracteres moleculares 426 (12S), 670, 697, 705, 726, 807, 908 y 917 (16S), 1110, 1176, 1297 y 1305 (citocromo b). La unión de los Trionychia y de las Panpleurodiras en un grupo monofilético puede deberse a un problema de atracción de ramas largas (Felsenstein, 1978). En la mayoría de los resultados de los análisis separados de secuencias moleculares obtenidos con ML y análisis bayesianos muestran que tanto Pleurodira como los Trionychia poseen ramas externas largas, las cuales evidencian mucho cambio evolutivo en cada rama, y ramas internas cortas, las cuales evidencian poco cambio evolutivo entre los grupos. Esto podría estar sugiriendo que las pleurodiras y los trionychidos se agrupan por caracteres considerados por MP como sinapomorfías, pero que en realidad podrían estar representando caracteres obtenidos en ambos grupos en forma independiente (homoplásticos). Como se expresa en las páginas anteriores, la LBE es una metodología para poder determinar si hay un problema de LBA. Es así que se extrajeron las pleurodiras del análisis de MP. Los resultados obtenidos muestran que la posición de los trionychia varía cuando se comparan los resultados con y sin las pleurodiras en el gen 12S y 16S, pero no varía en el gen citocromo b, RAG-1 y R35 (ver Apéndice 4.31-4.37). Ésto significa que podría

haber cierta influencia de atracción de ramas largas en los genes 12S y 16S entre las pleurodiras y los trionychia. Esto es coincidente con las características de estos genes, son genes mitocondriales que tienen una tasa mutacional alta y son más útiles para establecer las relaciones de parentesco en nodos más terminales (Engstrom et al., 2004). En cambio la estabilidad de la posición de los trionychia en los distintos análisis del citocromo b, RAG-1 y R35 mostrarían que no hay un problema de atracción de ramas largas entre estos grupos analizando estas secuencias.

4.3.5. Discusión:

4.3.5.1. Importancia de los fósiles:

De la comparación de los árboles de consenso estricto obtenidos del análisis morfológico de taxones actuales y fósiles con el obtenido analizando sólo los taxones actuales se observa que los fósiles han ayudado a resolver las relaciones filogenéticas en ciertos grupos. La politomía producida en los Testudinoidea observada en el árbol de consenso de sólo actuales se resuelve parcialmente cuando se consideran los fósiles. La politomía que se observa entre *Platysternon megacephalum*, Chelonioidea, Chelydridae y Kinosternoidea (Kinosternidae + Dermatemydidae) se resuelve con el agregado de fósiles, siendo los Chelonioideos (junto con los sinemydos) el grupo hermano de las restantes cryptodiras. Por otro lado, *Platycheilus megacephalum* se agrupa con los Chelydridae, grupo monofilético que resulta ser el grupo hermano del clado formado por los Kinosternoidea, Testudinoidea y Trionychia. Las relaciones

filogenéticas entre los miembros de este último clado no se encuentran resueltas (tricotomía). El agregado de los fósiles enraiza a los Testudines (Pleurodira + Cryptodira) entre ambos clados, mientras que a las cryptodiras las enraiza en los Chelonioides.

4.3.3.2. Posición de Pleurodira:

La posición de Pleurodira dentro de crown group Cryptodira es el cambio más notable que se observa cuando se compara el árbol de consenso estricto obtenido con MP a partir de los datos combinados con el obtenido a partir de los datos morfológicos solamente (Figura 4.16). Como se sugirió anteriormente, esta posición puede estar representando un problema de ramas largas, o puede ser también el resultado de un problema de enraizamiento. Para comprobar si hay un problema de ramas largas se realizó la extracción de las pleurodiras, para observar si las relaciones de Trionychia se mantenía constante o no en ambos análisis. En algunos casos, la posición se mantuvo (citocromo b, RAG-1 y R35), mientras que en otros casos la posición cambió (12S y 16S) (ver Apéndice 4.31-4.36). Cuando todos los datos moleculares se analizaron en forma conjunta con MP, la posición de Trionychia cambió entre el resultado obtenido con las pleurodiras o sin ellas (comparar apéndices 4.31 y 4.37). Ésto último estaría indicando cierta atracción de ramas largas entre los trionychia y las pleurodira. Por otro lado, cabe destacar que en los diferentes análisis obtenidos se observa que en muchos casos las ramas externas (las que conducen a los taxones terminales) son largas y las rama internas (las que conectan los

clados terminales) son cortas. Esto refleja mucho cambio evolutivo en las ramas terminales y poco cambio entre las ramas internas. Además, los nodos 102-107 de la Figura 4.12 no tienen valores de Jackknife que los soporten. Estas características de los análisis podrían estar evidenciando, según Shavit et al. (2007), una radiación rápida. Consecuentemente es altamente probable que los grupos modernos de tortugas hayan surgido durante una radiación rápida del grupo. Esta conclusión es similar a la que llegaron Shaffer et al. (1997) al explicar el por qué de la irresolución de los nodos basales de las cryptodiras en su análisis. Shaffer et al. (1997) sugieren que esta falta de resolución de los nodos basales en la filogenia de las tortugas puede deberse a que el origen de los diferentes grupos de cryptodiras fue un episodio rápido (radiación adaptativa) ocurrida durante el Cretácico la cual ha dejado poca evidencia en los fósiles y en las moléculas para poder dar cuenta hoy de los cambios ocurridos y/o a la falta de caracteres (morfológicos y moleculares) que permitan reconstruir la filogenia de los nodos basales. Los mismos autores notaron también que en su análisis el largo de las ramas que unen los distintos grupos de cryptodiras es corto para los caracteres morfológicos y mucho más corto para los moleculares. Esto último y el hecho que las distancias son iguales entre los clados de cryptodiras sugiere, según Shaffer et al. (1997), que los mayores clados de Cryptodira se originaron y evolucionaron en forma rápida, oscureciendo sus relaciones filogenéticas. Esta irresolución de las relaciones filogenéticas entre las cryptodiras también se puede observar en el trabajo de

Danilov y Parham (2006) el cual muestra una politomía de grado 10 (Figura 4.17).

La hipótesis de la radiación rápida vinculada al origen de los grupos modernos de cryptodiras (influyendo también en la posición filogenética de las pleurodiras) es apoyada también desde la paleontología. El registro más antiguo del stem de cualquiera de los grupos modernos de Cryptodira (Chelonioidea, Testudinoidea, Kinosternoidea, Trionychia, Chelydridae) o de Pleurodira (Chelidae y Pelomedusoides) proviene del Jurásico Tardío de China, ya que los restos de *Yehguia tatsuensis* fueron reinterpretados por Danilov y Parham (2006) como pertenecientes al stem de los Trionychia. Los restos hallados durante el Cretácico Temprano, son mayormente de tortugas que no pertenecen a ninguno de los grupos modernos de cryptodiras o pleurodiras, sin embargo se han hallado restos que permiten ser identificados como pertenecientes a stem trionychia, stem testudinoidea y stem carettochelyidae en Asia (Danilov y Parham, 2007).

Es interesante notar que esta radiación rápida de los grupos modernos de tortugas podría estar vinculada, como se discute anteriormente (Figura 4.9), también con el origen de los procesos trocleares que según la evidencia disponible hasta el momento se produjo al menos en el Jurásico Tardío. La aparición de dichos procesos en estrecha relación con el desarrollo de la musculatura aductora de la mandíbula y por ende con el proceso de ingestión y tratamiento de los alimentos, podría haber causado alguna ventaja adaptativa para el grupo, conllevando a una radiación rápida del mismo. Sin dudas, estas

correlaciones sugeridas en la presente Tesis deben ser puestas a prueba y deben ser estudiadas más en detalle en trabajos futuros.

4.3.3.3. Monofilia vs no monofilia de Trionychoidea [Kinosternoidea

(Kinosternidae + *Dermatemys mawii*) + Trionychia (Trionychidae + *Carettochelys insculpta*):

Gaffney (1975c) erigió el grupo Trionychoidea basado en la reducción de la arteria estapedial. Sin embargo, Jamnizcky (2008) sostiene que el patrón arterial encontrado en los Kinosternoidea no es el mismo que el hallado en los Trionychia. La autora sostiene que el patrón arterial de los Kinosternoidea es similar al encontrado en la mayoría de las cryptodiras (Testudinoidea, Chelydridae, y *Platysternon*), el cual consta de un vaso arterial principal que irriga el cráneo, mientras que en los Trionychia (y Chelonioidea) hay tres vasos principales sucesivos. Por otro lado, evidencia aportada por análisis de genes mitocondriales realizados por Shaffer et al. (1997) sugieren que Trionychoidea no sería monofilético, pero el valor de sostén de dicha hipótesis es bajo. Más tarde, Fujita et al. (2004) analizando el intrón nuclear del gen que codifica la proteína R35 obtuvieron los mismos resultados que Shaffer et al. (1997) pero con un valor de sostén muy alto, siendo Trionychidae + Carettochelyidae el grupo hermano de las restantes cryptodiras. También Near et al. (2005) utilizando datos moleculares mitocondriales y nucleares obtienen que los Trionychoidea no son un grupo monofilético, ubicando a los Trionychia como grupo hermano de las restantes cryptodiras. Los resultados de Fujita et al.

(2004) y Near et al. (2005) podrían estar sugiriendo también un problema de atracción de ramas largas entre los trionychia y las pleurodiras y de enraizamiento de Cryptodira.

En el presente estudio tampoco se ha podido recuperar a Trionychoidea como grupo monofilético ni en el árbol de consenso estricto obtenido a partir de datos morfológicos incluyendo taxones actuales y fósiles (Figura 4.1) como así tampoco en el combinado (Figura 4.13), ni en el combinado de taxones actuales (Figura 4.14), ni el molecular de taxones actuales (Figura 4.15). En el único caso que se podría recuperar Trionychoidea es en el análisis del citocromo b (excluyendo a las pleurodiras para que no haya riesgos de atracción de ramas largas), ya que en esta red se observa a Trionychia y a Kinosternoidea como clanes sucesivos (Apéndice 4.34). En el análisis de 12S y en el molecular combinado (sin Pleurodira) (Apéndices 4.32 y 4.37), Trionychia aparece como grupo adyacente³ de los Testudinidae, mientras que en el de RAG-1 y R35 (sin Pleurodira), aparece como grupo adyacente de los Emydidae (Apéndices 4.35 y 4.36). Estos resultados están de acuerdo a los resultados obtenidos a partir de diferentes fuentes de datos durante los últimos años. A partir de los datos moleculares analizados con ML y análisis bayesianos se observa que los Trionychia son los taxones que poseen las ramas terminales más largas dentro de las cryptodiras, evidenciando mucho cambio evolutivo.

³ Grupo adyacente: análogo al grupo hermano de un árbol enraizado (Wilkinson et al., 2008).

4.3.3.4. Monofilia de los quélidos australianos y de los sudamericanos vs. monofilia de los quélidos de cuello largo y de cuello corto: Hay dos hipótesis principales sobre la relación filogenética entre los quélidos. La hipótesis morfológica propuesta por Gaffney (1977) sugiere que los quélidos de cuello largo sudamericanos (*Chelus* e *Hydromedusa*) y australianos (*Chelodina*) forman un grupo monofilético. Por otro lado, Burbidge et al. (1974) utilizando datos serológicos y morfológicos y Seddon et al. (1997) utilizando datos moleculares (12S) proponen que los quélidos australianos forman un grupo monofilético (pero con valores de bootstrap menores al 70%) como así también lo hacen los sudamericanos y que el desarrollo de un cuello largo sería homoplástico en ambos grupos. Por el contrario el clado de quélidos sudamericanos obtenido por Seddon et al. (1997) tiene un soporte mayor, pero no llega a ser mayor al 90%, por lo que sería un clado moderadamente soportado. Por otro lado los resultados obtenidos por Georges et al. (1998) sobre las relaciones filogenéticas entre los quélidos muestran un panorama similar al de Seddon et al. (1997). En los dos árboles mostrados por Georges et al. (1998: Figura 1 y 2) se observa que el clado de los quélidos sudamericanos posee valores de bootstrap de entre 70 y 82%, mientras que el clado formado por los quélidos australianos no tiene ningún tipo de valor de soporte. A pesar de que la resolución de estas diferencias entre las hipótesis moleculares y morfológicas sobre las relaciones entre los quélidos escapan al objetivo de la presente Tesis, como se han incluido diferentes especies de quélidos, a continuación se hacen algunos comentarios. En el análisis de datos morfológicos solos (Figura 4.1) se observa poca

resolución dentro de los quelidos, sin embargo algo notable es que los quélicos australianos (representados por los géneros *Elseya* y *Chelodina*) no forman un grupo monofilético, como así tampoco lo hacen los quélicos sudamericanos (representados por *Chelus* y *Phrynops*). Por el contrario, cuando se realiza el análisis combinado de los datos moleculares y morfológicos de fósiles y actuales con máxima parsimonia el panorama cambia. En el análisis de datos combinados (Figura 4.13) se recupera la monofilia de los quélicos australianos y de los sudamericanos como lo sugerían los trabajos previos (Seddon et al., 1997; Georges et al., 1998). Es interesante destacar que la señal filogenética que prevalece a la hora de establecer las relaciones filogenéticas en los quélicos en particular, es la que brindan los datos moleculares, ya que todos ellos por separado (excepto el 12S obtenido a partir de ML y análisis bayesianos, apéndices 4.17 y 4.18) recuperan la monofilia de los quélicos sudamericanos y la de los australianos.

4.3.3.5. Posición de *Platysternon megacephalum*:

La posición filogenética de *Platysternon megacephalum* es otra de las diferencias que se han encontrado en varias oportunidades entre los resultados provenientes de la morfología y los provenientes de los datos moleculares. Desde la morfología se ha sugerido que *P. megacephalum* se encuentra relacionado filogenéticamente con los chelydridos (Gaffney y Meylan, 1988), mientras que desde lo molecular se ha vinculado a dicha especie con los testudinoideos (Near et al., 2005; Krenz et al., 2005). En el consenso estricto

obtenido a partir de datos morfológicos considerando los taxones actuales y fósiles (Figura 4.1), se observa que *P. megacephalum* se encuentra formando un grupo monofilético con *Chelydra serpentina*, *Macrolemys temminckii* y *Protochelydra zangerli*, posición que se resuelve por la inclusión de los fósiles al análisis (ver importancia de los fósiles). La posición de *P. megacephalum* es altamente variable cuando se analizan los datos moleculares. El gen 12S señala una vinculación con *Dermochelys coriacea*, el gen 16S lo hace con los chelonidos o con los chelonidos + emydidos, el citocromo b vincula a *P. megacephalum* con *Macrolemys temminckii*, mientras que el RAG-1, el R35 y el molecular combinado lo hacen con los emydidos. Es importante destacar que cuando se analizaron los datos combinados con taxones actuales y fósiles (Figura 4.13), se observa que la posición de *P. megacephalum* cambia de estar formando un grupo monofilético con los chelydridos (Figura 4.1) a estar vinculada a los Testudinoidea, posición que se mantiene (con algunos cambios) cuando los fósiles son excluidos de los análisis.

4.4. Conclusiones:

- *Condorchelys antiqua* es un representante del stem de los grupos actuales de tortugas (Testudines= Pleurodira + Cryptodira) por su particular combinación de caracteres plesiomórficos y apomórficos
- *Kayentachelys aprix* también resulta en este análisis filogenético un representante del stem de los Testudines

- El clado Testudines tendría su representante más antiguo, al menos con la evidencia disponible hasta este momento, en el Jurásico Medio
- El origen y desarrollo de los procesos trocleares estaría correlacionado con numerosos cambios ocurridos en el cráneo de las tortugas como el cerramiento de la vacuidad interpterigoidea, la ausencia de procesos basitrabeculares, la extensión posterior de los pterigoides, la extensión anterior de la pared secundaria del cráneo, entre otros, que ocurrieron entre el origen del grupo y el Jurásico Medio a Tardío
- El origen de los procesos trocleares podría estar vinculado con la radiación rápida de las tortugas durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano
- Los fósiles aportan datos importantes a la hora de poder resolver las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de Cryptodira
- La comparación general entre los resultados obtenidos con los datos morfológicos y con el análisis de evidencia total sugieren que la señal que prevalece en las relaciones filogenéticas de los mayores clados es la que proviene de la morfología, a pesar de ser cuantitativamente menos numerosos
- Los resultados obtenidos a partir de los diferentes análisis de los datos moleculares por separado sugieren que la posición de los Trionychia no está influenciada por un problema de atracción de ramas largas

- Los Trionychoidea (Trionychia + Kinosternoidea) no sería un grupo monofilético como lo demuestra la mayoría de los análisis realizados en la presente Tesis como así también lo demuestran otros estudios
- En los Chelidae, la señal filogenética que prevalece es la aportada por los datos moleculares

Trabajos futuros:

- Aumentar el muestreo taxonómico, tanto de taxones extintos como actuales para poder dilucidar los problemas relacionados con el origen y diversificación de los grupos modernos de tortugas. Además el agregado de taxones para los análisis moleculares podrán mostrar si ciertas posiciones han sido influenciadas por una atracción de ramas largas
- Reconsiderar la homología primaria de ciertos caracteres (e.g., presencia de epiplastra angostos y elongados con un contacto posterior extenso con el entoplastrón)

CAPITULO 5

PALEOBIOGEOGRAFÍA



CAPÍTULO 5

PALEOBIOGEOGRAFÍA

5.1. Introducción

La biogeografía es el estudio de las distribuciones geográficas de los organismos. De acuerdo con de Candolle (1820 fide Crisci et al., 2000) dentro de la biogeografía encontramos dos grandes divisiones, la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica. En la primera se tienen en cuenta los factores que determinan la distribución de los seres vivos que actúan en la actualidad, mientras que en la segunda se tienen en cuenta aquellos que actuaron en tiempos pasados. Dentro de la biogeografía histórica podemos encontrar numerosos métodos para poder comprender la historia de la distribución de un determinado grupo de organismos (Crisci et al., 2000). Se reconocen al menos nueve métodos, entre los que caben destacar la biogeografía filogenética de Hennig y Brundin, la panbiogeografía de Croizat, el análisis de simplicidad de endemismos de Rosen, la biogeografía cladística de Rosen et al., entre otros. Dichas metodologías difieren en varios aspectos tales como los procesos que produjeron la distribución de las biotas, la relación de los métodos con la filogenia, el nivel taxonómico al cual se aplica el método y el tipo de historia que quieren reconstruir (Crisci et al., 2000).

La presente Tesis se basa en el estudio de las tortugas jurásicas continentales de Patagonia. El período Jurásico transcurrió desde hace 203 hasta

hace 135 millones de años. Por más que los procesos que determinaban la distribución de los organismos en aquel entonces (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. Como consecuencia de ello, en la presente Tesis se considera que ninguno de los métodos de biogeografía desarrollados hasta el momento son efectivos para reconstruir la historia de la distribución de los organismos, ya que ninguno de ellos contempla los cambios citados anteriormente. Se cree también que la aplicación de la metodología de la biogeografía histórica es posible en paleontología, sólo cuando se consideran lapsos breves desde el presente, donde se tenga constancia que no hubo cambios ambientales y geográficos marcados.

Es por todo lo nombrado anteriormente que en el presente capítulo se hará una comparación entre varias categorías de datos, no recurriendo a ninguna metodología de biogeografía en especial. El capítulo se estructurará de la siguiente manera. Se compararán los datos obtenidos a partir de las reconstrucciones de la distribución de los continentes, el clima reinante en cada región del planeta donde fueron encontrados restos de tortugas continentales, la fauna y flora acompañante y, de ser posible, la forma de vida de las tortugas halladas para el Triásico Tardío, Jurásico Temprano, Medio y Tardío. Con estos datos se podrá analizar la historia temprana de la distribución geográfica de este clado, desde sus orígenes hasta hace unos 135 millones de años.

5.2. Triásico Tardío

5.2.1. Distribución de las masas continentales

Sudamérica junto con África, Madagascar, India, Arabia, Tasmania, Australia, Nueva Guinea, Nueva Zelanda, Antártida y Nueva Caledonia, formaron desde el Precámbrico (650 m.a.) hasta el Jurásico Temprano (ca. 190 m.a.) el supercontinente denominado Gondwana (Brown y Lomolino, 1998). A pesar de su estable historia como una sola masa continental durante millones de años, Gondwana cambió su posición relativa entre el polo sur y el ecuador (Brown y Lomolino, *op. cit.*). Durante el Carbonífero, Gondwana colisiona con el continente formado por Europa, América del Norte y Siberia, el cual a su vez se une a Asia durante el Pérmico para formar el supercontinente, Pangea. Durante el Triásico, Sudamérica formaba parte del supercontinente Pangea, el cual estaba rodeado completamente por el océano Pantalásico (Figura 5.1).

5.2.2. Clima

Desde el Pérmico Medio al Jurásico Medio, la Tierra estaba inmersa en un período de Hot House (Frakes et al., 1992), el tercero desde que se tiene registros del clima (Figura 5.2). Durante los períodos de Hot House, no hay mantos de hielo permanentes cubriendo ninguno de los dos polos y la temperatura global ronda entre los 18 y los 22 °C, siendo la ecuatorial de 30 °C y la polar de 14 °C aproximadamente (Scotese et al., 1999). Dichos autores, basados en rocas indicadoras de clima (como lo son el carbón, las rocas evaporíticas, las tillitas, bauxitas, entre otras) reconocen 3 zonas climáticas en

Gondwana para dicho período de tiempo: una Zona Templada Cálida, una Zona Subtropical Seca, y una Tropical Húmeda.

5.2.3. Restos de tortugas hallados

5.2.3.1. América:

El registro del Triásico americano se encuentra representado por tres taxones, uno hallado en América del Sur y los otros dos hallados en América del Norte. El taxón de América del Sur fue recuperado de sedimentitas noriano-réticas de la Formación Los Colorados en la provincia de La Rioja (Argentina) y fue identificado como *Palaeochersis talampayensis* por Rougier, de la Fuente y Arcucci 1995. Afortunadamente de *Pa. talampayensis* se han recuperado restos craneanos y postcraneanos, lo cual ha brindado valiosa información anatómica sobre los representantes más antiguos de este clado de amniotas (Sterli et al., 2007). La morfología de *Pa. talampayensis* y su inclusión en diferentes análisis filogenéticos sugiere que se trata de una tortuga del stem de Testudines (Rougier et al., 1995; Hirayama et al., 2000; Gaffney et al., 2007; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007). Sin embargo, en lo que hay ciertas discrepancias entre los autores es si *Pa. talampayensis* forma o no un grupo monofilético con *Australochelys africanus* del Jurásico Inferior de Sudáfrica (Rougier et al., 1995; Gaffney et al., 2007; Sterli et al., 2007). Estudios anatómicos y de paleoecología de tortugas basales basados en las proporciones de los elementos del estilo, zeugopodio y autopodio han mostrado que *Pa. talampayensis* es una tortuga de hábitos terrestres (Joyce y Gauthier, 2004; Sterli et al., 2007).

Los descubrimientos en América del Norte están representados por dos taxones. El primero de ellos fue hallado en Groenlandia en la Formación Fleming Fjord (Carniano-Retiano) y fueron reconocidos como cf. *Proganochelys* (Jenkins et al., 1994). Los restos recuperados en Groenlandia corresponden a elementos postcraneanos (partes del plastrón, caparazón, vértebras y miembros), cuya preservación no permite identificar detalles. El otro taxón, *Chinlechelys tenertesta*, se halló en Nuevo Méjico (Estados Unidos de América) en la Formación Bull Canyon (Noriano) del Grupo Chinle (Joyce et al., 2008). Los restos hallados son elementos postcraneanos que según Joyce et al. (2008) corresponden a la tortuga más basal hallada hasta el momento porque presenta un caparazón muy fino.

5.2.3.2. Europa:

Los restos indiscutidos más antiguos pertenecientes a Testudinata de Europa provienen de Alemania y están representados por dos especies, *Proganochelys quenstedti* y *Proterochersis robusta*, ambas del Noriano. *Proganochelys quenstedti* es una de las tortugas fósiles mejor descritas ya que Gaffney (1990) publicó una detallada descripción anatómica de los distintos especímenes, tanto craneanos como postcraneanos. La realización de varios estudios filogenéticos incluyendo a *Pr. quenstedti* han sugerido que este taxón es el testudinata más basal encontrado hasta el momento (Gaffney et al., 1991; Rougier et al., 1995; Gaffney, 1996; Hirayama et al., 2000; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007; Sterli, 2008). En un primer momento, Gaffney (1990) interpretó que *Pr. quenstedti* era una tortuga de hábitos anfibios (de agua dulce y terrestre), sin

embargo Joyce y Gauthier (2004) realizando un estudio incluyendo tortugas fósiles y actuales, llegaron a la conclusión que en realidad *Pr. quenstedti* era una tortuga terrestre, al igual que *Pa. talampayensis* de Argentina.

El otro taxón europeo, corresponde a *Proterochersis robusta* Fraas 1914. Desafortunadamente sólo caparazones y plastrones han sido encontrados de esta especie. Como *P. robusta* posee la cintura pélvica suturada al caparazón y plastrón, se la ha incluido en el clado de las Panpleurodira desde que fue descrita por primera vez (Fraas, 1913; Gaffney et al., 1991; 2006). Sin embargo otros análisis filogenéticos realizados (Rougier et al., 1995; Joyce, 2007; Sterli, 2008) sugieren que *P. robusta* podría ser un representante del stem group de las tortugas modernas (Testudines) en vez de ser un stem Pleurodira. Como consecuencia de que no se han recuperado elementos de los miembros, es difícil poder determinar la paleoecología de *P. robusta* ya que la forma de los caparazones no es un buen determinante de los hábitos de las tortugas. Recientemente, Karl y Tichy (2000) presentaron una nueva especie de tortuga para el Triásico Superior de Alemania denominada *Murrhardtia staeschei*. Observaciones personales sobre el holotipo que los autores designan y sobre varios especímenes de *Proterochersis robusta*, muestran que *M. staeschei* es sinónimo de *P. robusta*. Consecuentemente, se reconocen sólo dos especies de tortugas para el Triásico Superior europeo.

5.2.3.3. África:

No se han hallado restos de tortugas de este período de tiempo.

5.2.3.4. Asia:

Los restos de tortugas hallados en Asia provienen de Tailandia de la Formación Huai Hin Lat también de edad noriana (Broin et al., 1982). Los restos de caparazón y plastrón recuperados permitieron a Broin (1985) determinarlos como una nueva especie de *Proganochelys*, *Pr. rucha*.

5.2.3.5. Oceanía:

No se han hallado restos de tortugas de este período de tiempo.

5.2.3.6. Antártida:

No se han hallado restos de tortugas de este período de tiempo.

5.2.4. Fauna y flora acompañante

Palaeochersis talampayensis representa el único hallazgo de tortugas fósiles del Triásico Superior del hemisferio austral (las masas que formarán Gondwana). La fauna acompañante está representada por terápsidos (*Jachaleria colorata* y *Chaliminia musteloides*) y arcosauriformes tales como crocodylomorfos, aetosaurios, rauisuquidos, sauropodomorfos y terópodos tetanuros (ver resumen en Sterli et al., 2007). La flora dominante de la región es, al igual que en otras regiones del hemisferio sur, la flora de *Dicroidium*, la cual formaba pequeños bosques en las riveras de los ríos (Spalletti et al., 1999).

El proganochelyido de Groenlandia está acompañado de restos de diferentes peces (cartilaginosos, actinopterigios, celacantos y peces pulmonados), de anfibios laberintodontes (capitosaurios y plagiosaurios), dinosaurios prosaurópodos (*Plateosaurus*) y terópodos, de pterosaurios,

aetosaurios y mamaliaformes (Jenkins et al., 1994). Asimismo la fauna acompañante de *Pr. rucha* en Tailandia está conformada por peces actinopterigios y pulmonados (*Ferganoceratodus martini*), anfibios capitosaurios (*Cyclotosaurus* cf. *posthumus*) y plagiosaurios y fitosaurios (Broin, 1985; Buffetaut y Suteethorn, 1998). Junto a los restos de *Pr. quenstedti* hallados en diferentes localidades en Alemania se han encontrado peces, anfibios laberintodontes, capitosaurios, y dinosaurios prosaurópodos indentificados como *Plateosaurus* (Gaffney, 1990). Los tres registros de tortugas en masas continentales que luego formarán Laurasia poseen una fauna similar como se deduce de su composición. Buffetaut y Suteerthorn (1998) hacen mención de la similitud de la fauna encontrada en la Formación Huai Hin Lat (Tailandia) y la encontrada en el Triásico Superior de Alemania, abogando por una dispersión de vertebrados no marinos a través de Asia. A su vez, Jenkins et al. (1994) mencionan que la fauna hallada junto a cf. *Proganochelys* en Groenlandia tiene afinidades europeas.

5.2.5. Conclusión

A pesar de que algunos de los restos hallados en el Triásico Tardío no tienen una preservación tal que pueda permitir un estudio detallado de la anatomía, la dispersión de los mismos en diversas partes del globo (en aquel entonces formando Pangea) sugieren que el grupo ya estaba bien distribuido para esa época y que con seguridad se debe haber originado tiempo antes para poder alcanzar dicha distribución. Por otro lado, todos los hallazgos de esta

época representan las tortugas más basales encontradas hasta el momento, tortugas que se ubican en el stem de los grupos modernos (Testudines) y que muestran caracteres plesiomórficos.

5.3. Jurásico Temprano

5.3.1. Distribución de las masas continentales

Durante este período de tiempo, Pangea se comienza a fracturar. Primero se separa América del Norte de Europa (Figura 5.3). Después comienza la fractura de Gondwana la cual ocurrió en tres etapas según Storey (1995). La primera etapa ocurrió durante el Jurásico Temprano y Medio, la segunda durante el Cretácico Temprano y la tercera durante el Cretácico Tardío. La primera fractura comenzó a formar un rift entre la parte Oeste (África y Sudamérica) y la Este (Antártida, Australia, India y Nueva Zelanda) de Gondwana formando los mares de Somalía, Mozambique y tal vez el de Weddell (Storey, 1995).

5.3.2. Clima

El clima inferido para el Jurásico Temprano es el mismo que el descripto para el Triásico Tardío.

5.3.3. Restos de tortugas hallados

5.3.3.1. América:

Los restos de tortugas pertenecientes al Jurásico Inferior de América se encontraron en la Formación Kayenta en Arizona (Estados Unidos de América). Los especímenes hallados fueron reconocidos por Gaffney et al. (1987) como una nueva especie nominada *Kayentachelys aprix*. Como se discutió extensamente en los capítulos precedentes, hay diferentes interpretaciones en cuanto a la posición filogenética de *K. aprix* en la historia evolutiva de las tortugas. A pesar de ello, en el presente capítulo no se tomará en cuenta la discusión, ya que lo que incumbe es la distribución de los representantes del clado de las tortugas en general. Gaffney et al. (1987) han sugerido que *K. aprix* era una tortuga de agua dulce por la presencia de ciertas características en el caparazón (como es la globosidad, la falta de ornamentación, entre otros), sin embargo Joyce y Sterli (en prep.) sugieren que dichos caracteres no son evidencia consistente para determinar el hábito de las tortugas.

5.3.3.2. Europa:

No se han hallado restos de tortugas de este tiempo.

5.3.3.3. África:

El registro africano de tortugas del Jurásico Inferior está restringido a Sudáfrica, más precisamente a la cuenca del Karoo. Los restos de tortugas corresponden a un cráneo hallado en la Formación Elliot (en la Zona de Acme de *Tritylodon*) y fue identificado por Gaffney y Kitching (1994) como *Australochelys africanus*. La morfología craneana de esta tortuga sudafricana

sugiere que *A. africanus* es un representante del stem de Testudines (Gaffney y Kitching, 1995; Rougier et al., 1995; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007; Sterli, 2008), y para algunos autores además de ser una tortuga del stem formaría un grupo monofilético con la tortuga del Triásico argentino, *Pa. talampayensis* (Rougier et al., 1985; Sterli et al., 2007).

5.3.3.4. Asia:

El registro fósil de Asia durante el Jurásico Temprano es muy escaso. Hay dos hallazgos reportados, uno en China y otro en India. El material de la China, es un material no descrito del Liásico, y hasta probablemente del Rético, de la Serie de Lufeng inferior de Lufeng Country, provincia de Yunnan. Ésta sería la tortuga más antigua de China (Ye, 1988). El descubrimiento de la India está representado por un caparazón y plastrón bastante completo hallado en la Formación Kota (Datta et al., 2000). Estos restos de tortuga fueron determinados por Datta et al. (2000) como una nueva especie denominada *Indochelys spatulata*. A pesar de que los autores reconocen a *I. spatulata* como una Pancryptodira, su asignación no está basada en ningún análisis cladístico. Por el contrario los análisis cladísticos de esta Tesis y de Sterli (2008) sugieren que *I. spatulata* en realidad sería una tortuga del stem de Testudines, ubicada en el mismo nodo que *Kayentachelys aprix* del Jurásico Inferior de América del Norte y *Condorchelys antiqua* del Jurásico Medio a Superior de Argentina.

5.3.3.5. Oceanía:

No se han hallado restos de tortugas de este tiempo.

5.3.3.6. Antártida:

No se han hallado restos de tortugas de este tiempo.

5.3.4. Fauna y flora acompañante

La fauna acompañante hallada en la misma formación que *Kayentachelys aprix* está conformada por cecilias (*Eocaecilia micropodia*), anuros (*Prosalirus bitis*), dinosaurios terópodos (*Dilophosaurus wetherilli* y *Syntarsus kayentakatae*), sauropodomorfos (*Massospondylus*), dinosaurios ornitisquios (*Scutellosaurus lawleri* y *Scelidosaurus*), crocodylomorfos (*Protosuchus*, *Eopneumatosuchus colberti* y *Calsoyasuchus valliceps*), pterosaurios (*Rhamphinion jenkinsi*), cinodontes (*Kayentatherium wellsi*, *Dinnebitodon amarali* y *Oligokyphus*), morganucodontidos (*Dinnetherium neorum*), y otros crocodylomorfos indeterminados, esfenodontes y rincocéfalos (Kermack, 1982; Jenkins et al., 1983; Padian, 1984; Attridge et al., 1985; Sues, 1985; Padian, 1989; Rowe y Gauthier, 1990; Jenkins y Walsh, 1993; Shubin y Jenkins, 1995; Tykoski et al., 2002).

Gaffney y Kitching (1994) señalan que *Australochelys africanus* proviene de la parte media de la Formación Elliot (Kitching y Raath, 1984), sin embargo Bordy et al. (2004) sostienen que la Formación Elliot se divide en dos secciones y no en tres como lo hace Kitching y Raath (1984) y ubican a la parte media de la misma en lo que ellos denominan la Upper Elliot Formation. Como consecuencia a continuación se listan las especies presentes en la parte media y superior de la Formación Elliot (sensu Kitching y Raath 1984) o en la Upper Elliot Formation (sensu Bordy et al., 2004). Anfibios estereospóndilos (cf.

Stereops sp. y chigutisauridos indeterminados), esfenodontes (e.g. *Clevosaurus*), crocodilomorfos (e.g. *Sphenosuchus* y *Litargosuchus*), dinosaurios saurisquios (e.g. *Megapnosaurus*, *Syntarsus* y *Massospondylus*) y ornitisquios (e.g. *Lesothosaurus*, *Lycorhinus*, *Heterodontosaurus* y *Abrictosaurus*), cinodontes (e.g. *Tritylodon*, *Trithelodon*, *Pachygenelus* y *Diarthrognathus*) y mamíferos (e.g. *Megazostrodon* y *Erythrotherium*) son los vertebrados encontrados en los mismos niveles que *A. africanus* (Kitching y Raath, 1984; Knoll, 2005).

Del mismo horizonte (Miembro Bedded Limestone, Formación Kota, India) donde fue hallada *Indochelys spatulata* también se han recuperado los vertebrados que se detallan a continuación: peces semionótidos (*Lepidotes deccanensis*, *Tetragonolepis oldhami* y *Paradapedium egertoni*), folidoforidos (*Pholidophorus kingi* y *P. indicus*), celacantos (*Indocoelacanthus robustus*), tiburones hibodóntidos de agua dulce (*Lissodus indicus*), anuros de afinidad incierta, esfenodontes (*Rebbanasaurus jaini* y *Godavarisaurus lateefi*), lagartos (*Bharatagama rebbanensis*), cocodrilos posiblemente teleosauridos, dientes indeterminados de dinosaurios terópodos, saurópodos (e.g. *Barapasaurus*, *Kotasaurus*) y ornitisquios, pterosaurios (*Campylognathoides indicus* y *Rhamphorhynchus* sp.) y mamíferos (*Kotatherium haldanei*, *Trishulotherium kotaensis*, *Nakunodon paikasiensis*, *Paikasigudodon yadagirii*, *Dyskritodon indicus*, *Indotherium pranhitai*, un molar con características de anfiléstidos, molares posiblemente relacionados a los driolestoideos y *Gondtherium dattai*) (Datta et al., 2000; Yadagiri, 2001; Evans et al., 2002; Prasad y Manhas, 2002; Prasad et al., 2004; Prasad y Manhas, 2007). Además de los vertebrados listados se han encontrado ostrácodos,

esteriidos, insectos, carofitas, estromatolitos y madera (Prasad y Manhas, 1997; Datta et al., 2000).

5.3.5. Conclusión

Los hallazgos de tortugas alrededor del globo durante este tiempo señalan cierta conexión ya que todas presentan caracteres plesiomórficos y se ubican en el stem del crown group Testudines. Particularmente, Chatterjee y Scotese (1999) reconocen que la India durante el Triásico Tardío a Jurásico Medio pertenecía tectónicamente a Gondwana, sin embargo tenía una conexión con Laurasia, como lo evidencia el contenido faunístico (Prasad y Manhas, 2002, , 2007). Durante este período, la India tenía conexión con Laurasia y Gondwana mediante 4 corredores (uno al norte, otro al sur, otro al oeste y otro al este) (Chatterjee y Scotese, 1999). Ésto es coincidente con el hallazgo de la tortuga *Indochelys spatulata* cuyos caracteres morfológicos sugieren que pertenece a una tortuga del stem de Testudines relacionada con *Condorchelys antiqua* del Jurásico Medio a Superior de Sudamérica y *Kayentachelys aprix* del Jurásico Inferior de América del Norte, denotando ese contacto entre Laurasia y Gondwana.

5.4. Jurásico Medio

5.4.1. Distribución de las masas continentales

Durante este período de tiempo comienza la separación de Gondwana y de América del Norte, ya que se desarrolla un mar epicontinental entre ambas

masas continentales (Figura 5.4). Por otro lado, en Gondwana sigue el rifting entre el sector Oeste y el Este.

5.4.2. Clima

La ausencia de carbones y bauxitas en zonas ecuatoriales, sugiere que durante el Jurásico Medio no se desarrolló un cinturón tropical húmedo, posiblemente como consecuencia de una condición atmosférica mundial 'megamonzónica' (Parrish, 1993). Hacia fines del Jurásico Medio, las condiciones climáticas fueron cambiando hasta que se estableció el clima que reinaría durante el Jurásico Tardío.

5.4.3. Restos de tortugas hallados

5.4.3.1. América:

El registro continental de América para el Jurásico Medio se encuentra restringido hasta el momento a los hallazgos realizados en las cercanías de Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Argentina y que fueron descritos en detalle en esta Tesis. Los especímenes hallados fueron reconocidos como una nueva especie de tortuga denominada *Condorchelys antiqua* Sterli (2008). Esta especie representa otra tortuga del stem group de Testudines, al igual que *Kayentachelys aprix*.

5.4.3.2. Europa:

Se reconocen cuatro localidades en Europa con tortugas continentales, una en Escocia, dos en Inglaterra y otra en Rusia. La localidad en Escocia se

ubica en la isla de Skye y de allí se han reconocido dos taxones. Los restos más fragmentarios fueron reconocidos como Pleurosternidos indeterminados (Savage, 1984), mientras que los restos más completos, representados por varios cráneos y postcráneos, fueron identificados como una nueva especie de tortuga del stem de Testudines (Anquetin, 2007 y com. pers. 2007).

Como se mencionó anteriormente las localidades de Inglaterra son dos. Una de ellas es Stonesfield, donde se recuperaron restos fragmentarios de tortugas cuya afinidad taxonómica no se pudo determinar (Gillham, 1994). La otra localidad es en Oxfordshire. Allí se hallaron varios restos craneanos y postcraneanos desarticulados que fueron asignados tentativamente a los pleurosternidos por su ornamentación (Gillham, 1994).

Uno de los descubrimientos de tortugas jurásicas continentales más recientes se produjo en Rusia, en la localidad de Peski, cerca de Moscú (Sukhanov, 2006). Los nuevos restos craneanos y postcraneanos fueron identificados por Sukhanov (2006) como *Heckerochelys romani*. El análisis cladístico realizado por el autor muestra que *H. romani* es una tortuga del stem de Testudines, al igual que *K. aprix* y *P. robusta*. Los resultados de esta Tesis y del trabajo de Sterli (2008) concuerdan con que *H. romani* es una tortuga del stem de Testudines, aunque se observan algunas diferencias en su posición relativa (ver Capítulo 4).

5.4.3.3. África:

Los únicos restos fósiles de tortugas del Jurásico Medio de África provienen de El Mers, Marruecos (Broin, 2000) y corresponden a fragmentos de placas indeterminados.

5.4.3.4. Asia:

Las tortugas de Asia del Jurásico Medio se conocen principalmente por los hallazgos en China, sin embargo también se han encontrado algunos restos en Kirgizistán, Mongolia y Tailandia. Lamentablemente estos hallazgos son mayormente de caparazones y plastrones, sólo conociéndose un resto de cráneo asignado a *Xinjiangchelys tianshanensis*. En China se han reconocido dos localidades del Jurásico Medio, una ubicada en la cuenca de Junggar, región autónoma de Xinjiang, y la otra en Zigong, provincia de Sichuan. Entre las especies encontradas en Xinjiang se encuentra *Xinjiangchelys chowi* (Matzke et al., 2005), mientras que *Chengyunchelys baenoides*, *C. zigongensis*, *C. dashanpuensis* y *Sichuanchelys chowi* se encontraron en Sichuan (Danilov y Parham, 2008). Por otro lado, en Mongolia fue encontrada *X. latimarginalis* y en Kirgizistán (Formación Balabansai) *X. tianshanensis* (Matzke et al., 2005). Como consecuencia del escaso estudio realizado de los Chengyunchelyidae y su no inclusión en estudios filogenéticos, no se sabe con certeza su ubicación en el árbol filogenético de las tortugas. Por el contrario, de los Xinjiangchelyidae se han realizado varios estudios en este último tiempo, los cuales han intentado establecer las relaciones dentro del grupo (Peng y Brinkman, 1993; Matzke et

al., 2004) como así también su ubicación respecto a las demás tortugas (Gaffney, 1996; Gaffney et al., 2007; Joyce, 2007; Capítulo 4 de esta Tesis). Tanto Gaffney (1996), Gaffney et al. (2007) y Joyce (2007) concuerdan en que los xianjiangchelyidos son stem Cryptodira, sin embargo en esta Tesis *Xinjiangchelys latimarginalis* se ubica en una tetracotomía con *Siamochelys peninsularis* (del Jurásico Medio de Tailandia), con el clado Pleurodira y con el Cryptodira.

Por último, el hallazgo de Tailandia también corresponde a caparzones y plastrones reconocidos como pertenecientes a una nueva especie nominada *Siamochelys peninsularis* por Tong et al. (2002). A pesar de que Tong et al. (2002) proponen que *S. peninsularis* es una pancryptodira relacionada con los chengyunchelyidos y xinjiangchelyidos de China, ellos no realizaron un análisis filogenético en el cual basar su hipótesis. La primera vez que *S. peninsularis* fue incorporado en un análisis cladístico fue en la presente Tesis, y los resultados obtenidos muestran que esta especie se encuentra formando parte de una tetracotomía formada además por *X. latimarginalis*, el clado Pleurodira y el clado Cryptodira.

5.4.3.5. Oceanía:

No se han hallado restos de tortugas de este período de tiempo.

5.4.3.6. Antártida:

No se han hallado restos de tortugas de este período de tiempo.

5.4.4. Fauna y flora acompañante

Como se destacó en el Capítulo 2, en la misma formación donde fueron hallados los restos de *Condorchelys antiqua* también se han hallado numerosos restos fósiles de otros vertebrados, como así también de invertebrados y plantas (Escapa et al., en prensa). Entre los vertebrados encontramos restos de anuros (*Notobatrachus reigi*), dinosaurios terópodos (*Piatnitzkysaurus floresi* y *Condorraptor currumili*) y saurópodos (*Patagosaurus fariasi* y *Volkheimeria chubutensis*) y mamaliomorfos (*Asfaltomylos patagonicus*, *Henosferus molus* y *Argentoconodon fariatorum*) entre los que han sido descritos. Entre los que no han sido publicados hasta el momento aparecen los pterosaurios, esfenodontes, dinosaurios ornitópodos.

Entre los vertebrados hallados junto a los restos de tortugas en Skye (Escocia) se encuentran peces (hibodóntidos y semionotiformes), anfibios (salamandras), choristodermos (*Cteniogenys*), cocodrilos, lepidosauriomorfos (e.g. *Parviraptor*, *Marmoretta*), dinosaurios saurópodos, tritylodontes y mamíferos (e.g., *Borealestes serendipitus*) que convivían en un ambiente pantanoso con arroyos, lagoons y cuerpos de agua dulce (Evans et al., 2006). Evans y Waldman (1996) sostienen que la fauna de Skye es similar a la hallada en Kirtlington (Oxfordshire, Inglaterra) y en otro trabajo Evans y Milner (1993) notan a su vez que la fauna de Kirtlington es similar a la fauna del Jurásico Superior de Guimarota (Portugal) durante el Jurásico Medio a Tardío. En Stonesfield (Inglaterra), se hallaron invertebrados marinos y estuariales, peces, plesiosaurios y cocodrilos, plantas terrestres y algunos tetrápodos terrestres

como mamíferos y tritylodontes, restos de pterosaurios y de dinosaurios (Evans y Milner, 1993).

En Peski, Rusia, además de los restos de *Heckerochelys romani* se han recuperado restos de anfibios temnospóndilos (cf. *Gobiops* sp.) y coristodermas (*Cteniogenys* sp.) similares a los encontrados en la depresión de Fergana, Kirguizistán (Averianov et al., 2006).

Las especies de tortugas recuperadas de China provienen de dos formaciones Toutunhe (en Xinjiang) y Shaximiao (en Sichuan) (Maisch et al., 2001; 2003). De la primera también se recuperaron restos de peces óseos y cartilaginosos, anfibios laberintodontes (*Sinobrachyops placenticephalus*), cocodrilos (*Sunosuchus* sp.), dinosaurios terópodos (e.g. *Szechuanosaurus zigongensis*; *Gasosaurus constructus*) y ornitópodos (e.g. *Agilisaurus louderbacki*) y mamíferos (*Eleutherodon* sp.). De la segunda formación se ha reportado el hallazgo de peces óseos y cartilaginosos, anfibios laberintodontes (e.g. *Sinobrachyops placenticephalus*), dinosaurios saurópodos (e.g. *Datousaurus bashanensis*), crocodilomorfos, pterosaurios, dinosaurios terópodos (*Xuanhanosaurus*, '*Szechuanosaurus*' *zigongensis*, *Gasosaurus constructus*), saurópodos (e.g. *Protognathosaurus oxyodon*, *Abrosaurus gigantorhinus*, entre otros), ornitópodos (e.g. *Agilisaurus louderbacki*) y estegosaurios, y cinodontes tritylodontes (*Bienotheroides zigongensis*; *B. ultimus*) (Dong, 1985; Dong y Tang, 1985; Peng, 1992; Gao, 1993).

En la depresión de Fergana (Kirguizistán), de donde provienen los restos de *X. tianshanensis*, se han hallado también numerosos restos de vertebrados

tales como peces cartilagosos y óseos (teleósteos y dipnoos), anfibios temnospóndilos (e.g. *Ferganobatrachus riabinini*), caudados y anuros, lagartos, crocodilomorfos (e.g. *Sunosuchus* sp.), pterosaurios y dinosaurios terópodos, saurópodos, estegosaurios y ornitópodos y mamíferos triconodontes (e.g. *Ferganodon naryensis*) y docodontes (Averianov et al., 2008).

En la misma localidad (Mad Ching, Tailandia) donde se halló *Siamochelys peninsularis* se encontraron también restos de dipnoos (posiblemente *Ferganoceratodus martini*) y anfibios temnospóndilos (Buffetaut y Suteethorn, 1998; Cavin et al., 2007).

5.4.5. Conclusión

Rauhut et al. (2002) sugieren que hay una marcada diferencia entre el contenido taxonómico de mamíferos cuando se compara el hemisferio norte y el sur durante este período de tiempo. Esto, según los autores, estaría demostrando un endemismo de la fauna de mamíferos en Gondwana sin embargo no descartan una conexión con Laurasia hacia fines del Jurásico, ya que se han encontrado ciertos taxones de mamíferos compartidos entre ambos hemisferios. Por el contrario, los hallazgos de dinosaurios terópodos señalan lo contrario, una poca o casi nula diferenciación entre las faunas de terópodos y saurópodos del hemisferio norte y las del sur (Rauhut, 2005). Dado que el registro de tortugas fósiles continentales para Gondwana durante el Jurásico Medio está restringido a un solo taxón, es difícil poder hacer inferencias paleobiogeográficas significativas. Lo que se puede mencionar es que el

hallazgo realizado en Patagonia sugiere que para dicho período de tiempo en Sudamérica había tortugas con rasgos plesiomórficos, mientras que en otras regiones del globo (por ejemplo en China) había tortugas con rasgos más derivados y más relacionados con los clados de tortugas modernas como testimoniarían los xinjiangchelyidos.

La presencia de tortugas similares en Asia (China, Mongolia y Kirgizistán) y Tailandia sugieren que ambas masas terrestres estuvieron en contacto durante el Jurásico Medio (Buffetaut y Suteethorn, 1998; Tong et al., 2002). Ésto es coincidente con las interpretaciones paleogeográficas de la región realizadas por Metcalfe (Metcalfe, 1998).

5.5. Jurásico Tardío

5.5.1. Distribución de las masas continentales

Durante el Jurásico Medio se comienza a separar África y Sudamérica del resto de Gondwana (India, Australia, Antártida, Madagascar y Nueva Zelanda). Ésto ocurrió durante la primera etapa propuesta por Storey (1995). Durante la segunda etapa, Madagascar e India se comienzan a separar del continente formado por Antártida y Australia, mientras que Sudamérica y África siguen en el proceso de separación. Durante el Jurásico Tardío la separación entre América del Norte y Sudamérica continúa, formando de esta forma un corredor oceánico que conectaba el mar de Tethys y el océano Pacífico (Figura 5.5).

5.5.2. Clima

A partir del Jurásico Medio y hasta el Cretácico Temprano, la Tierra se encontró en un período de Ice House, el cuarto registrado desde que se tiene registro del clima. Durante los períodos de Ice House los polos están cubiertos por mantos de hielo permanentes y la temperatura global ronda entre los 12 y 14 °C (Scotese et al., 1999). Sin embargo, las condiciones climáticas reinantes no fueron tan severas como lo fueron en las anteriores Ice Houses (Scotese et al., 1999). Estos autores reconocen 5 zonas climáticas en Gondwana para dicho período de tiempo: una Zona Polar, una Zona Templada Cálida, una Zona Templada Fría, una Zona Subtropical Seca y una Tropical Húmeda.

5.5.3. Restos de tortugas hallados

5.5.3.1. América:

Los fósiles de tortugas del Jurásico Superior continental de América se encuentran restringidos a la Formación Morrison de América del Norte. Entre las especies se reconoce a *Dinochelys whitei*, *Glyptos plicatulus*, *Dorsetochelys buzzops* y *Uluops uluops* (Brinkman et al., 2000).

5.5.3.2. Europa:

El registro fósil de tortugas del Jurásico Superior de Europa es casi exclusivamente marino, con la excepción de un hallazgo realizado en Polonia. Los fragmentos de caparazón hallados en sedimentitas del Jurásico Superior o Cretácico Inferior de Kryzanowice, en los montes Aswietokrzyskie fueron

reconocidos como un dermatemidido, *Tretosternon* aff. *punctuatum* (Mlynarski, 1976).

5.5.3.3. África:

No se han hallado restos de tortugas en este período de tiempo.

5.5.3.4. Asia:

Los hallazgos reportados para Asia provienen principalmente de China, sin embargo se han hallado tortugas continentales también en Kirgizistán y en Mongolia. En China se reconocen varias localidades en distintas regiones. En la región autónoma de Xinjiang se reconocen varias especies, entre las cuales se encuentran *X. juanggarensis* y *X. latimarginalis* sensu Peng y Brinkman (1993) en la Formación Shishugou y *X. qiguensis* en la Formación Qigu. En la provincia de Sichuan se hallaron varios taxones tales como '*Plesiochelys*' *chungkingensis* (Young y Chow, 1953), '*P.*' *latimarginalis*, *X. radiplicatus* (Young y Chow, 1953) y *Yehguia tatsuensis* (Danilov y Parham, 2006) en la Formación Shaximiao y *Sinaspideretes wimani* (Young y Chow, 1953) en un horizonte desconocido. En las provincias de Shandong (Formación Mengyin) se halló *Sinemys lens*, mientras que en la provincia de Liaoning (Formación Yixian, posiblemente correspondiente al Cretácico Inferior) se reconocen dos especies de *Manchurochelys*, *M. manchoukuoensis* y *M. liaoxinensis* (Sukhanov, 2000). La lista de especies asiáticas se incrementa con los descubrimientos de Kirgizistán (Formación Balabansai), *X. latimarginalis* sensu Kaznyshkin y de Mongolia (formación desconocida) *Undjulemys platensis* (Sukhanov y Narmandakh, 2000 en Sukhanov 2000).

Tanto los xinjiangchelyidos (aquí representados por el género *Xinjiangchelys*, '*Plesiochelys*' y posiblemente *Undjulemys*) como los sinemydos (aquí representados por los géneros *Sinemys* y *Manchurochelys*) son grupos extintos y endémicos de Asia reconocidos como stem Cryptodira o como stem Testudines (Brinkman y Peng, 1993; Gaffney et al., 2007; Joyce, 2007; esta Tesis). Por otro lado, es interesante mencionar que *Yehguia tatsuensis* ha sido reconocida como representante de los trionychia (Danilov y Parham, 2006), siendo la especie más antigua del clado Testudines.

5.5.3.5. Oceanía:

No se han hallado restos de tortugas en este período de tiempo.

5.5.3.6. Antártida:

No se han hallado restos de tortugas en este período de tiempo.

5.5.4. Fauna y flora acompañante

La fauna y flora hallada en la Formación Morrison es una de las mejor documentadas para el Jurásico Tardío (Chure et al., 2006). En ella se han encontrado numerosas plantas tales como licofitas, equisetales, helechos, cycadofitas, ginkgoales, y coníferas, así como también invertebrados (bivalvos, gasterópodos, conchostracos, ostrácodos), peces óseos (actinoptergios y pulmonados), anfibios anuros (e.g. *Enneabatrachus hechti*) y caudados, esfenodontes (e.g. *Opisthias rarus*), coristoderas (e.g. *Cteniogenys antiquus*), lagartos, serpientes, crocodilomorfos (e.g., *Hoplosuchus kayi*; *Amphicotylus lucasii*), dinosaurios terópodos (e.g., *Ceratosaurus nasicornis*, *Allosaurus atrox*),

saurópodos (e.g., *Brachiosaurus altithorax*; *Diplodocus longus*), ornitisquios (*Stegosaurus armatus*), pterosaurios, y mamaliamorfos (e.g. *Aplocodon comoensis*, *Trioracodon bisulcus*, *Docodon victor*), mamíferos multituberculados, simetrodotes y dryolestidos, además de numerosas trazas fósiles de plantas, insectos, vertebrados (Chure et al., 2006).

La fauna hallada en la Formación Shishugou consta de dinosaurios terópodos (e.g. *Sinraptor dongi*; *Guanlong wucaii*), ceratosaurios (e.g. *Yinlong downsi*) y estegosaurios (e.g. *Jiangjunosaurus junggarensis*), cinodontes tritylodotes (e.g. *Bienotheroides ultimus*), mamíferos docodontes (e.g. *Acuodulodon sunae*) y gobiconodontes (e.g. *Klamelia zhaopengi*) (Maisch et al., 2004; Xu et al., 2006b; Xu et al., 2006a). Por otro lado, la fauna de la Formación Qigu está conformada por anfibios temnospóndilos (brachyopoideos indeterminados), lagartos, cocodrilos, dinosaurios terópodos, saurópodos y ornitisquios (Wings et al., 2007) y mamíferos (Pfretzschner et al., 2005). La presencia de peces óseos, pliosaurios, crocodylomorfos, dinosaurios terópodos, saurópodos, ornitópodos, estegosaurios, de cinodontes tritylodotes (*Bienotheroides wansiensis*) y de mamíferos (*Shuotherium dongi*) fue reportada para la parte superior de la Formación Shaximiao. La fauna y flora de la Formación Yixián (China) es una de las más completas y está representada por ginkgofitas, cicadofitas, coníferas, helechos con semilla y angiospermas entre las plantas e invertebrados de agua dulce, insectos, peces, anfibios, dinosaurios, reptiles pequeños, pterosaurios, aves y mamíferos (Barret, 2000) entre los animales. A pesar de la abundante fauna encontrada, la edad de la Formación

Yixián está todavía en discusión, adjudicándole una edad entre Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (Barret, 2000). Entre la fauna encontrada en Shar Teg Beds (Mongolia) cabe citar a peces óseos y cartilagosos, anfibios temnospóndilos (e.g. *Gobiops desertus*), crocodilomorfos, dinosaurios terópodos y saurópodos, cinodontes tritylodontes (*Bienotheroides shartegensis*) y de mamíferos docodontes (*Tegotherium gubini*) (Watabe et al., 2007; Averianov et al., 2008).

5.5.5. Conclusión

La fauna de tortugas del Jurásico Tardío sugiere una vinculación entre América del Norte y Europa, ya que *Glyptops* y *Pleurosternon* formarían un grupo monofilético (Gaffney y Meylan, 1988). El endemismo de tortugas halladas en el Jurásico Medio y Superior 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.

5.6. Conclusiones generales:

Durante el Triásico, Jurásico Temprano y Medio, la Tierra se encontraba en un período de Hot House, caracterizado por temperaturas altas, sin formación de casquetes polares (Frakes et al., 1992). Los restos fósiles de tortugas de esas antigüedades hallados en dicho período de tiempo se

encontraron en regiones que según las consideraciones paleoclimáticas de Scotese et al. (1999) corresponden a condiciones templado cálidas, subtropical seca y tropical húmeda. Lo mismo ocurre durante el Jurásico Tardío, sin embargo las condiciones climáticas globales han cambiado respecto al lapso transcurrido entre el Triásico Tardío y el Jurásico Medio. Durante el Jurásico Tardío y parte del Cretácico Temprano, la temperatura global disminuye unos grados, entrando la Tierra en otra etapa de Ice House, sin embargo no tan fría como las anteriores y la posterior.

Tomando en cuenta este cambio en el clima global, es interesante combinar las diferentes fuentes de evidencia que señalan al Jurásico Tardío como un período clave en la evolución de las tortugas. Las diferentes fuentes de evidencia a considerar son: la filogenia de las tortugas (Capítulo 4), la evolución de ciertos caracteres vinculados con el origen y desarrollo de los procesos trocleares (Capítulos 3 y 4) y el paleoclima (Capítulo 5). Por un lado, la evidencia proveniente del análisis filogenético de esta Tesis y de otros trabajos (Joyce, 2007; Sterli, 2008) sugiere que todas las tortugas por debajo del nodo 95 (Figura 4.1) son tortugas que pertenecen al stem de los grupos modernos y que no poseen ninguna evidencia ósea de la presencia de un proceso troclear, proceso que, como se describió en los capítulos anteriores, tiene estrecha vinculación con la musculatura aductora mandibular. Asimismo, el análisis filogenético de los distintos tipos de datos (moleculares y morfológicos) señala una radiación de las tortugas durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (Capítulo 4). Por otro lado, el mapeo de ciertos caracteres vinculados con el

desarrollo de un cráneo con movimiento relativo entre los huesos reducido, indica que dichos caracteres no estaban presentes en las tortugas por debajo del nodo 95. Estas dos fuentes de evidencia coinciden al señalar al Jurásico Tardío como un momento clave en la evolución de las tortugas. Es interesante notar que ésto es coincidente con el cambio climático ocurrido durante el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano. Este cambio climático debe haber afectado la composición de la flora y la fauna de la época, ejerciendo una presión selectiva diferente a la reinante anteriormente. Como consecuencia del cambio climático, el alimento de las tortugas (ya sea que hayan sido herbívoras, carnívoras u omnívoras) debe haber cambiado y por ende la aparición de los procesos trocleaes podría haber sido una estructura que resultaba provechosa a la hora de procesar el alimento en esos tiempos. Por otro lado, todos estos cambios son coincidentes con la radiación de las tortugas durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano como fue señalado en el capítulo precedente.

CAPITULO 6

CONCLUSIONES



CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES

- Hay tres localidades en el Jurásico continental de Patagonia donde se han hallado restos de tortugas fósiles, todas ellas en la provincia de Chubut: Queso Rallado y Cañadón Bagual (en la Formación Cañadón Asfalto) y Estancia Dionide Mesa (en la Formación Cañadón Calcáreo)
- Los únicos restos de tortugas identificados a nivel específico son los de la localidad Queso Rallado, los cuales fueron asignados a una nueva especie, *Condorchelys antiqua* Sterli 2008. Los demás restos hallados fueron asignados a Testudinata indet. (Localidad El Bagual) y a Chelidae indet. (Estancia Dionide Mesa).
- *Condorchelys antiqua* se caracteriza por poseer una mezcla de caracteres plesiomórficos y apomórficos. Entre los primeros se encuentra la presencia de una vacuidad interpterigoidea, un piso del canalis cavernosus no completamente formado, un piso del cavum cranii espeso en corte transversal, la presencia de un par de tubera basioccipitalis, el proótico no está cubierto ventralmente por el pterigoides, la presencia de procesos basitrabeculares, la presencia de cicatrices para inserciones musculares en el basiesfenoides, la entrada de la arteria cerebral al cráneo está formada por el basiesfenoides, el foramen jugulare intermedium está presente, la ausencia de procesos trocleares (ótico y pterigoideo), los escudos vertebrales son más anchos que los pleurales, el surco entre el escudo vertebral 3 y 4 está ubicado

en la neural 6, el entoplastrón está separando al menos en parte el contacto medial de los epiplastra, el proceso posterior del entoplastrón está muy desarrollado posteriormente y la presencia de un proceso epipúbico osificado y desarrollado anteriormente. Entre los caracteres apomórficos se puede nombrar la presencia de un pterigoides cubriendo ventralmente al menos en forma parcial al canalis cavernosus, al cavum tympani bien desarrollado, a la ausencia de dientes en el pterigoides y a la presencia de una cintura pectoral trirradiada.

- Los estudios filogenéticos realizados, tanto el morfológico como el de evidencia total, sugieren que *Condorchelys antiqua* es un representante del stem de los grupos actuales de tortugas (Testudines sensu Joyce et al., 2004)
- El clado Testudines tendría su representante más antiguo, al menos con la evidencia disponible hasta este momento, en el Jurásico Medio, sin embargo no fue hasta el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano que se observa una radiación de los Testudines
- El origen y desarrollo de los procesos trocleares presentes en el cráneo estaría correlacionado con numerosos cambios ocurridos en el cráneo de las tortugas como lo son: el cerramiento de la vacuidad interpterigoidea, la ausencia de procesos basitrabeculares, la extensión posterior de los pterigoides, la extensión anterior de la pared secundaria del cráneo, entre otros, que ocurrieron entre el origen del grupo y el nodo 95 de la Figura 4.1

- El origen de los procesos trocleares podría estar vinculado con la radiación rápida de las tortugas durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano
- Los fósiles aportan datos importantes a la hora de resolver las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de Cryptodira
- La comparación general entre los resultados obtenidos con los datos morfológicos y con el análisis de evidencia total sugieren que la señal que prevalece en las relaciones filogenéticas de los mayores clados es la que proviene de la morfología, a pesar de ser cuantitativamente menos numerosos
- Los restos fósiles de tortugas hallados entre el Triásico Tardío y el Jurásico Tardío fueron encontradas en regiones, que según las consideraciones paleoclimáticas de Scotese (1999), preponderaron condiciones templado cálidas, subtropical seca y tropical húmeda
- Durante el Jurásico Tardío en la Tierra se produjeron cambios climáticos, provocando una disminución en la temperatura global de unos grados centígrados
- Evidencias aportadas por la anatomía, el análisis filogenético, el paleoclima y la paleogeografía señalan que el Jurásico Tardío- Cretácico Temprano es un momento clave en la evolución de las tortugas vinculado posiblemente a la aparición de los procesos trocleares en el cráneo, procesos íntimamente vinculados con el procesamiento de los alimentos

BIBLIOGRAFÍA:

- Albrecht, P. W. 1967. The cranial arteries and cranial arterial foramina of the turtle genera *Chrysemys*, *Sternotherus*, and *Trionyx*: a comparative study with analysis of possible evolutionary implications. *Tulane Studies in Zoology* 14:81- 99.
- Anderson, C. 1925. Notes on the extinct *Meiolania*, with a record of a new occurrence. *Record of Australian Museum* 14:223-242.
- Anquetin, J. 2007. A new (stem?) turtle from the Middle Jurassic of Skye, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:41A.
- Attridge, J., A. W. Crompton y F. A. Jenkins. 1985. Southern African Liassic prosauropod *Massospondylus* discovered in North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5:128-132.
- Averianov, A. O., T. Martin, S. E. Evans y A. A. Bakirov. 2006. First Jurassic Choristodera from Asia. *Naturwissenschaften* 93:46-50.
- Averianov, A. O., T. Martin, P. P. Skutschas, A. S. Rezvyi y A. A. Bakirov. 2008. Amphibians from the Middle Jurassic Balabansai Svita in the Fergana depression, Kyrgyzstan (Central Asia). *Palaeontology* 51:471-485.
- Báez, A. M. y L. Nicoli. 2008. A new species of *Notobatrachus* (Amphibia, Salientia) from the Middle Jurassic of Northwestern Patagonia. *Journal of Paleontology* 82:403-407.

- Baldoni, A. M. 1981. Tafofloras Jurásicas y Eocretácicas de América del Sur; pp. 359-391 en W. Volkheimer (ed.), Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur, Mendoza.
- Baldoni, A. M. 1990. Tafofloras del Jurásico medio de la Patagonia Extraandina.; pp. 313-353 en W. Volkheimer (ed.), Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur, Mendoza.
- Barret, P. M. 2000. Evolutionary consequences of dating the Yixian Formation. *Tree* 15:99-103.
- Baur, G. 1887. Über den Ursprung der Extremitäten de Ichthyopterygia. *Jahrbuch Mitt. Oberhein Geologie Verein* 20:17-20.
- Baur, G. 1889. The systematic position of *Meiolania*. *Annual Magazine of Natural History* 6:54-62.
- Bergsten, J. 2005. A review of long-branch attraction. *Cladistics* 21:163-193.
- Bocchino, A. 1967. *Luisiella inexcitata* gen. et sp. nov. (Pisces, Clupeiformes, Dussumieridae) del Jurásico superior de la provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 4:91-98.
- Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: A Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205:1377-1379.
- Bonetti, M. I. R. 1964. Flórula mesojurásica de la zona de Taquetrén (Cañadón del Zaino) Chubut. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Paleontología 1:23-43.

- Boonstra, L. D. 1932. Pareiasaurian Studies: Part VII.- On the hind limb of the two little known pareiasaurian genera: *Anthodon* and *Pareiasaurus*.
Annals of the South African Museum 28:429- 503.
- Boonstra, L. D. 1934. Pareiasaurian Studies: Part IX.- The cranial osteology.
Annals of the South African Museum 31:1-38.
- Bordas, A. 1942. Peces del Cretácico del río Chubut (Patagonia). *Physis* 19:313-318.
- Bordy, E. M., P. J. Hancox y B. S. Rubidge. 2004. Fluvial style variations in the Late Triassic–Early Jurassic Elliot formation, main Karoo Basin, South Africa. *Journal of African Earth Sciences* 38:383-400.
- Boulenger, G. A. 1887. On the systematic position of the genus *Miolania*, Owen (*Ceratochelys*, Huxley). *Proceedings of the Zoological Society of London* 1887:554-555.
- Boulenger, G. A. 1902. Amphibia; pp. 381-384, *Encyclopedia Britannica*. Adam and Charles Black, London.
- Brinkman, D. y X.-C. Wu. 1999. The skull of *Ordosemys*, an Early Cretaceous turtle from Inner Mongolia, People's Republic of China, and the interrelationships of Eucryptodira (Chelonia, Cryptodira). *Paludicola* 2:134-147.
- Brinkman, D. B. y J. H. Peng. 1993. New material of *Sinemys* (Testudines, Sinemydidae) from the Early Cretaceous of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2139- 2152.

- Brinkman, D. B., K. Stadtman y D. Smith. 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, F. d. 1985. *Proganochelys ruchae* n.sp., chélonien du Trias Supérieur del Thaïlande. *Studia Geologica Salmaticensia. Studia Palaeocheloniologica* 1:87- 97.
- Broin, F. d. 2000. African chelonians from the Jurassic to the Present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia Africana* 36:43- 82.
- Broin, F. d., R. Ingavat, P. Janvier y N. Sattayarak. 1982. Triassic Turtle Remains from Northeastern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2:41- 46.
- Broom, R. 1924. On the Classification of the Reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 51:39-65.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2 Edición. Sinauer Associates, Sunderland, 691 pp.
- Buffetaut, E. y V. Suteethorn. 1998. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand; pp. 83-90 en R. Hall y J. D. Holloway (eds.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Burbidge, A. A., J. A. W. Kirsch y A. R. Main. 1974. Relationships within the Chelidae (Testudines: Pleurodira) of Australia and New Guinea. *Copeia* 1974:392-409.

- Burke, A. C. 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel Bauplan. *Journal of Morphology* 199:363- 378.
- Cabaleri, N. G. y C. Armella. 1999. Facies lacustres de la Formación Cañadón Asfalto (Caloviano-Oxfordiano), en la quebrada Las Chacritas, Cerro Cóndor, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54:375-388.
- Cabaleri, N. G. y C. Armella. 2005. Influence of a biohermal belt on the lacustrine sedimentation of the Cañadón Asfalto Formation (Upper Jurassic, Chubut province, Southern Argentina). *Geologica Acta* 3:205-214.
- Caccone, A., J. P. Gibbs, V. Ketmaier, E. Suatoni y J. R. Powell. 1999. Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *Proceedings of the National Academy of Science* 96:13223-13228.
- Cao, Y., M. D. Sorenson, Y. Kumazawa, D. P. Mindell y M. Hasegawa. 2000. Phylogenetic position of turtles among amniotes: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Gene* 259:139- 148.
- Carus, K. G. 1834. *Lehrbuch der vergleichenden Zootomie*. 2 Edición, Volumen 1. Ernst Fleischer, Leipzig.
- Case, E. C. 1905. The osteology of the Diadectidae and their relations to the Chelydosauria. *Journal of Geology* 13:126-159.
- Caspers, G.-J., G.-J. Reindeers, J. A. M. Leunissen, J. Wattel y W. W. de Jong. 1996. Protein sequences indicate that turtles branched off from the amniote tree after mammals. *Journal of Molecular Evolution*.

- Cavin, L., V. Suteethorn, E. Buffetaut y H. Tong. 2007. A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:141-177.
- Cebra-Thomas, J., F. Tan, S. Sistla, E. Estes, G. Bender, C. Kim, P. Riccio y S. F. Gilbert. 2005. How the turtle forms its shell: a paracrine hypothesis of carapace formation. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304B:1-12.
- Cope, E. D. 1898. *Syllabus of lectures on the Vertebrata*. University of Pennsylvania, Philadelphia, 135 pp.
- Cortés, J. M. 1990. Estratigrafía de las sucesiones volcano-sedimentarias jurásicas del Chubut central, entre Paso de Indios y El Sombrero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 45:69-84.
- Cortés, J. M. y A. M. Baldoni. 1984. Plantas fósiles jurásicas al sur del Río Chubut medio. IX Congreso Geológico Argentino Actas IV:432-443.
- Cortiñas, J. S. 1996. La cuenca sedimentaria de Somuncurá-Cañadón Asfalto: sus límites, ciclos evolutivos del relleno sedimentario y posibilidades exploratorias. Actas XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos 1:147-163.
- Cox, C. B. 1969. The problematic Permian reptile *Eunotosaurus*. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 18:167-198.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

- Chatterjee, S. y C. R. Scotese. 1999. The breakup of Gondwana and the evolution and biogeography of the Indian plate. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 65A:397-425.
- Chure, D. J., R. Litwin, S. T. Hasiotis, E. Evanoff y K. Carpenter. 2006. The fauna and flora of the Morrison Formation: 2006; pp. en J. R. Foster y S. Lucas (eds.), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.
- Danilov, I. G. y J. F. Parham. 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.
- Danilov, I. G. y J. F. Parham. 2007. The type series of '*Sinemys*' *wuerhoensis*, a problematic turtle from the Lower Cretaceous of China, includes at least three taxa. *Palaeontology* 50:431-444.
- Danilov, I. G. y J. F. Parham. 2008. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:306-318.
- Datta, P. M., P. Manna, S. C. Ghosh y D. P. Das. 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* 43:99-109.
- de la Fuente, M. S. 2007. Testudines; pp. 5-86 en Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington Indiana.

- de la Fuente, M. S. y M. Iturralde- Vinent. 2001. A new Pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology* 75:860- 869.
- de la Fuente, M. S., J. Calvo y B. J. González Riga. 2007a. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana* 44:485-492.
- de la Fuente, M. S., J. Sterli y P. Puerta. 2007b. Las tortugas de la Formación Cerro Barcino (¿Aptiano-Albiano?), provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 44:13R.
- deBeer, G. R. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford University Press, Oxfordshire.
- deBraga, M. y O. Rieppel. 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129:281-354.
- Dong, Y. 1985. A Middle Jurassic labyrinthodont (*Sinobrachyops placenticephalus* gen. et sp. nov.) from Dashampu, Zigong, Sichuan Province. *Vertebrata PalAsiatica* 23:301-306.
- Dong, Y. y Z. Tang. 1985. A new Mid-Jurassic theropod (*Gasosaurus constructus* gen. et sp. nov.) from Dashampu, Zigong, Sichuan Province, China. *Vertebrata PalAsiatica* 23:77-83.
- Dryden, L. S. 1988. Paraphyly of the Cryptodira and phylogenetic systematics of turtles. Master Thesis tesis/disertación, University of Kansas, Kansas.

- Eernisse, D. J. y A. G. Kluge. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution* 10:1170- 1195.
- Engstrom, T. N., H. B. Shaffer y W. P. McCord. 2004. Multiple data sets, high homoplasy, and the phylogeny of softshell turtles (Testudines: Trionychidae). *Systematic Biology* 53:693-710.
- Escapa, I. H., J. Sterli, D. Pol y L. Nicoli. en prensa. Jurassic tetrapods and flora of Cañadón Asfalto Formation in Cerro Cóndor area, Chubut province, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*.
- Evans, J. y T. S. Kemp. 1976. A new turtle skull from the Purbeckian of England and a note on the early dichotomies of Cryptodire turtles. *Palaeontology* 19:317- 324.
- Evans, S. E. y A. R. Milner. 1993. Middle Jurassic microvertebrate assemblages from the British Isles; pp. 303-321 en N. C. Fraser y H.-D. Sues (eds.), *In the shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, New York.
- Evans, S. E. y M. Waldman. 1996. Small reptiles and amphibians from the Middle Jurassic of Skye, Scotland; pp. 219-226 en M. Morales (ed.), *The Continental Jurassic*. Museum of Northern Arizona Bulletin 60, Arizona.
- Evans, S. E., G. V. R. Prasad y B. K. Manhas. 2002. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:299-213.

- Evans, S. E., P. M. Barret, J. Hilton, R. J. Butler, M. E. H. Jones, M.-M. Liang, J. C. Parish, E. J. Rayfield, D. Sigogneau-Russell y C. J. Underwood. 2006: The Middle Jurassic Vertebrate assemblage of Skye, Scotland. *Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, 2006.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis; pp. 7-36 en N. I. Platnick y V. A. Funk (eds.), *Advances in Cladistics*. Columbia University Press, New York.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Systematic Zoology* 22:240-249.
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27:401-410.
- Fernández, M. S. y M. S. de la Fuente. 1988. Nueva tortuga (Cryptodira: Thalassemydidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 25:129- 138.
- Feruglio, E. 1949. Descripción Geológica de la Patagonia I. Dirección General YPF.
- Figari, E. G. y S. F. Courtade. 1993. Evolución tecto-sedimentaria de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *Actas XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 1:66-77.
- Figari, E. G., S. F. Courtade y L. A. Constantini. 1996. Stratigraphy and tectonics of Cañadón Asfalto Basin, lows of Gastre and Gan Gan, North of Chubut Province, Argentina. *GeoResearch Forum* 1-2.

- Fraas, E. 1913. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg. 69:13-30.
- Frakes, L. A., J. E. Francis y J. I. Syktus. 1992. Climate modes of the Phanerozoic. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franchi, M. R., J. L. Panza y R. E. de Barrio. 1989. Depósitos Triásicos y Jurásicos de la Patagonia extraandina; pp. 347-378 en L. Spalletti y G. Chebli (eds.), Cuencas Sedimentarias Argentinas. Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán., S. M. de Tucumán.
- Frenguelli, J. 1949. Los estratos con "*Estheria*" en el Chubut. Revista de la Asociación Geológica Argentina 4:11-24.
- Fujita, M. K., T. N. Engstrom, D. E. Starkey y H. B. Shaffer. 2004. Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. Molecular Phylogenetics and Evolution 31:1031- 1040.
- Gaffney, E. S. 1972. The systematics of the North America family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). Bulletin of the American Museum of Natural History 147:243-319.
- Gaffney, E. S. 1975a. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. Bulletin of the American Museum of Natural History 155:389-436.
- Gaffney, E. S. 1975b. A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. American Museum Novitates:1- 19.

- Gaffney, E. S. 1975c. *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. *American Museum Novitates*:1- 25.
- Gaffney, E. S. 1977. The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates* 2620:1-28.
- Gaffney, E. S. 1979a. Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164:69-376.
- Gaffney, E. S. 1979b. The Jurassic turtles from North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162:93- 135.
- Gaffney, E. S. 1983. The cranial morphology of the extinct horned turtle *Meiolania platyceps*, from the Pleistocene of Lord Howe Island, Australia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 175:361-480.
- Gaffney, E. S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194:1-263.
- Gaffney, E. S. 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 229:1- 166.
- Gaffney, E. S. y P. A. Meylan. 1988. A phylogeny of turtles; pp. 157- 219 en M. J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford.
- Gaffney, E. S. y X. Ye. 1992. *Dracochelys*, a new cryptodiran turtle from the Early Cretaceous of China. *American Museum Novitates*:1-13.

- Gaffney, E. S. y P. A. Meylan. 1992. The Transylvanian turtle: *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous age. *American Museum Novitates*:1-37.
- Gaffney, E. S. y J. W. Kitching. 1994. The most ancient African turtle. *Nature* 369:55- 58.
- Gaffney, E. S. y J. W. Kitching. 1995. The Morphology and Relationships of *Australochelys*, an Early Jurassic Turtle from South Africa. *American Museum Novitates* 3130:1- 29.
- Gaffney, E. S., P. A. Meylan y A. R. Wyss. 1991. A computer analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics* 7:313- 335.
- Gaffney, E. S., H. Tong y P. A. Meylan. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300:1-698.
- Gaffney, E. S., J. H. Hutchison, F. A. Jenkins y L. J. Meeker. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* 237:289-291.
- Gaffney, E. S., T. H. Rich, P. Vickers- Rich, A. Constantine, R. Vacca y L. Kool. 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of Meiolaniidae. *American Museum Novitates* 3599:1-35.
- Gao, Y. 1993. A new species of *Szechuanosaurus* from the Middle Jurassic of Dashampu, Zigong, Sichuan. *Vertebrata PalAsiatica* 31:308-314.

- Gardiner, B. G. 1993. Haematothermia: warm-blooded amniotes. *Cladistics* 9:369-395.
- Gasparini, Z., L. Spalletti y M. S. de la Fuente. 1997. Tithonian marine reptiles of the Western Neuquén Basin, Argentina. *Facies y palaeoenvironments. Geobios* 30:701- 712.
- Gauthier, J., A. G. Kluge y T. Rowe. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4:105- 209.
- Georges, A., J. Birrell, K. M. Saint, W. McCord y S. C. Donnellan. 1998. A phylogeny of side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:213- 246.
- Geuna, S. E., H. Vizán y R. Somoza. 1993. Paleomagnetismo de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico superior) en el curso medio del Río Chubut: implicancias tectónicas. XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Explotación de Hidrocarburos Actas III:429-435.
- Gillham, C. 1994. A fossil turtle (Reptilia: Chelonia) from the Middle Jurassic of Oxfordshire, England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1994:581-596.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. Nixon. 2008. A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. J. Ramírez y C. A. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19:324-332.

- Goodrich, E. S. 1930. Studies on the structure and development of Vertebrates. Macmillan, London, 837 pp.
- Gorr, T., B. K. Mable y T. Kleinschmidt. 1998. Phylogenetic analysis of reptilian hemoglobins: trees, rates, and divergences. *Journal of Molecular Evolution* 47:471- 485.
- Gregory, W. K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 86:281-326.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Ser.* 41:41:95-98.
- Hay, J. M. 1908. The fossil turtles of North America, Volúmen 75. Carnegie Institution Washington Publisher, 568 pp.
- Hedges, S. B. y L. L. Poling. 1999. A molecular phylogeny of Reptiles. *Science* 283:998- 1001.
- Hedges, S. B., K. D. Moberg y L. R. Maxson. 1990. Tetrapod phylogeny inferred from 18S and 28S ribosomal RNA sequences and a review of the evidence for amniote relationships. *Molecular Biology and Evolution* 7:607- 633.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética, Manuales. Editorial Universitaria Buenos Aires, Buenos Aires, 353 pp.
- Hill, R. V. 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.

- Hirayama, R., D. B. Brinkman y I. G. Danilov. 2000. Distribution and biogeography of non- marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* 7:181- 198.
- Holder, M. y P. O. Lewis. 2003. Phylogeny estimation: Traditional and Bayesian approaches. *Nature Reviews* 4:275-284.
- Holman, J. A. 1969. Predation and the Origin of Tetrapods. *Science* 164:588.
- Homocv, J. F., E. G. Figari y S. F. Courtade. 1991. Geología de la Cuenca de Cañadón Asfalto. Provincia del Chubut. YPF S. A. Inédito.
- Huelsenbeck, J. P. y K. A. Crandall. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:437-466.
- Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Huxley, T. H. 1887. Preliminary note on the fossil remains of a chelonian reptile, *Ceratochelys sthenurus*, from Lord Howe's Island, Australia. *Proceedings of the Royal Society of London* 42:232-238.
- Iwabe, N., Y. Hara, Y. Kumazawa, K. Shibamoto, Y. Saito, T. Miyata y K. Katoh. 2005. Sister group relationship of turtles to the bird-crocodilian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution* 22:810-813.
- Jaekel, O. 1902. Ueber *Placochelys* n.g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. *Neues Jahrbuch 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.
- Jamniczky, H. A. 2008. Turtle carotid circulation: a character analysis case study. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:239–256.
- Jamniczky, H. A. y A. P. Russell. 2007. Reappraisal of patterns of nonmarine cryptodiran turtle carotid circulation: Evidence from osteological correlates and soft tissues. *Journal of Morphology* 268:571–587.
- Jenkins, F. A., N. H. Shubin, W. W. Amaral, S. M. Gatesy, C. R. Schaff, L. B. Clemmensen, W. R. Downs, A. R. Davidson, N. Bonde y F. Osbaeck. 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Gronland, Geoscience* 32:1- 25.
- Jenkins, F. A. J., A. W. Crompton y W. R. Downs. 1983. Mesozoic mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution. *Science* 222:1233-1235.
- Jenkins, P. A. y D. M. Walsh. 1993. An Early Jurassic caecilian with limbs. *Nature* 365:246-250.
- Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Yale Peabody Museum* 48:3–102.
- Joyce, W. G. y J. A. Gauthier. 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:1- 5.

- Joyce, W. G. y H.-V. Karl. 2006. The world's oldest fossil turtle: fact versus fiction; pp. 104-111 en I. G. Danilov y J. F. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research*, Russian Journal of Herpetology.
- Joyce, W. G. y J. Sterli. en preparación. The postcranial anatomy of the Early Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*: addressing polymorphism in a correlated system. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Joyce, W. G., J. F. Parham y J. A. Gauthier. 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, W. G., F. A. Jenkins y T. Rowe. 2006. The presence of cleithra in the basal turtle *Kayentachelys aprix*; pp. 93-103 en I. G. Danilov y J. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research*, Russian Journal of Herpetology.
- Joyce, W. G., S. G. Lucas, T. M. Scheyer, A. B. Heckert y A. P. Hunt. 2008. A thin-shelled resptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:507-513.
- Karl, H.-V. 2005. The homoly of supramarginals in turtles (Reptilia: Chelonii). *Studia Geologica Salmaticensia* 41:63-75.
- Karl, H.-V. y G. Tichy. 2000. *Murrhardtia staeschei* n.gen. n.sp. -eine neue Schildkröte aus der Oberen Trias von Süddeutschland. *Joannea Geologie und Paläontologie* 2:57-72.

- Kaznyshkin, M. N., L. A. Nalbandyan y L. A. Nesson. 1990. Middle and Late Jurassic turtles from Fergana (Kirghiz SSR). *Yezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva* 33:185- 204.
- Kermack, D. M. 1982. A new tritylodontid from the Kayenta Formation of Arizona. *Zoological Journal of the Linnean Society* 76:1-17.
- King, F. W. y R. L. Burke. Crocodylian, tuatara, and turtle species of the World: an online taxonomic and geographic reference [Online]. Association of Systematics Collections, Washington D.C.
- Kishino, H. y M. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in hominoidea *Journal of Molecular Evolution* 29:170-179.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2 Edición, Systematics Association publications. Oxford University Press, New York.
- Kitching, J. W. y M. A. Raath. 1984. Fossils from the Elliot and Clarens Formations (Karoo Sequence) of the northeastern Cape, Orange Free State and Lesotho, and a suggested biozonation based on tetrapods. *Palaeontologia Africana* 25:111-125.
- Klein, I. T. 1760. *Klassifikation und kurze Heschichte der Vierfüssigen Thiere*. Jonas Schmidt, Lübeck, 381 pp.

- Knoll, F. 2005. The tetrapod fauna of the Upper Elliot and Clarens formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho). *Bulletin Société Géologique de France* 176:81-91.
- Krenz, J. G., G. J. P. Naylor, H. B. Shaffer y F. J. Janzen. 2005. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:178-191.
- Kumar, S. y B. S. Hedges. 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 392:917-920.
- Kumazawa, Y. y M. Nishida. 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.
- Kuraku, S., R. Usuda y S. Kuratani. 2005. Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution. *Evolution and Development* 7:3-17.
- Lanyon, S. M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34:397-403.
- Lapparent de Broin, F. d. y M. S. de la Fuente. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris* 333:463-470.
- Lapparent de Broin, F. d., M. S. de la Fuente y M. S. Fernández. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new

- examination on the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paléobiologie* 26.
- Laurin, M. y R. R. Reisz. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:165-223.
- Lee, M. S. Y. 1993. The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science* 261:1716-1720.
- Lee, M. S. Y. 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of "Parareptiles". *Biological Review* 70:459-547.
- Lee, M. S. Y. 1996. Correlated progression and the origin of turtles. *Nature* 379:812-815.
- Lee, M. S. Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120:197-280.
- Lee, M. S. Y. 2001. Molecules, morphology, and the monophyly of diapsid reptiles. *Contributions to Zoology* 70:1-22.
- López-Arbarello, A. 2004. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar); pp. 597-624 en G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic fishes 3- Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Loredo, G. A., A. Brukman, M. P. Harris, D. Kagle, E. E. Leclair, R. Gutman, E. Denney, E. Henkelmen, B. P. Murray, J. F. Fallon, R. S. Tuan y S. F. Gilbert. 2001. Development of an evolutionarily novel structure: fibroblast growth factor expression in the carapacial ridge of turtle embryos. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 291:274-281.

- Lovtrup, S. 1977. The phylogeny of Vertebrata. John Wiley & Sons, London, New York, Sydney, Toronto.
- Maisch, M. W., A. T. Matzke y G. Sun. 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Xinjiang, NW China). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:649-656.
- Maisch, M. W., A. T. Matzke, H.-U. Pfretzschner, J. Ye y A. G. Sun. 2001. The fossil vertebrate fauna of the Toutunhe and Qigu Formations of the Southern Junggar Basin and their biostratigraphical and paleoecological implications. *Proceedings of the Sino-Germany symposium on prehistory life & geology of Junggar Basin, Xinjiang, Urumqi* 2001:83-94.
- Maisch, M. W., A. T. Matzke, H.-U. Pfretzschner, G. Sun, H. Stöhr y F. Grossman. 2003. Fossil vertebrates from the Middle and Upper Jurassic of the Southern Junggar Basin (NW China)- results of the Sino-German Expeditions 1999-2000. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2003:297-313.
- Mannen, H. y S. S. L. Li. 1999. Molecular evidence for a clade of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13:144-148.
- Mannen, H., S. C.-M. Tsoi, J. S. Krushkal, W.-H. Li y S. S.-L. Li. 1997. The cDNA cloning and molecular evolution of reptile and pigeon lactate dehydrogenase isozymes. *Molecular Biology and Evolution* 14:1081-1087.
- Matzke, A. T., M. W. Maisch, G. Sun, H.-U. Pfretzschner y H. Stöhr. 2004. A new xinjiangchelyd turtle (Testudines, Eucryptodira) from the Jurassic

- Qigu Formation of the Southern Junggar Basin, Xinjiang, North-West China. *Palaeontology* 47:1267–1299.
- Matzke, A. T., M. W. Maisch, G. Sun, H.-U. Pfretzschner y H. Stöhr. 2005. A new Middle Jurassic Xinjiangchelyid turtle (Testudines; Eucryptodira) from China (Xinjiang, Junggar Basin). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:63- 70.
- McDowell, S. B. J. 1961. On the major arterial canals in the ear- region of testudinoid turtles and the classification of the Testudinoidea. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 125:23- 39.
- Metcalf, I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography; pp. 24-41 en R. Hall y J. D. Holloway (eds.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Milner, A. R. 2003. *Longiscitula houghae* DeMar, 1966 (Amphibia: Temnospondyli), a junior synonym of *Dissorophus multicolor* Cope 1895.
- Miyamoto, M. M. y W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44:64-67.
- Mlynarski, M. 1976. Testudines; pp. 130 en P. D. O. Kuhn (ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart- New York.
- Modesto, S. y J. Anderson. 2004. The phylogenetic definition of Reptilia. *Systematic Biology* 53:815-821.

- 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; pp. 379-408 en G. Arratia, M. V. H. Wilson y R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Musacchio, E. A. 1995. Estratigrafía y micropaleontología del Jurásico y Cretácico en la comarca del Valle medio del río Chubut, Argentina. *Actas 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew*:179-187.
- Musacchio, E. A., C. Beros y I. Pujana. 1990. Microfósiles continentales del Jurásico y el Cretácico en Chubut y su contribución a la bioestratigrafía de la cuenca del Golfo de San Jorge, Argentina; pp. 355-383, *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Mendoza.
- Near, T. J., P. A. Meylan y H. B. Shaffer. 2005. Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: an example using turtles. *The American Naturalist* 165:137-146.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9:413- 426.
- Nulló, F. y C. Proserpio. 1975. La Formación Taquetrén en Cañadón del Zaino (Chubut) y sus relaciones estratigráficas en el ámbito de la Patagonia, de acuerdo a la flora, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30:133-150.

- Nylander, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala.
- Ohya, Y. K., S. Kuraku y S. Kuratani. 2005. *Hox* code in embryos of Chinese soft-shelled turtle *Pelodiscus sinensis* correlates with the evolutionary innovation in the turtle. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304B:107-118.
- Olson, E. C. 1965. Relationships of *Seymouria*, *Diadectes*, and *Chelonia*. *Amer. Zool.* 5:295-307.
- Owen, R. 1881. Description of some remains of the gigantic land-lizard (*Megalania prisca*, Owen) from Australia. Part II. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 171:1037-1050.
- Owen, R. 1886. Description of fossil remains of two species of Megalanian genus (*Meiolania*, Ow.) from Howe's Island. *Proceedings of the Royal Society of London* 40:3-15.
- Padian, K. 1984. Pterosaur remains from the Kayenta Formation (?Early Jurassic) of Arizona. *Palaeontology* 27:407-413.
- Padian, K. 1989. Presence of the dinosaur *Scelidosaurus* indicates Jurassic age for the Kayenta Formation /Glen Canyon Group, northern Arizona). *Geology* 17:438-441.
- Parham, J. F. y J. H. Hutchison. 2003. A new eucryptodiran turtle from the Late Cretaceous of North America (Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:783-798.

- Parrington, F. R. 1962. Les relations des cotylosaurs diadectomorpes. *Problemès Actueles de Paléontologie (Evolution des Vertebres)* 104:175-185.
- Parrish, J. T. 1993. Climate on the supercontinent Pangea. *Journal of Geology* 101:215-233.
- Pehrson, T. 1945. Some problems concerning the development of the skull of turtles. *Acta Zoologica* 26:157-184.
- Peng, G. 1992. Jurassic ornithopod *Agilisaurus louderbacki* (Ornithopoda: Frabrosauridae) from Zigong, Sichuan, China. *Vertebrata PalAsiatica* 30:39-53.
- Peng, J. H. y D. B. Brinkman. 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2013-2026.
- Pfretzschner, H.-U., T. Martin, M. W. Maisch, A. T. Matzke y G. Sun. 2005. A new docodont mammal from the Late Jurassic of the Junggar Basin in Northwest China. *Acta Palaeontologica Polonica* 50:799-808.
- Piatnitsky, A. 1936. Estudio geológico de la región del río Chubut y del río Genoa. *Boletín informativo Petrología* 12:83-118.
- Pol, D. 2004. Empirical problems of the Hierarchical Likelihood Ratio Test for model selection. *Systematic Biology* 53:949-962.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818.

- Posada, D. y K. A. Crandall. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotid substitution. *Systematic Biology* 50:580-601.
- Prasad, G. V. R. y B. K. Manhas. 1997. A new symmetrodont mammal from the Lower Jurassic Kota Formation, Pranhita-Godavari Valley, India. *Geobios* 30:563-572.
- Prasad, G. V. R. y B. K. Manhas. 2002. Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India. *Geodiversitas* 24:445-464.
- Prasad, G. V. R. y B. K. Manhas. 2007. A new docodont mammal from the Jurassic Lota Formation of India. *Palaeontologia Electronica* 10:1-11.
- Prasad, G. V. R., B. K. Manhas y G. Arratia. 2004. Elasmobranch and actinopterygian remains from the Jurassic and Cretaceous of India; pp. en G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3- Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Friedrich Pfeil, Munich.
- Proserpio, C. 1987. Descripción geológica de la Hoja 44e, Valle General Racedo, provincia del Chubut. Dirección General de Minería y Geología 201.
- Rauhut, O. W. M. 2003. A dentary of *Patagosaurus* (Sauropoda) from the Middle Jurassic of Patagonia. *Ameghiniana* 40:425-432.
- Rauhut, O. W. M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48:87-110.
- Rauhut, O. W. M. 2006. A brachiosaurid sauropod from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chubut, Argentina. *Fossil Record* 9:226-237.

- Rauhut, O. W. M., T. Martin, E. Ortiz-Jaureguizar y P. Puerta. 2002. A Jurassic mammal from South America. *Nature* 416:165-168.
- Rauhut, O. W. M., K. Remes, R. Fechner, G. Cladera y P. Puerta. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435:670-672.
- Reisz, R. R. y M. Laurin. 1991. *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature* 349:324-326.
- Reisz, R. R. y D. Scott. 2002. *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:244-256.
- Rest, J. S., J. C. Ast, C. C. Austin, P. J. Waddell, E. A. Tibbetts, J. M. Hay y D. P. Mindell. 2003. Molecular systematics of primary reptilian lineages and the tuatara mitochondrial genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:289-297.
- Rich, T. H., P. Vickers-Rich, O. Giménez, R. Cúneo, P. Puerta y R. Vacca. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs* 15:61-84.
- Rieppel, O. 1980. The skull of the Upper Jurassic cryptodire turtle, *Thalassemys*, with a reconsideration of the chalonian braincase. *Palaeontographica Abteilung A* 171:105-140.
- Rieppel, O. 1993. Patterns of diversity in the reptilian skull; pp. 344-390 en J. Hanken y B. K. Hall (eds.), *The Skull*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- Rieppel, O. 1994. Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the relationships of stem-group Sauropterygia. *Fieldiana (Geology) New Series* 28:1- 85.
- Rieppel, O. 1999. Turtle origins. *Science* 283:945-946.
- Rieppel, O. 2000. Turtles as diapsid reptiles. *Zoologica scripta* 29:119-212.
- Rieppel, O. y M. deBraga. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature* 384:453-455.
- Rieppel, O. y R. R. Reisz. 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:1-22.
- Romer, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. 3 Edición. Chicago University Press, Chicago, 468 pp.
- Ronquist, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19:475-481.
- Ronquist, F. y J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Rougier, G. W., M. S. de la Fuente y A. B. Arcucci. 1995. Late Triassic Turtles from South America. *Science* 268:855-858.
- Rougier, G. W., A. G. Martinelli, A. M. Forasiepi y M. J. Novacek. 2007a. New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina: a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships. *American Museum Novitates* 2007:1-54.
- Rougier, G. W., A. Garrido, L. Gaetano, P. F. Puerta, C. Corbitt y M. J. Novacek. 2007b. First Jurassic triconodont from South America. *American Museum Novitates* 3580:1-17.

- Rowe, T. y J. A. Gauthier. 1990. Ceratosauria; pp. 151-168 en D. B. Weishample, P. Dodson y H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley.
- Saita, A., M. Comazzi y E. Perrotta. 1987. Electron microscope study od spermiogenesis in *Caiman crocodylus* L. *Bolletino di Zoologia* 4:307-318.
- Salani, F. M. 2007. Aporte a la edad de la Formación Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 44:65R-66R.
- Savage, R. J. G. 1984: Mid Jurassic mammals from Scotland. Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short papers, Tübingen, 1984.
- Scotese, C. R., A. J. Boucot y W. S. Mackerrow. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences* 28:99-114.
- Schumacher, G.-H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians; pp. 101-199 en C. Gans y T. Parsons (eds.), *Biology of Reptilia*. Academic Press, London and New York.
- Seddon, J. M., A. Georges, P. R. Baverstock y W. McCord. 1997. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7:55-61.
- Shaffer, H. B., P. A. Meylan y M. L. McKnight. 1997. Test of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Zoology* 46:235-268.

- Shavit, L., D. Penny, M. D. Hendy y B. R. Holland. 2007. The problem of rooting rapid radiations. *Molecular Biology and Evolution* 24:2400-2411.
- Sheil, C. A. 2003. Osteology and skeletal development of *Apalone spinifera* (Reptilia: Testudines: Trionychidae). *Journal of Morphology* 256:42-78.
- Sheil, C. A. 2005. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). *Journal of Morphology* 263:71-106.
- Sheil, C. A. y E. Greenbaum. 2005. Reconsideration of skeletal development of *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudinata: Chelydridae): evidence for intraspecific variation. *Journal of Zoology* 265:235-267.
- Shishkin, M. A. 1968. On the cranial arterial system of the Labyrinthodonts. *Acta Zoologica* 49:1-22.
- Shubin, N. H. y F. A. J. Jenkins. 1995. An Early Jurassic jumping frog. *Nature* 377:49-52.
- Silva Nieto, D. G., N. G. Cabaleri y F. Salani. 2003. Estratigrafía de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico superior), provincia de Chubut, Argentina. . *Ameghiniana* 40:46R.
- Silva Nieto, D. G., N. G. Cabaleri, F. Salani, E. González Díaz y A. Coluccia. 2002. Hoja Geológica 4369-27 Cerro Cóndor. Provincia del Chubut., Volúmen Boletín 328. Instituto de Geología y Recursos Naturales, Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, 68 pp.
- Silva Nieto, D. G., N. G. Cabaleri, C. Armella, W. Volkheimer y O. Gallego. 2007. Hipótesis sobre la evolución tecto-sedimentaria de los depocentros

- de la Cuenca de Cañadón Asfalto (Jurásico-Cretácico), provincia del Chubut. *Ameghiniana* 44:67R.
- Spalletti, L., A. E. Artabe, E. M. Morel y M. Brea. 1999. Biozonación paleoflorística y cronoestratigráfica del Triásico argentino. *Ameghiniana* 36:419-451.
- Spinks, P. Q., H. Bradley Shaffer, J. B. Iverson y W. P. McCord. 2004. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:164-182.
- 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. y W. G. Joyce. 2007. The cranial anatomy of the lower Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*. *Acta Palaeontologica Polonica* 52:675-694.
- Sterli, J., M. S. de la Fuente y G. W. Rougier. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A* 281:1-61.
- Stipanovic, P. N. y M. I. R. Bonetti. 1970. Posiciones estratigráficas y edades de las principales floras jurásicas argentinas. I Floras liásicas. *Ameghiniana* 7:57-78.
- Stipanovic, P. N., F. Rodrigo, O. L. Bauliés y C. G. Martínez. 1968. Las Formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23:67-98.

- Storey, B. C. 1995. The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. *Nature* 377:301-308.
- Sues, H.-D. 1985. First record of the tritylodontid *Oligokyphus* (Synapsida) from the Lower Jurassic of Western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5:328-335.
- Sukhanov, V. B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia; pp. 309–367 en M. J. Benton, M. A. Shishikin, D. M. Unwin y E. N. Kurochkin (eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sukhanov, V. B. 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia; pp. 104–111 en I. G. Danilov y J. F. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research*. Russian Journal of Herpetology.
- Sukhanov, V. B. y P. Narmadach. 1974. A new Early Cretaceous turtle of the Northern Gobi. 192-220.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tasch, P. y W. Volkheimer. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia, *Paleontological Contributions*, Volúmen 50. University of Kansas, 23 pp.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence

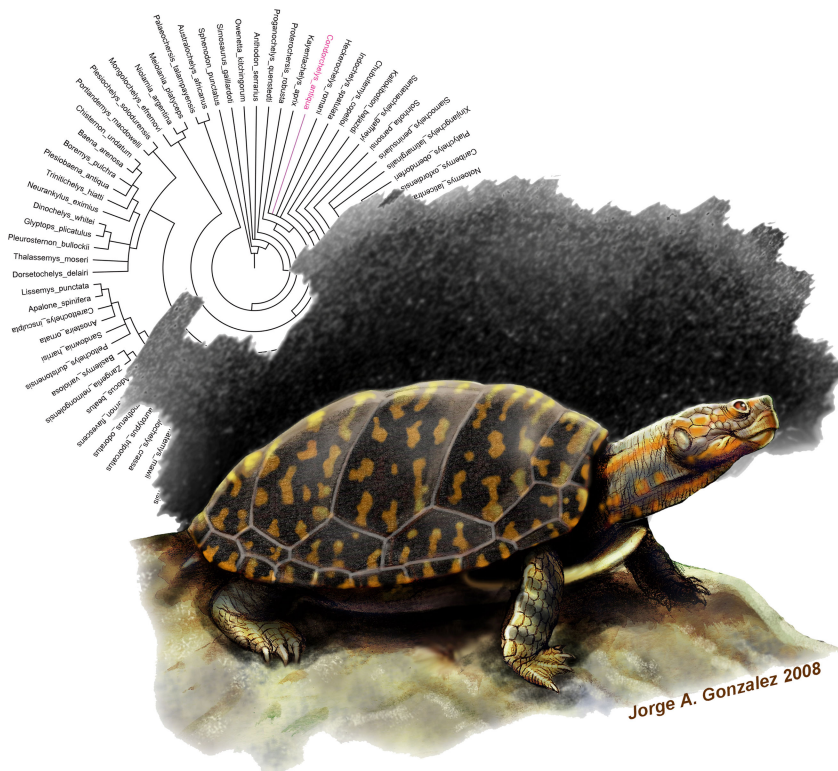
- alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25:4876-4882.
- Tong, H., E. Buffetaut y V. Suteethorn. 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* 139:687-697.
- Tong, H., S.-A. Ji y Q. Ji. 2004. *Ordosemys* (Testudines: Cryptodira) from the Yixian Formation of Liaoning Province, Northeastern China: New Specimens and Systematic Revision. *American Museum Novitates* 3438:1-20.
- Tykoski, R. S., T. Rowe, R. A. Ketcham y M. W. Colbert. 2002. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:593-611.
- Volkheimer, W. 1971. Algunos adelantos en la microbioestratigrafía del Jurásico en la Argentina y comparación con otras regiones del hemisferio austral. *Ameghiniana* 8:341-355.
- Volkheimer, W. 1972. Estudio palinológico de un carbón caloviano de Neuquén y consideraciones sobre los paleoclimas Jurásicos de la Argentina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 6:101-157.
- Volkheimer, W., M. Quattrocchio, N. G. Cabaleri y V. García. 2008. Palynology and paleoenvironment of the Jurassic lacustrine Cañadón Asfalto Formation at Cañadón Lahuincó locality, Chubut Province, Central Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 40:77-96.
- Watabe, M., T. Tsubamoto y K. Tsogtbaatar. 2007. A new tritylodontid synapsid from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 52:263-274.

- Watson, D. M. S. 1914. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. Proceedings of the Zoological Society of London:1011-1020.
- Wild, R. 1972. Die Wirbeltierfaunen der fränkischen und südalpinen Mitteltrias. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft 123:229-234.
- Wilkinson, M., J. O. McInerney, R. P. Hirt, P. G. Foster y T. M. Embley. 2008. Of clades and clans: terms for phylogenetic relationships in unrooted trees. Trends in Ecology & Evolution 22:114-115.
- Williston, S. W. 1904. The temporal arches of the Reptilia. Biological Bulletin 7:175-192.
- Wings, O., H.-U. Pfretzschner y M. W. Maisch. 2007. The first evidence of stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Jurassic of Xinjiang/China. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 243/1:113-118.
- Xu, X., C. A. Forster, J. M. Clark y J. Mo. 2006a. A basal ceratopsian with transitional features from the Late Jurassic of northwestern China. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273:2135-2140.
- Xu, X., J. M. Clark, C. A. Forster, M. A. Norell, G. M. Erickson, D. A. Eberth, C. Jia y Q. Zhao. 2006b. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. Nature 439:715-718.
- Yadagiri, P. 2001. The osteology of *Kotasaurus yamanpalliensis*, a sauropod dinosaur from the Early Jurassic Kota Formation of India. Journal of Vertebrate Paleontology 21:242-252.

- Ye, H. y X. Pi. 1997. A new genus of Chengyunchelyidae from Daschanpu, Zigong, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 35:182-188.
- Ye, X. 1963. Fossil turtles of China. *Palaeontologica Sinica*:81- 112.
- Ye, X. 1988. The early records of fossil turtles from China. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31:451- 456.
- Young, C. C. y M. Chow. 1953. New fossil resptiles from Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica* 2:216-244.
- Zardoya, R. y A. Meyer. 1998. Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. *Proceedings of the National Academy of Science* 95:14226-14231.



‘Sistemática y paleobiogeografía de las tortugas continentales del Jurásico de Patagonia’



Lic. Juliana Sterli

Director: Dr. Marcelo S. de la Fuente

Co-director: Dra. Zulma Brandoni de Gasparini

Trabajo de Tesis para optar por el título
de Doctor en Ciencias Naturales

Tomo II

-2009-

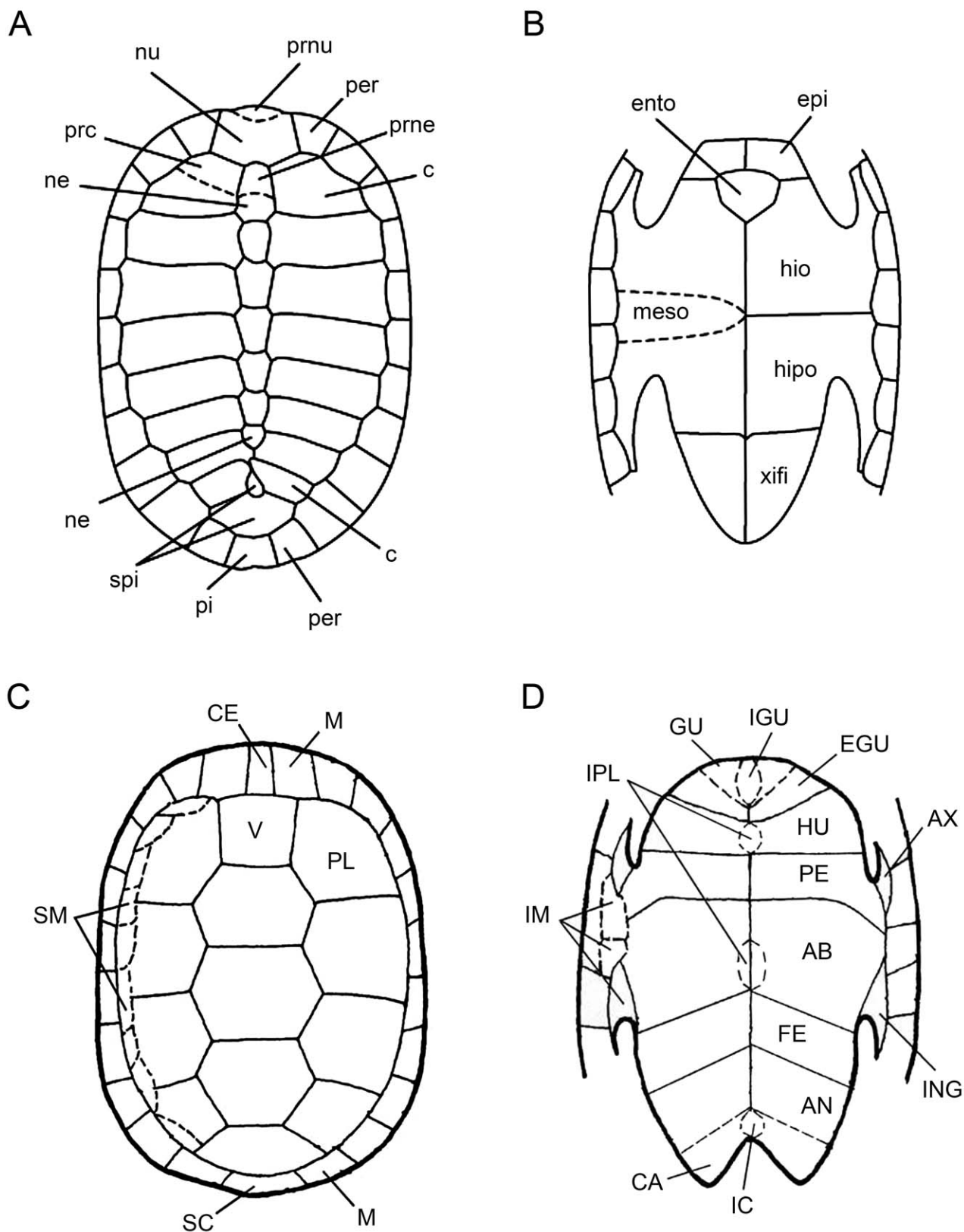


Figura 1.1: Elementos que componen el caparazón y plastrón de las tortugas. A- placas dérmicas que forman el caparazón. B- placas dérmicas que forman el plastrón. C- escudos córneos que cubren el caparazón óseo. D- escudos córneos que cubren el plastrón óseo. Modificado de Cherepanov (2005, 2006). Abreviaturas: en minúscula placas dérmicas, en mayúscula escudos córneos. c, costal; ento, entoplastrón; epi, epiplastrón; hio, hioplastrón; hipo, hipoplastrón; meso, mesoplastrón; ne, neural; nu, nugal; per, periférica; pi, pigal; prne, preneural; prnu, prenugal; spi, suprapigal; xifi, xifiplastron; AB, abdominal; AN, anal, AX, axilar; CA, caudal; CE, cervical; EGU, extragular; FE, femoral; GU, gular; HU, humeral; IC, intercaudal; IGU, intergular; IM, inframarginal; ING, inguinal; IPL, interplastral; M, marginal; PE, pectoral; PL, pleural; SC, supracaudal; SM, supramarginal; V, vertebral.

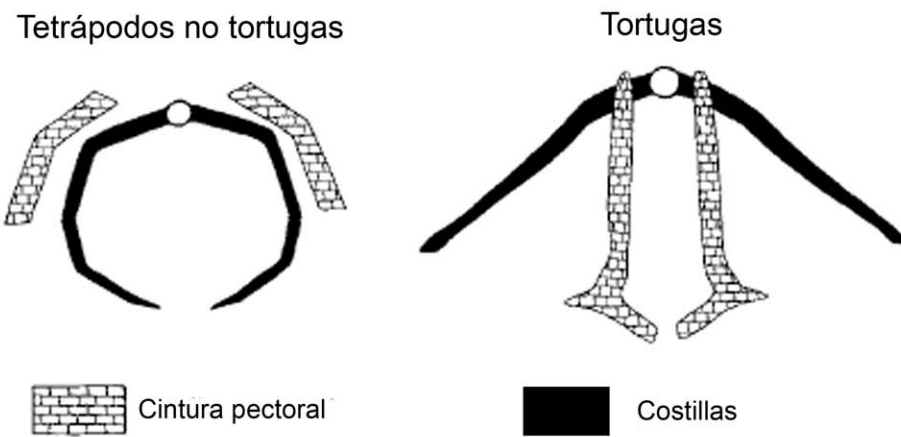


Figura 1.2. Posición de la cintura pectoral respecto a las costillas. A- tetrápodos no tortugas. B- tortugas. Modificado de Burke (1989).

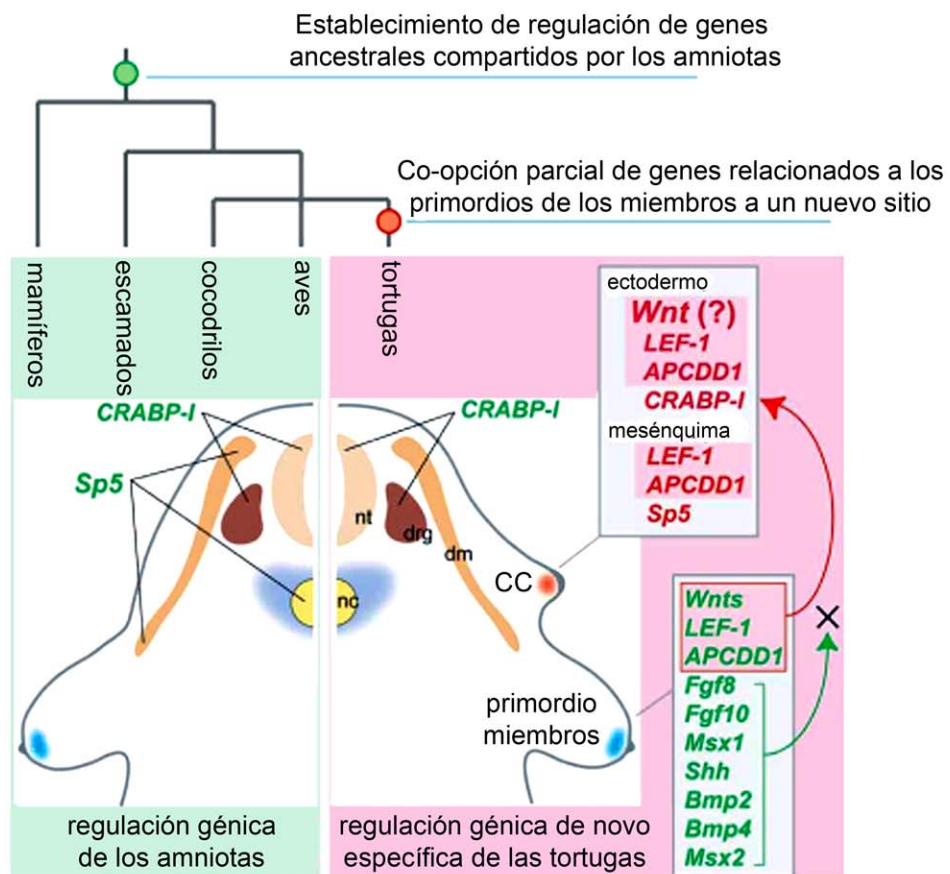


Figura 1.3: Cordón del caparazón y genes que se expresan en su formación. Modificado de Kuraku et al. (2005). Abreviaturas: CC, cordón del caparazón; dm, dermomiótomo; drg, ganglio de la raíz dorsal; nc, notocorda; nt, tubo neural.

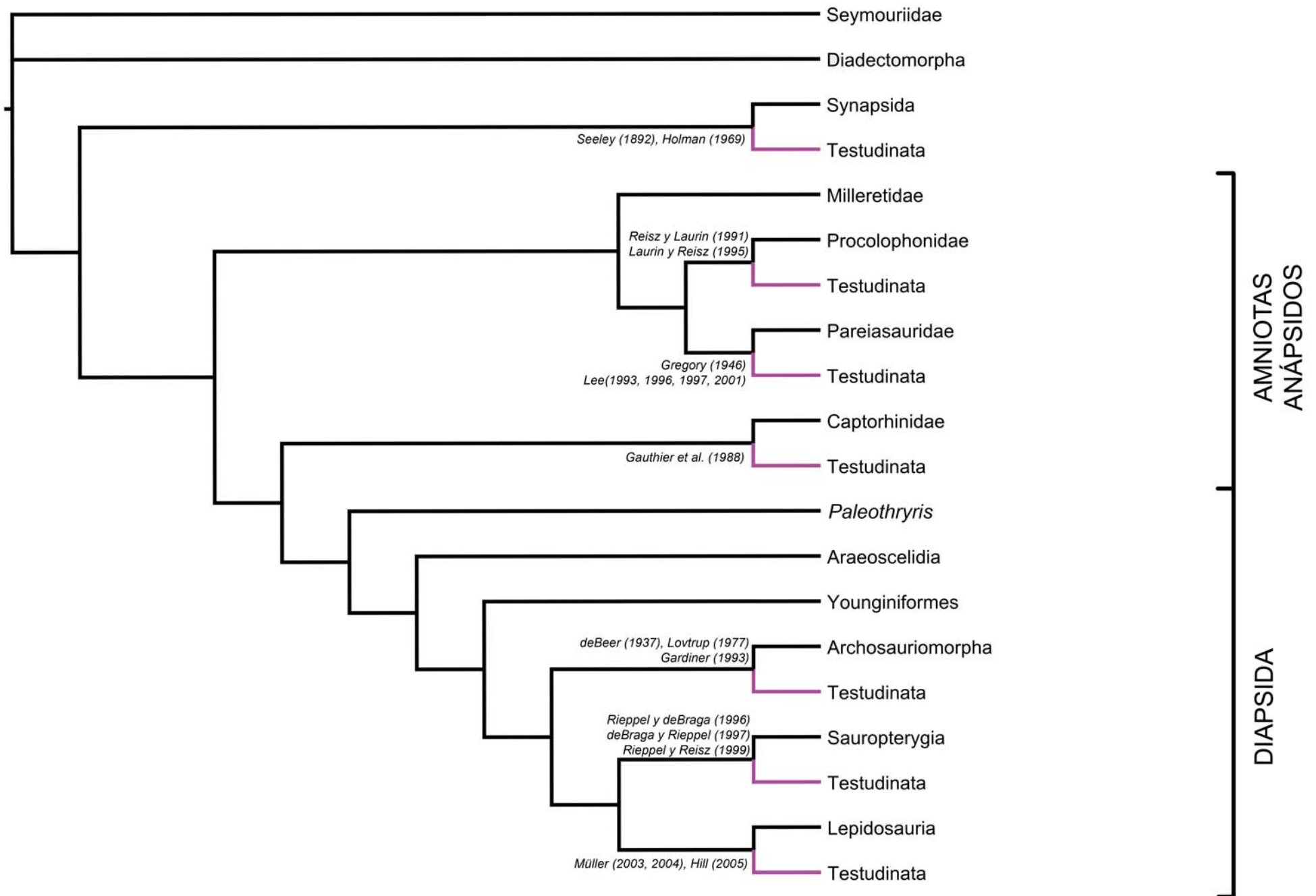


Figura 1.4: Distintas posiciones filogenéticas postuladas desde la morfología para el origen de las tortugas.

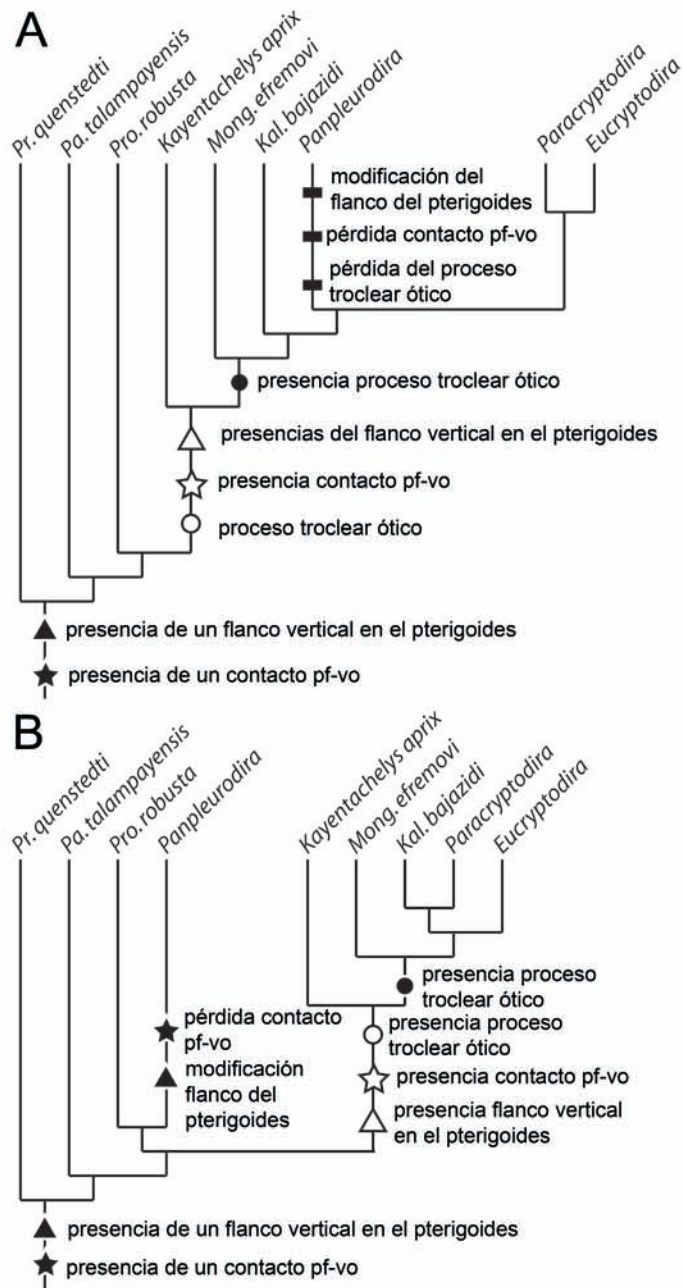


Figura 2.1: Comparación de la evolución de algunos caracteres craneanos. A.-Hipótesis de Joyce (2007). B- Hipótesis de Gaffney (1996). Los símbolos en negro representan la interpretación de Sterli y Joyce (2007) sobre la evolución de algunos caracteres, mientras que los símbolos en blanco representan la evolución de esos caracteres siguiendo la interpretación de Gaffney (1975, 1996) y Gaffney et al. (2007). Abreviaturas: Kal., *Kallokibotian*; Mong., *Mongolochelys*; Pa., *Palaeochersis*; Pr., *Proganochelys*; Pro., *Proterochersis*.

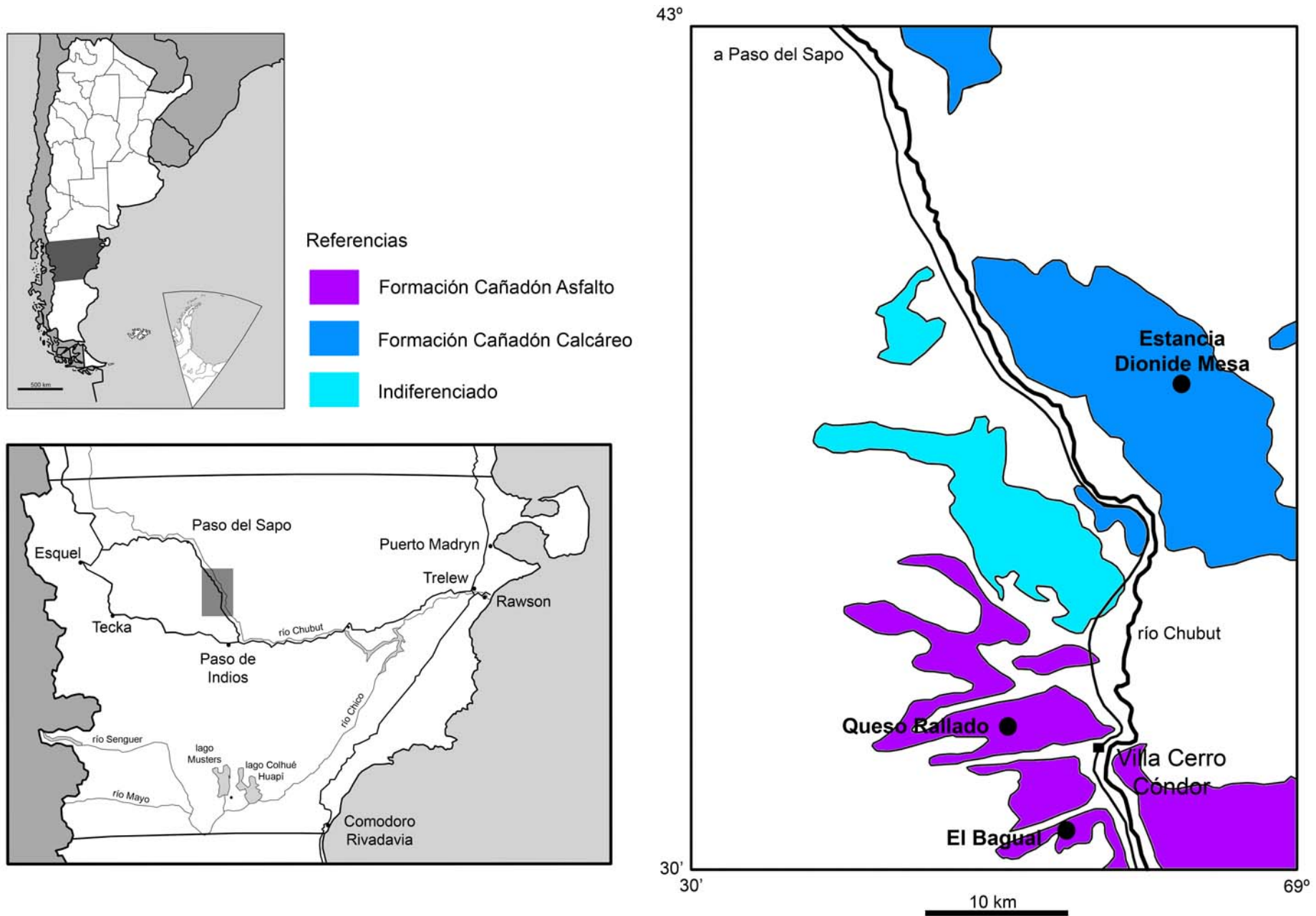
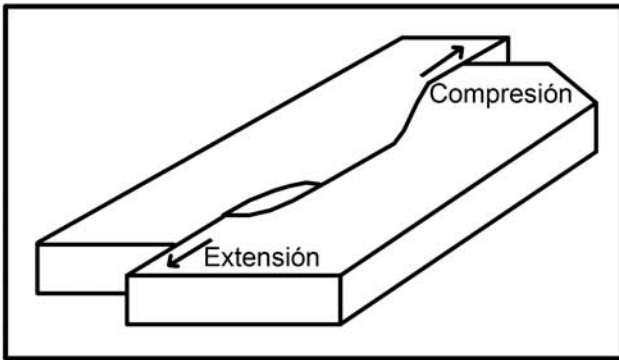


Figura 2.2: Mapa señalando la ubicación de las tres localidades con tortugas fósiles del Jurásico continental de Patagonia.

Erata ma	Sistema	Serie	Piso/Edad	Etapa evolutiva	Ciclo	Ambiente	Nomenclatura estratigráfica				
CENozoico				Deformación compresiva			Terciario indiferenciado				
							Fm. Lefipán/Salamanca? Fm. Paso del Sapo				
MESozoico	CRETÁCO	superior	Maastrichtiano	Subsidencia	III	Marino	Fm. Cerro Barcino				
			Campaniano			Fluvial					
			Santoniano Coniaciano Turoniano Cenomaniano								
			Albiano					termal			
			Aptiano					Fm. Los Adobes			
			Barremiano								
		Hauteriviano	?-?-?-?-?								
		inferior	Valangianiano	Hemigraben	II	Fluvio- deltaico lacustre	F. Cañadón Asfalto superior o Fm. Cañadón Calcáreo o "Estratos de Almada"				
			Berriasiano	maduro			?-?-?-?-?				
			Kimmerirgiano								
			medio	Oxfordiano			Hemigraben	I	Lacustre	Fm. Cañadón Asfalto inferior	
				Caloviano					juvenil	Volcani- clástico	G. Lonco Trapial
				Bathoniano							
		Bayociano									
		inferior	Aaleniano								
			Toarciano	Cubeta extensional	0	Fluvio- deltaico	Fm. Puesto Lizarralde y Fm. Las Leoneras				
			Pliensbachiano								
			Sinemuriano								
Hettangiano											
	Triásico		B a s a m e n t o		Fm. Mamil Choique						
PALEozoico	Pérmico				Fm. Lipetrén y equivalentes						
	Carbonífero										
	Eopaleozoico										
	PRECÁMBRICO										

Figura 2.3: Megasecuencias identificadas para la Cuenca Cañadón Asfalto, modificado de Figari y Courtade (1993).

A



B

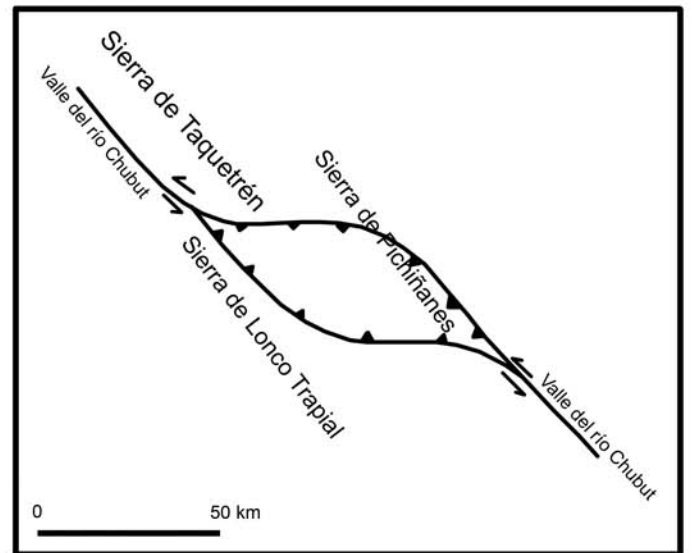


Figura 2.4: Interpretaciones estructurales sobre la Cuenca Cañadón Asphalté, modificado de Silva Nieto et al. (2002). A- Modelo de fallas transcurrentes con curvatura doble. B- Modelo de la cuenca de pull-apart en Cerro Cóndor.

Piatnitzky (1935)	Feruglio (1949)	Stipanivic et al. (1968)	Proserpio (1987)	Silva Nieto et al. (2003)
Serie esquistosa N	Complejo de la Sierra de Olte	Formación Cañadón Asfalto	Fm. Cañadón Calcáreo	Fm. Cañadón Asfalto Mb. Puesto Almada
			----- discordancia -----	Fm. Cañadón Asfalto

Figura 2.5: Cuadro comparativo entre las distintas interpretaciones de las formaciones de la Cuenca de Cañadón Asfalto. La interpretación de Proserpio (1987) es seguida por Figari y Courtade (1993), Figari et al. (1996), Rauhut (2003) y en la presente Tesis.

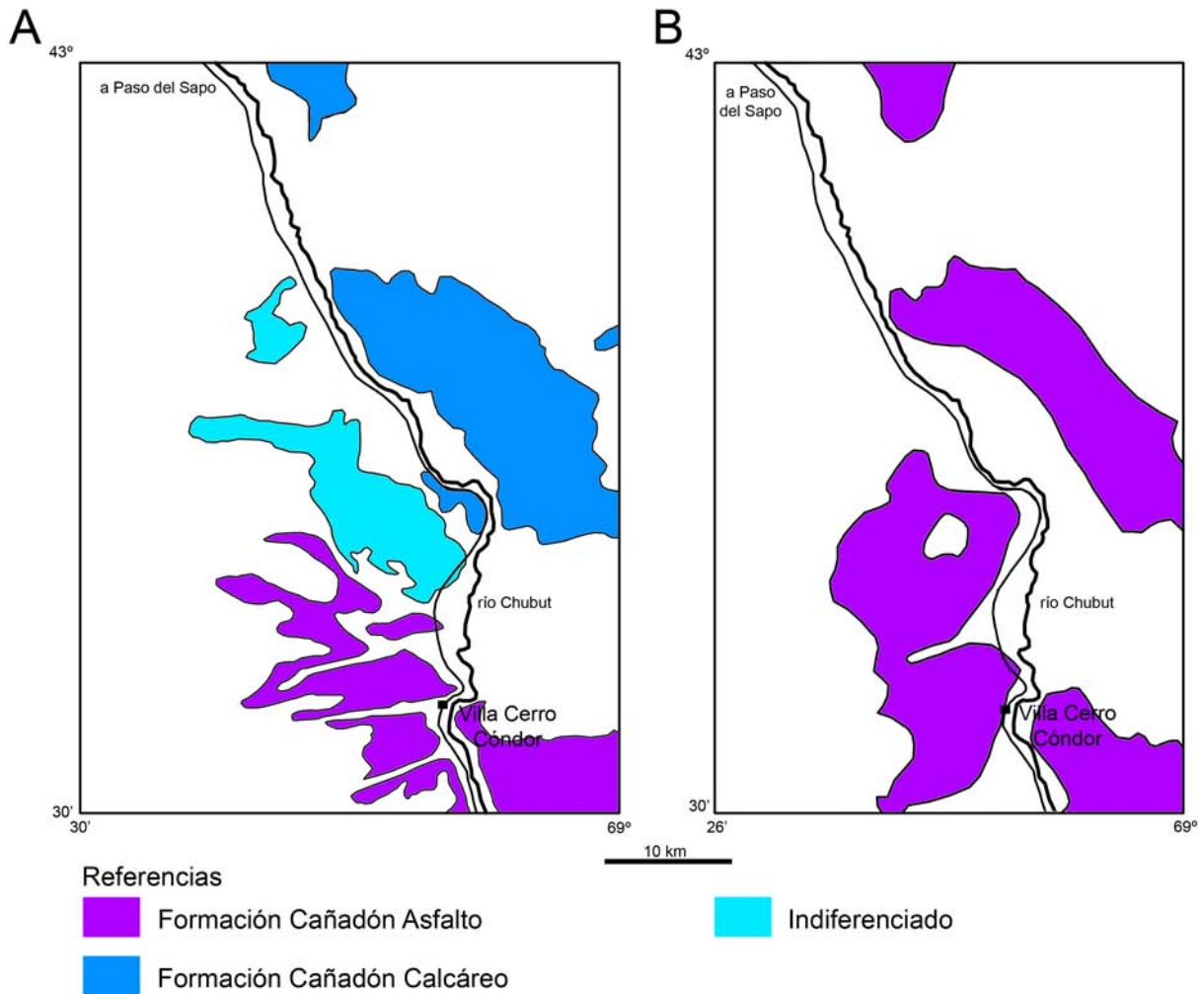
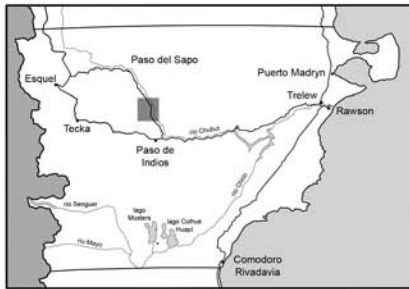


Figura 2.6: Mapas mostrando las distintas interpretaciones sobre las rocas sedimentarias jurásicas aflorantes en las cercanías de Cerro Cóndor, provincia de Chubut. A- Interpretación de Rauhut (2003) siguiendo a Figari y Courtade (1993). Mapa modificado de Rauhut (2003). B- Interpretación de Cabaleri y Armella (2005) siguiendo a Silva Nieto et al. (2003). Mapa modificado de Cabaleri y Armella (2005).



Referencias

- Depósitos cuaternarios
- Grupo Chubut
- Formación Cañadón Asfalto (facies volcánicas)
- Formación Cañadón Asfalto (facies sedimentarias)
- Formación Lonco Trapial

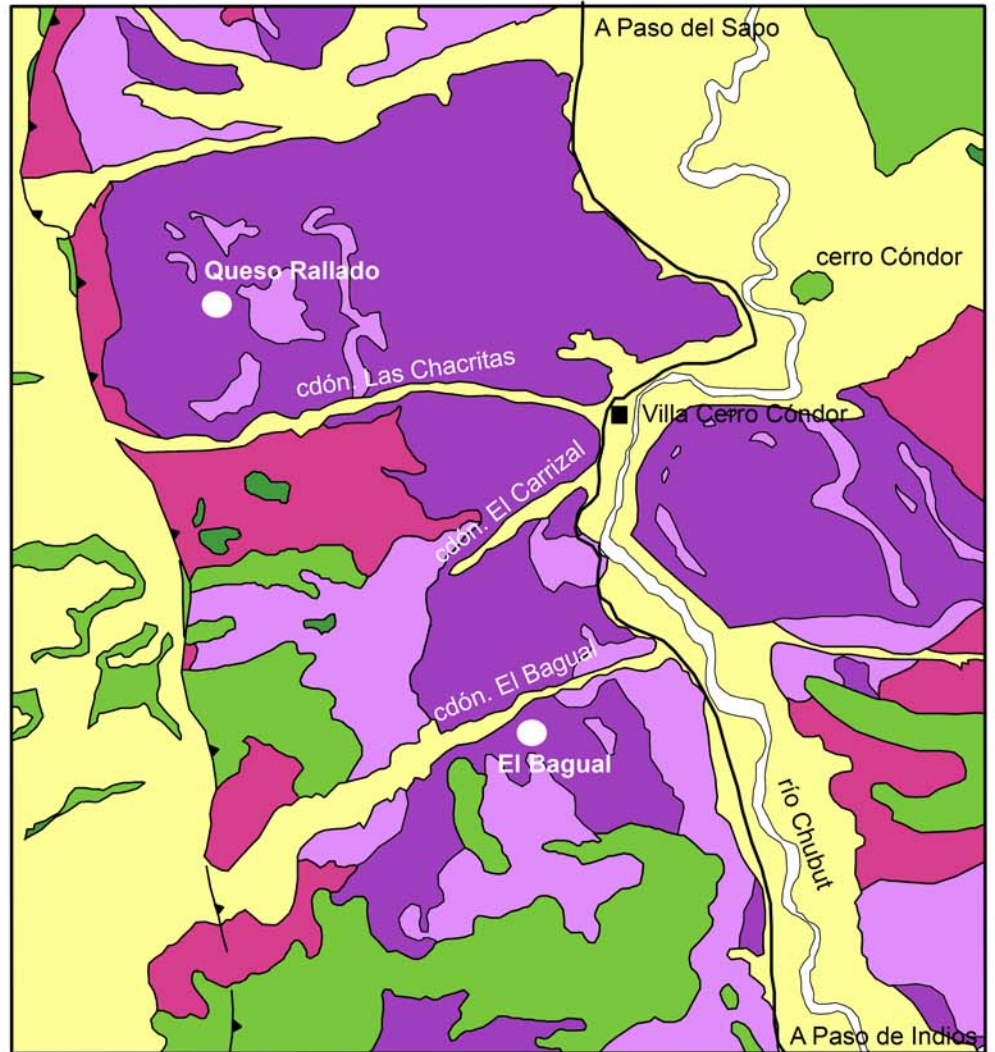


Figura 2.7: Mapa geológico de la cuenca Cañadón Asfalto en el área de Cerro Cóndor mostrando la ubicación de las dos localidades con tortugas fósiles de la Formación Cañadón Asfalto. Modificado de Silva Nieto et al. (2002).

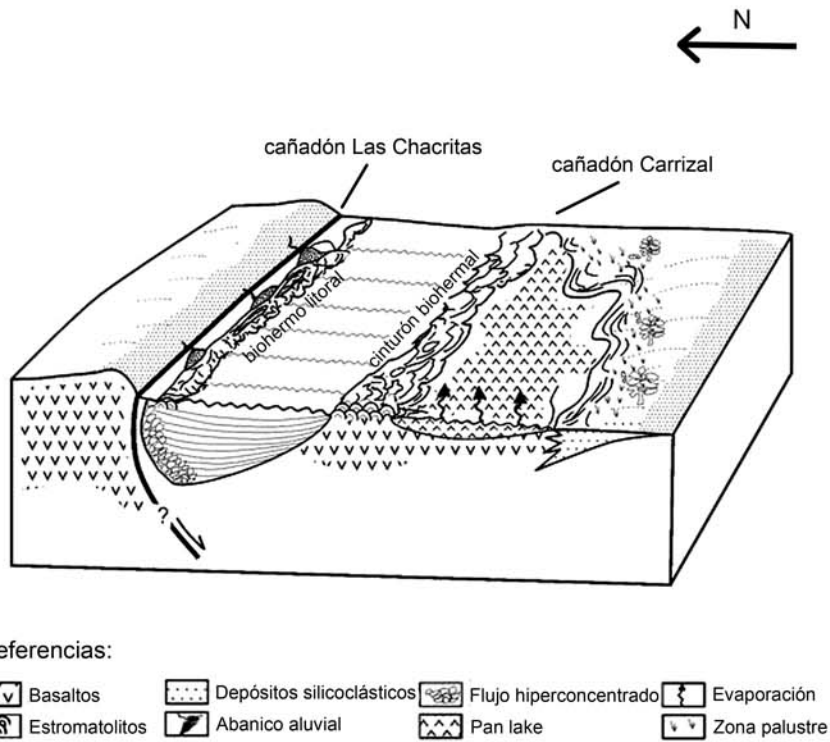


Figura 2.8: Interpretación paleoambiental de la Formación Cañadón Asfalto en los cañadones de Las Chacritas, Carrizal y Sierra de Pichiñanes. Modificado de Cabaleri y Armeilla (2005).

A



B



C



D



E



F



Figura 2.9: Fotos de la localidad Queso Rallado. A- Vista panorámica del afloramiento. B- Vista panorámica del afloramiento. C- Horizonte portador de fósiles. D- Trabajos en el horizonte portador, extracción de bloques de roca. E- Transporte de los bloques de roca hacia el lugar de trabajo (Escuela de Cerro Cóndor). F- Trabajo de ruptura de los bloques de roca en la escuela de Cerro Cóndor.

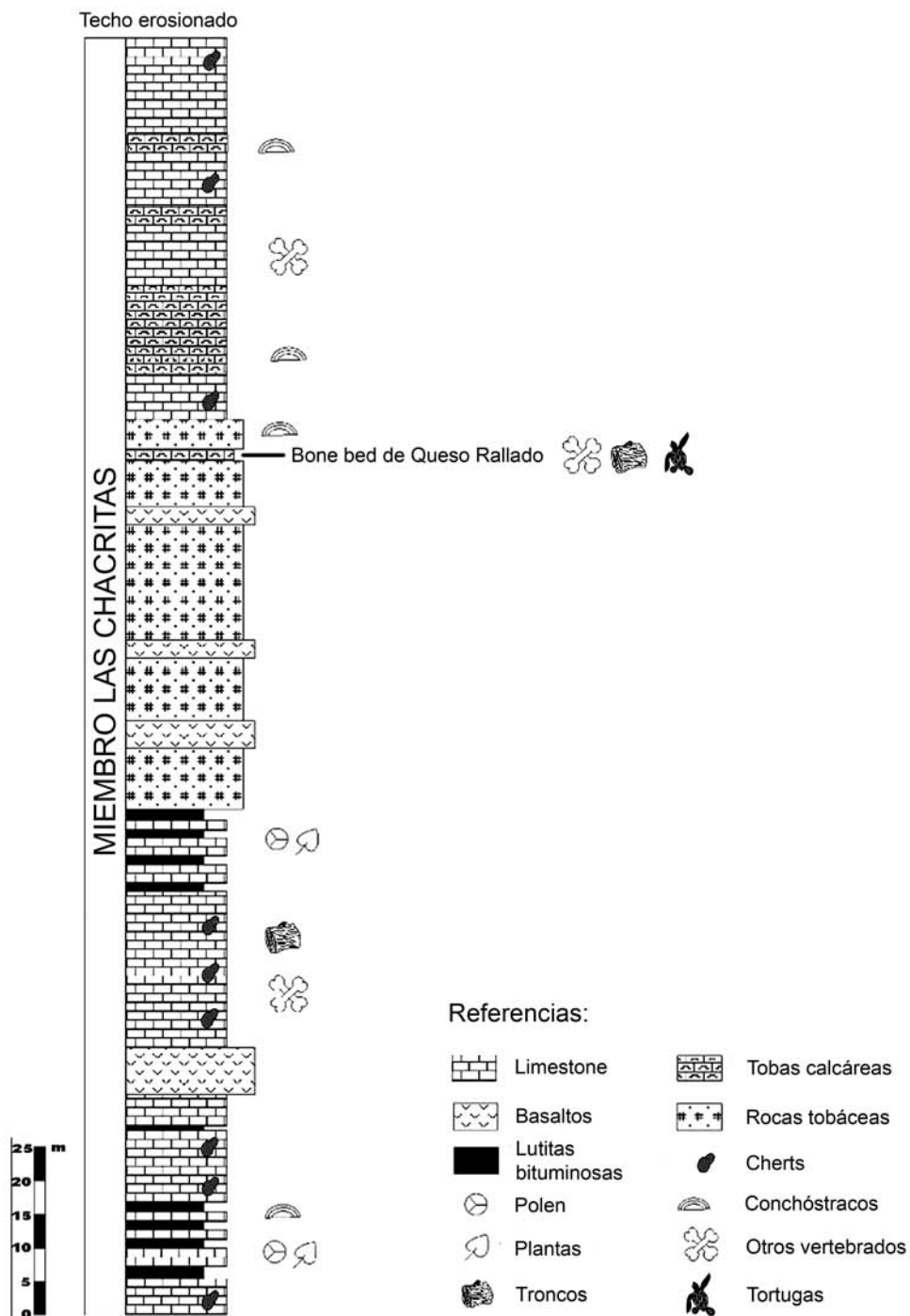


Figura 2.10: Perfil de la localidad Queso Rallado, modificado de Rougier et al. (2007b).

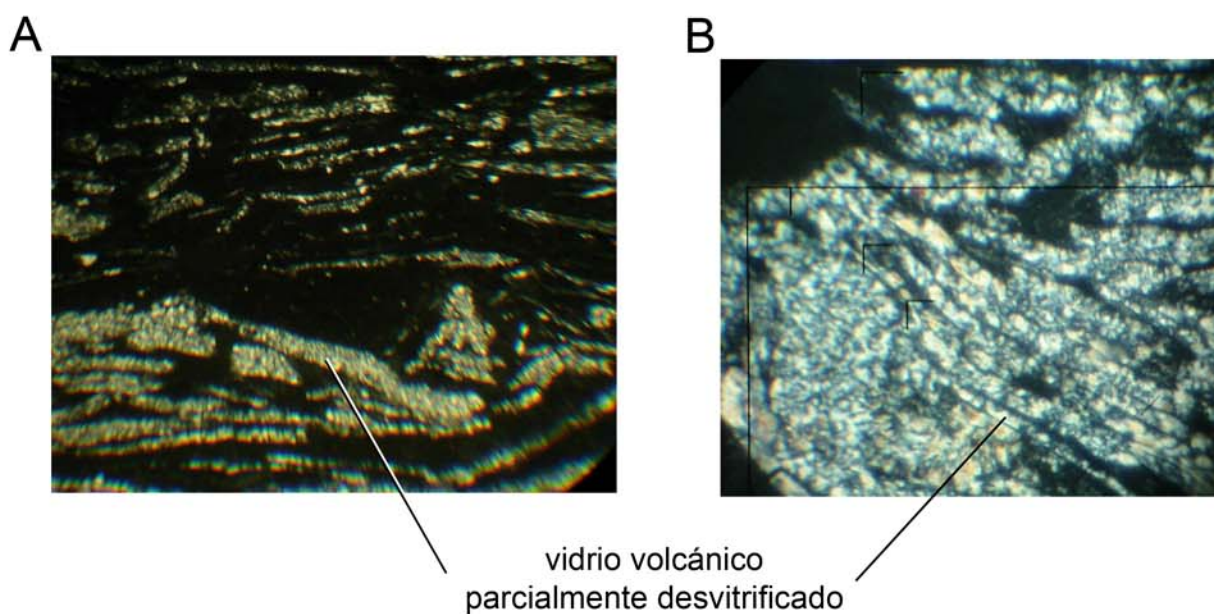
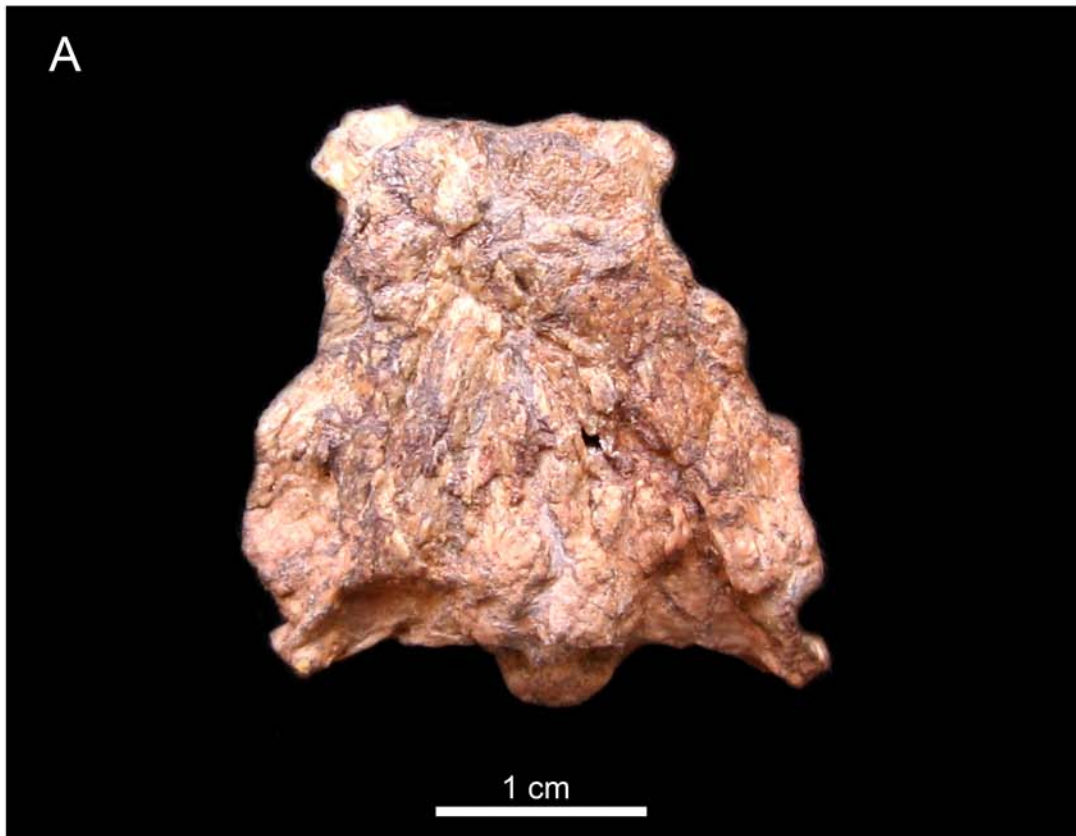


Figura 2.11: Fotografías de los cortes petrográficos de las rocas portadores de fósiles de la localidad de Queso Rallado. A- Fotografía tomada con nicols paralelos. Aumento: X50. B- Fotografía tomada con nicols cruzados. Aumento: X100.



B

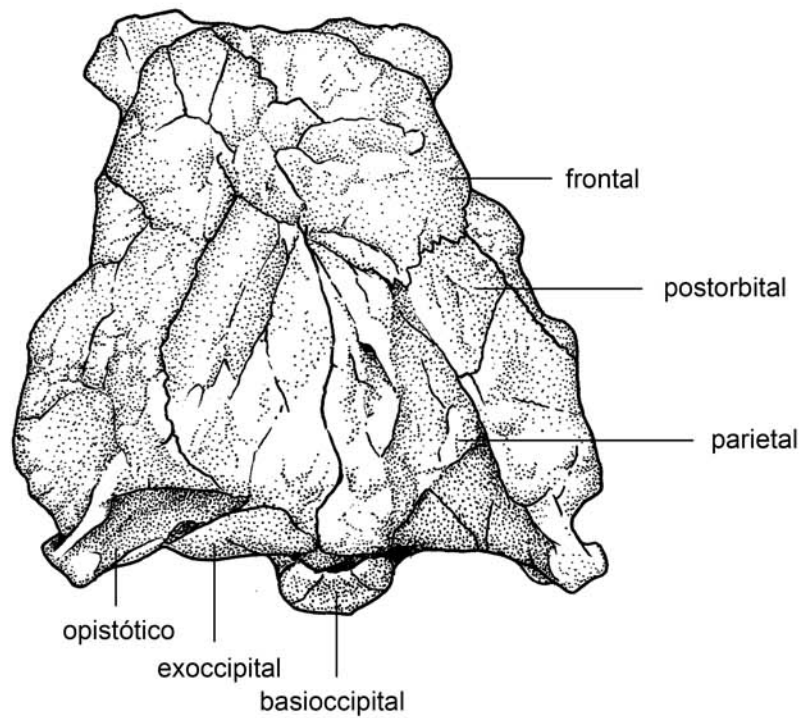
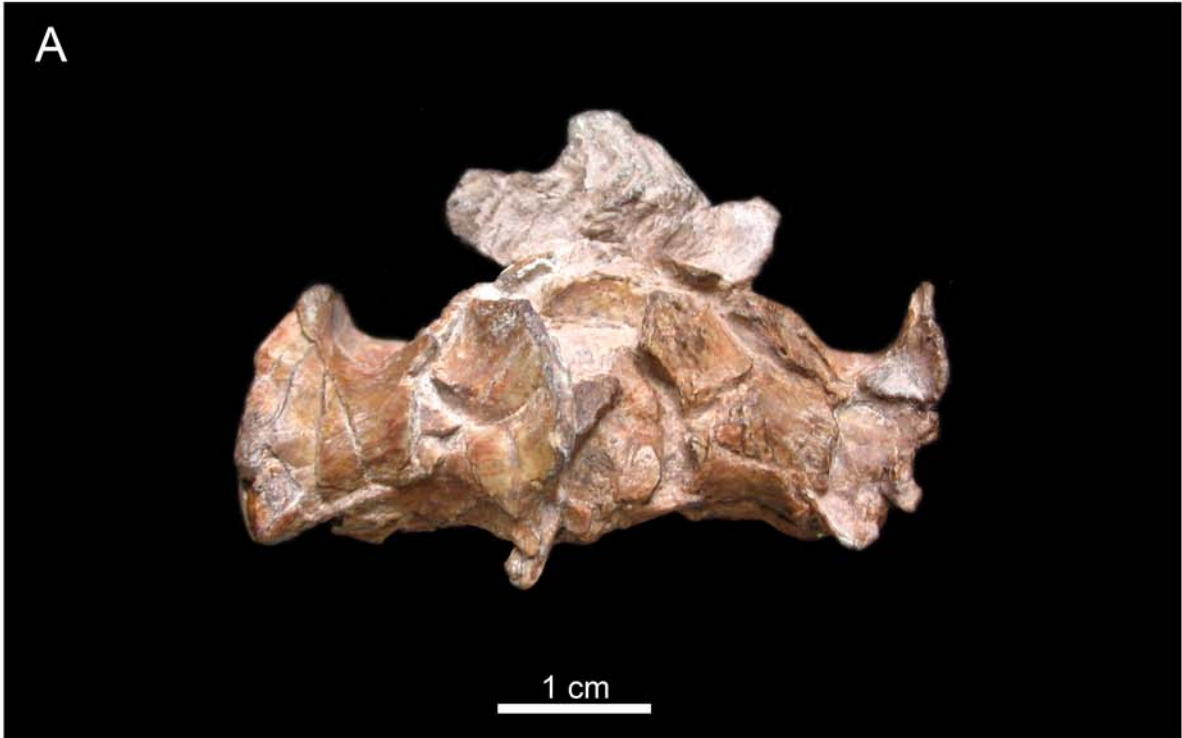


Figura 3.1. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del cráneo del espécimen MPEF-PV 3131. B- Dibujo de la vista dorsal del cráneo del espécimen MPEF-PV 3131.



B

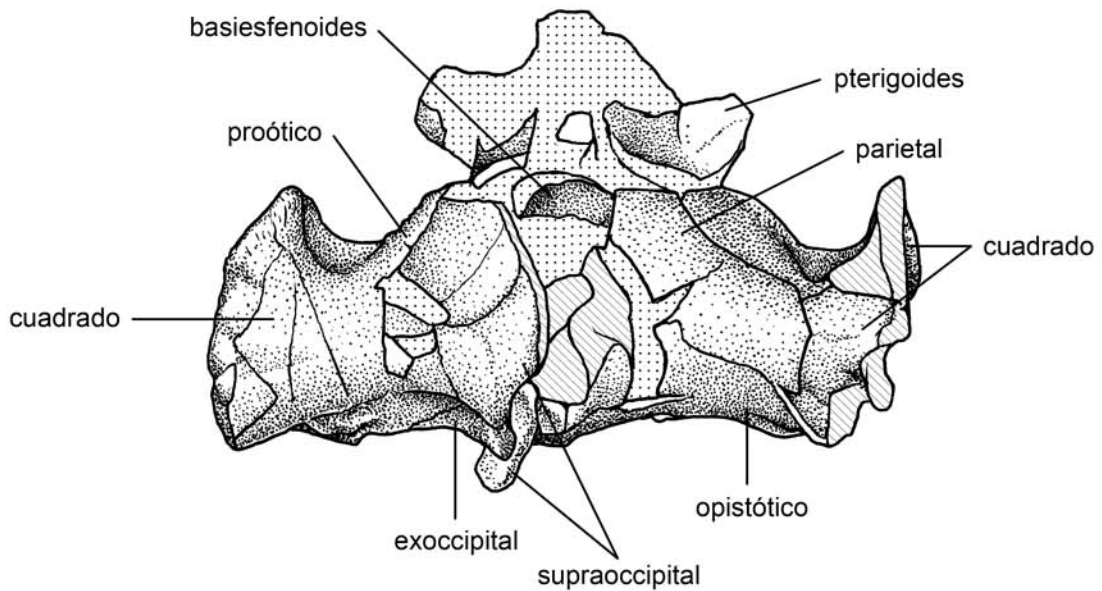


Figura 3.2. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del basicráneo MPEF-PV 1998. B- Dibujo de la vista dorsal del basicráneo MPEF-PV 1998.

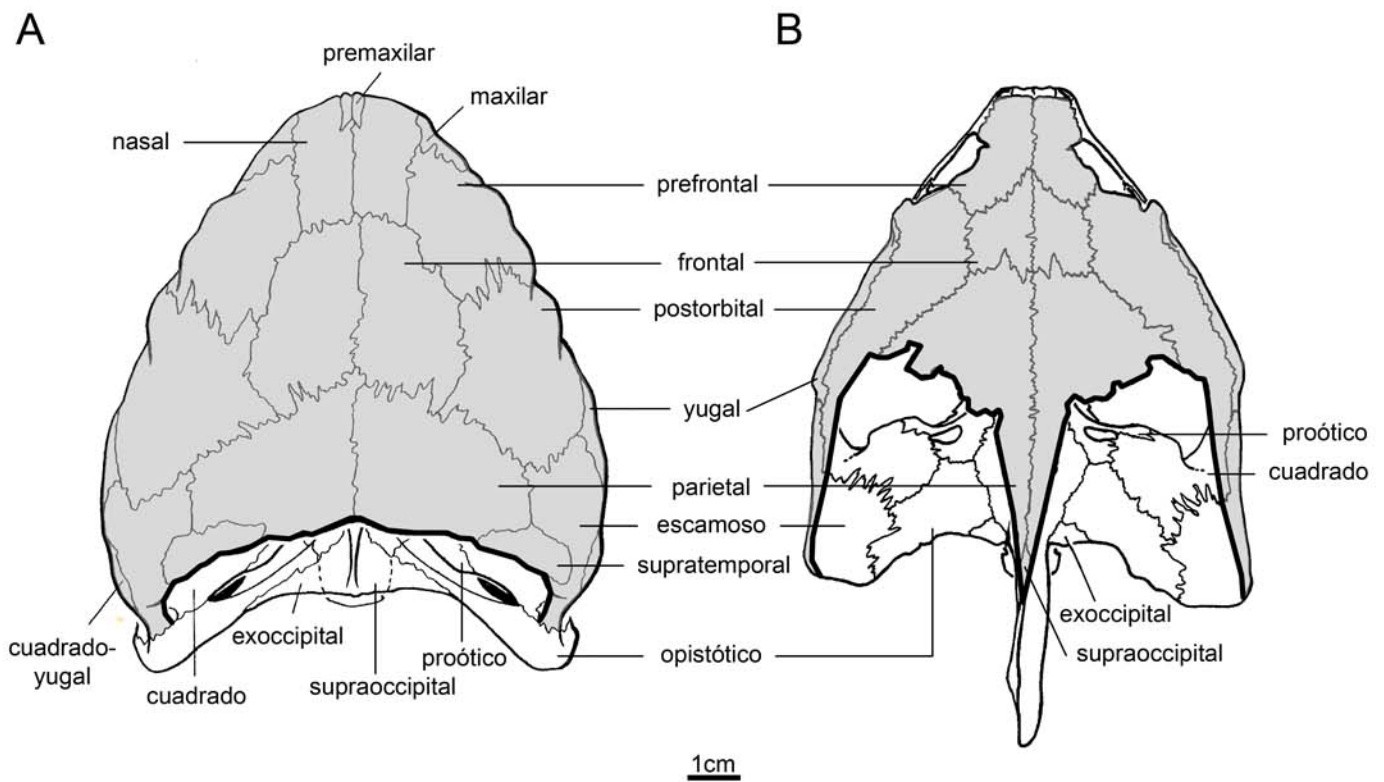
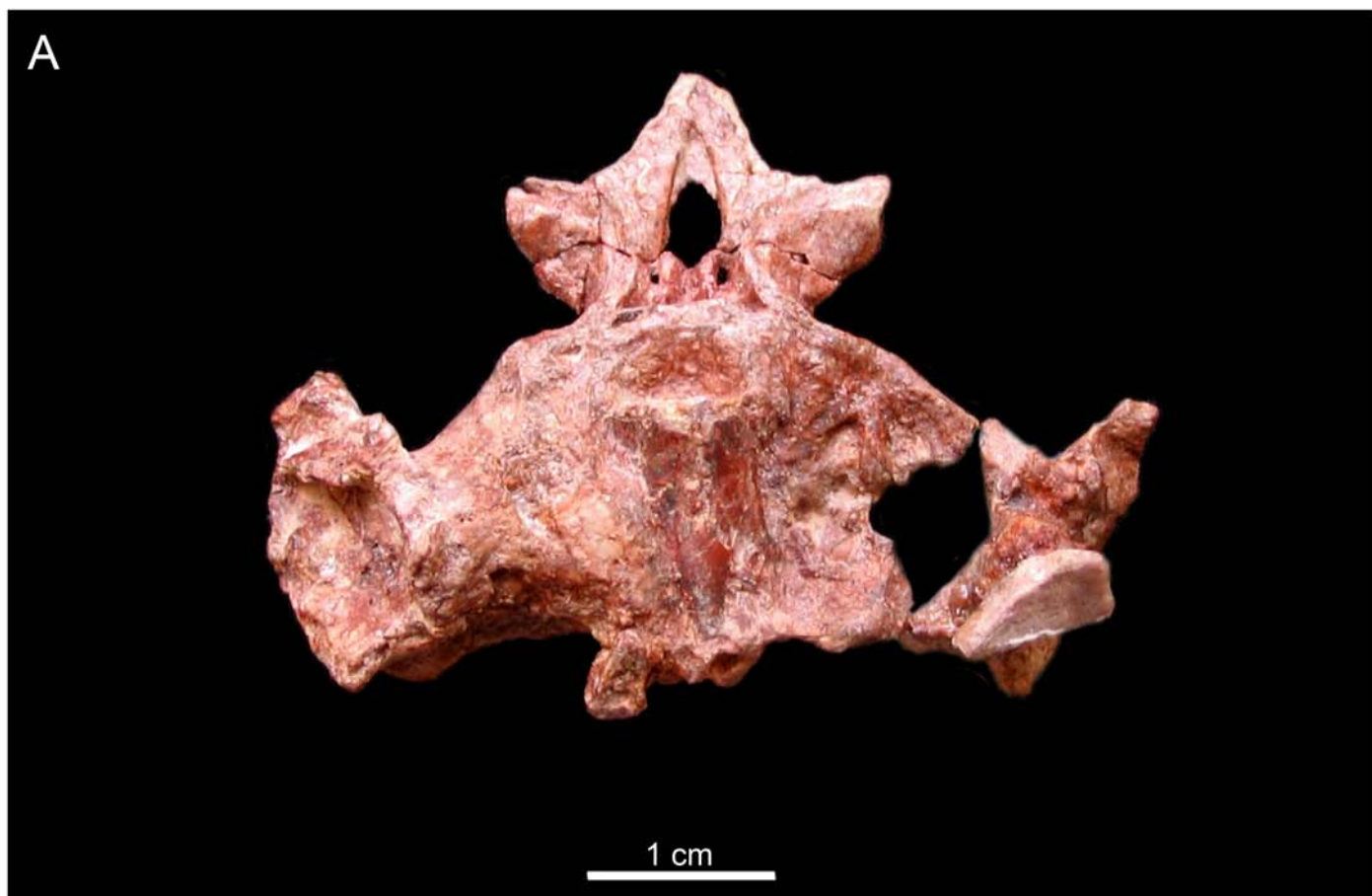


Figura 3.3. Comparación de techos craneanos. A- techo craneano bien osificado, representado por *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). B- techo craneano con emarginación temporal presente, representado por *Chelydra serpentina* (modificado de Gaffney, 1979). En gris: extensión del techo craneano.



B

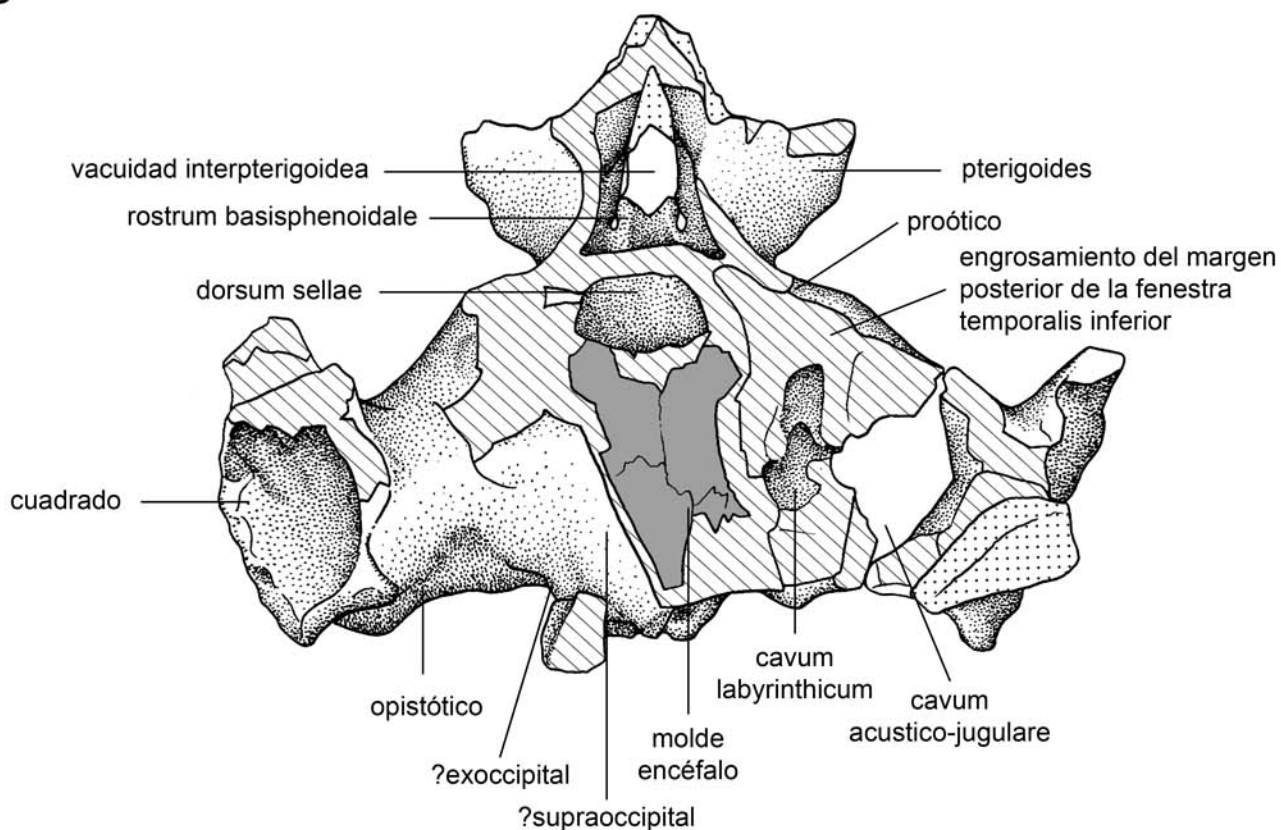


Figura 3.4. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152. B- Dibujo de la vista dorsal del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152.

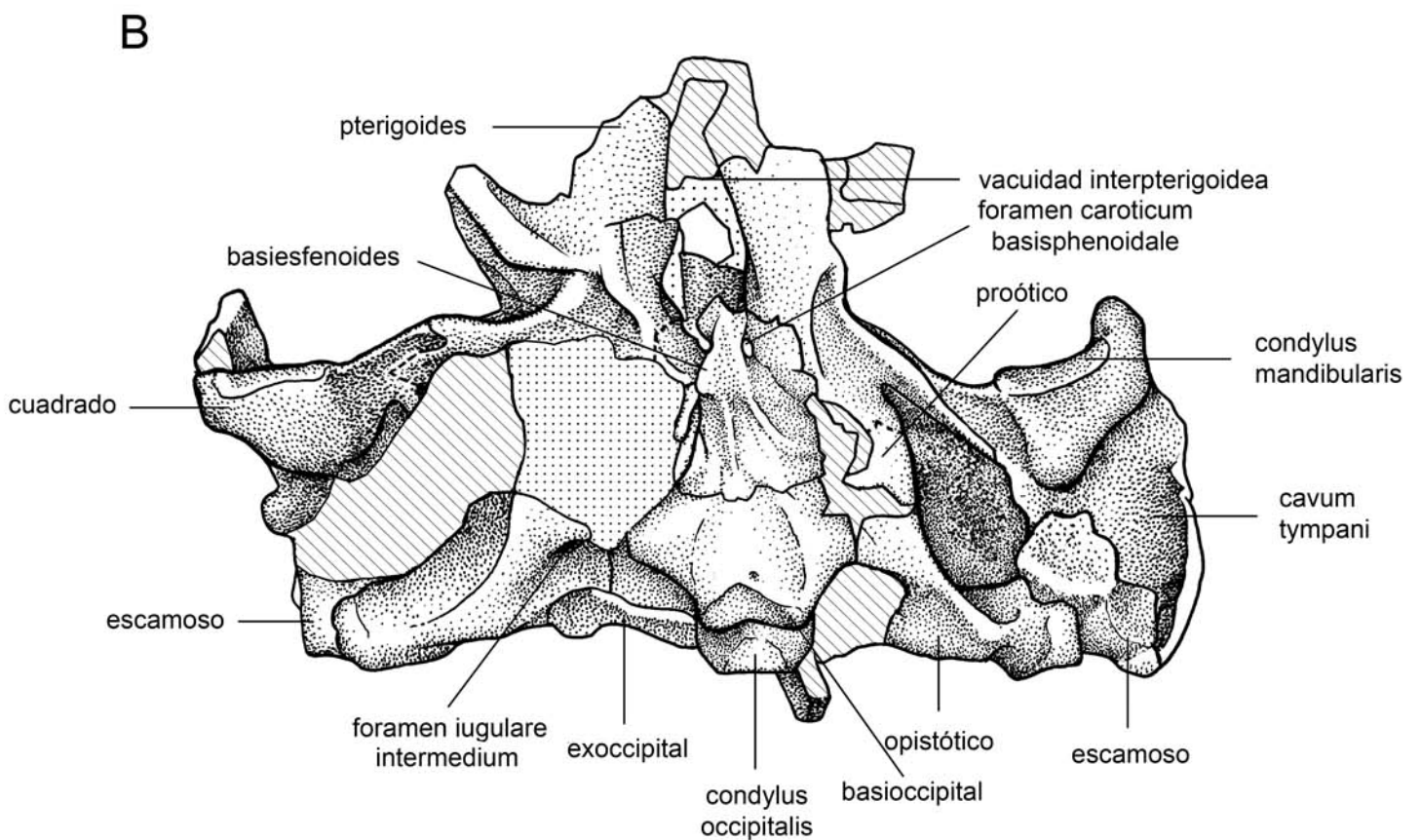
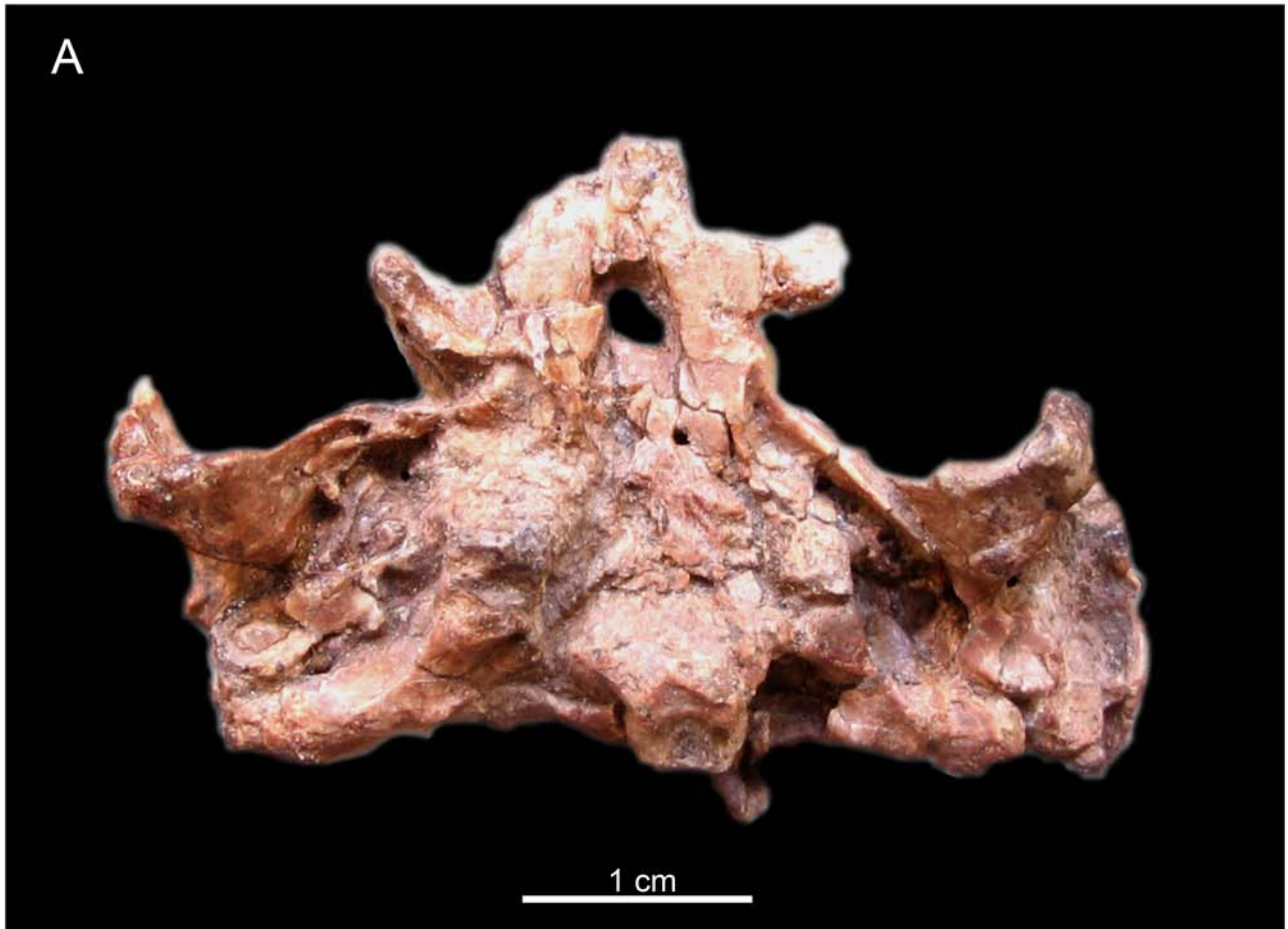


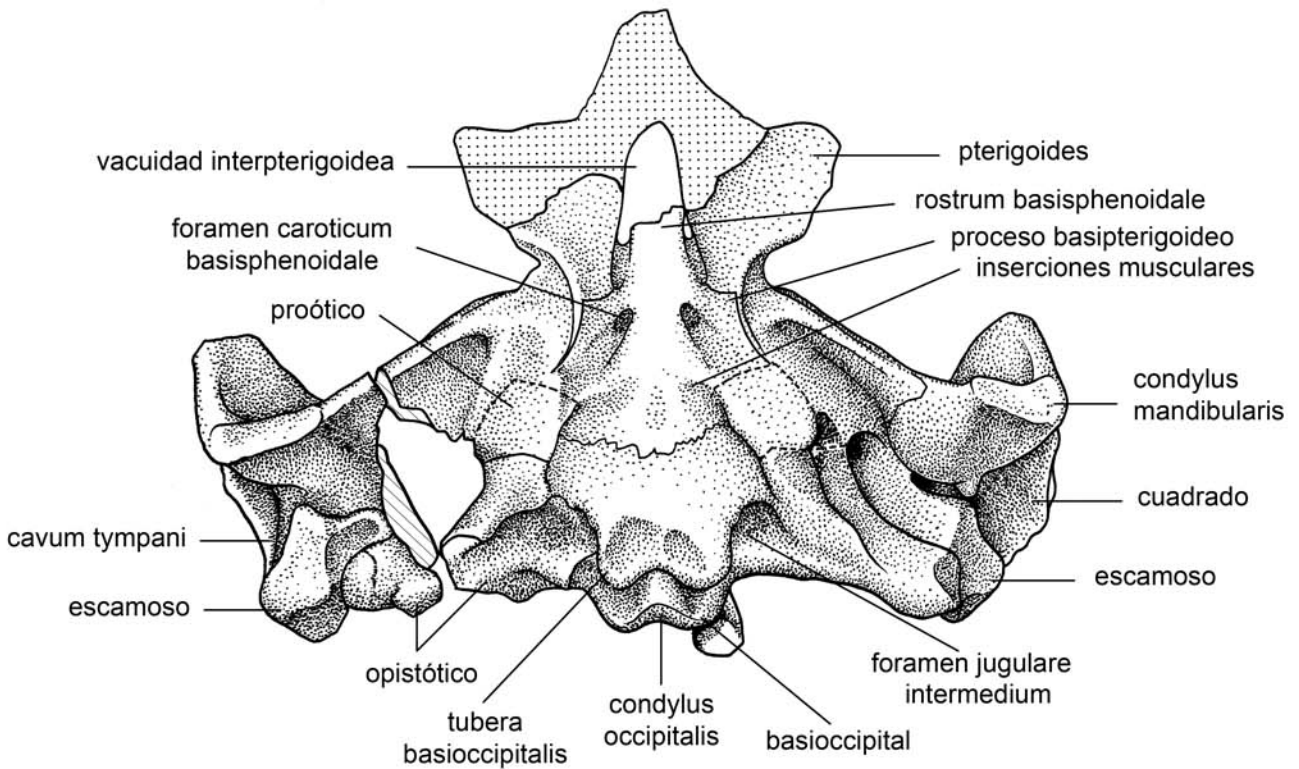
Figura 3.5. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del basicráneo MPEF-PV 1998. B- Dibujo de la vista ventral del basicráneo MPEF-PV 1998.

A



1 cm

B



1 cm

Figura 3.6. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152. B- Dibujo de la vista ventral del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152.

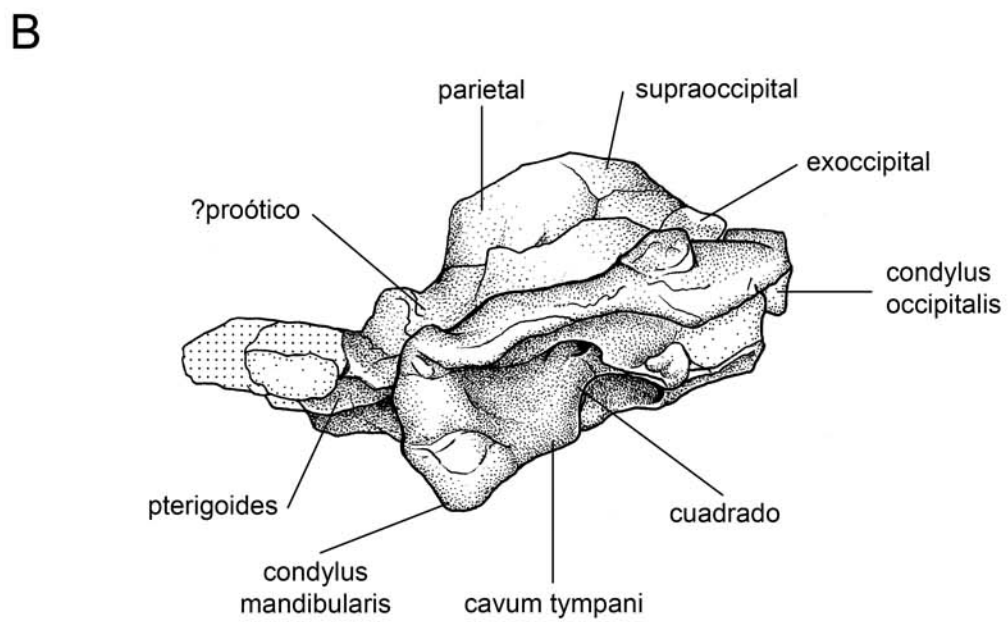
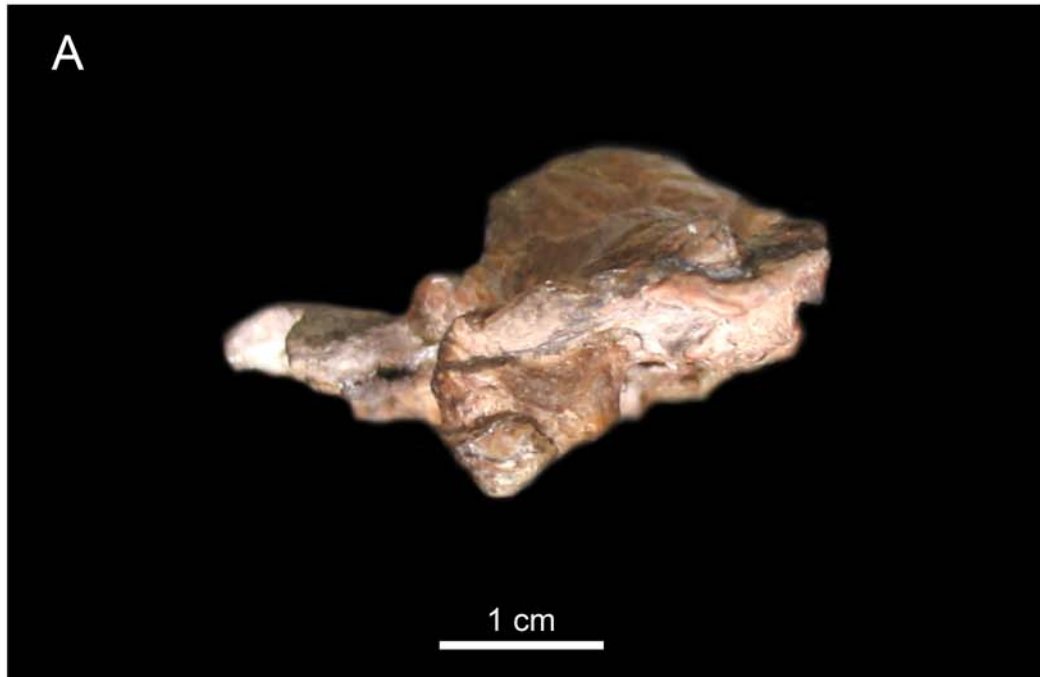
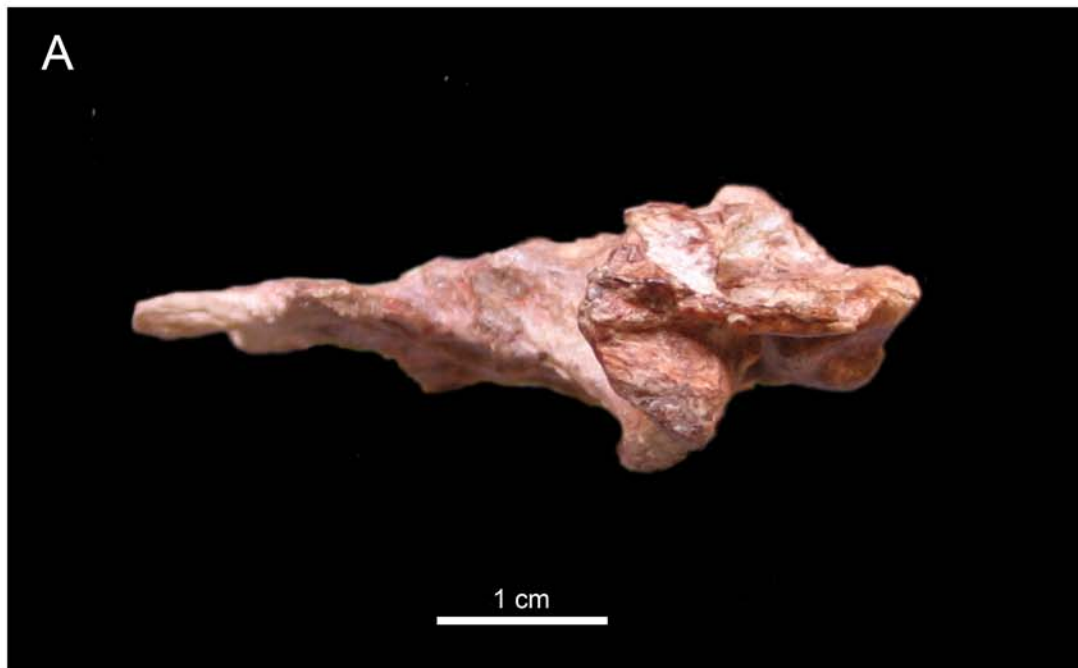


Figura 3.7. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista lateral izquierda del basicráneo MPEF-PV 1998. B- Dibujo de la vista lateral izquierda del basicráneo MPEF-PV 1998.



B

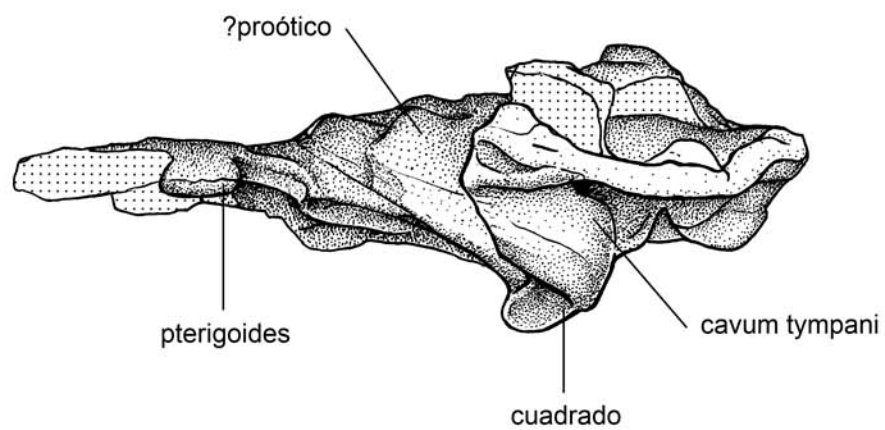


Figura 3.8. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista lateral izquierda del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152. B- Dibujo de la vista lateral izquierda del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152.

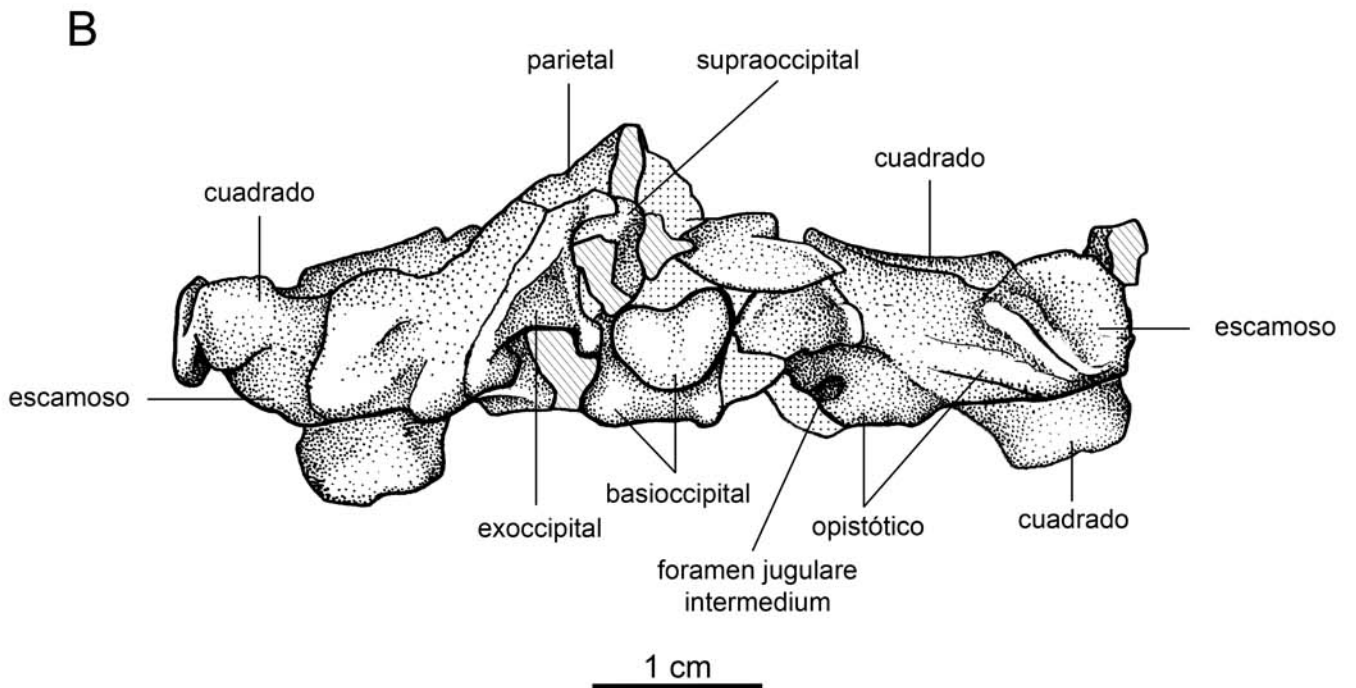
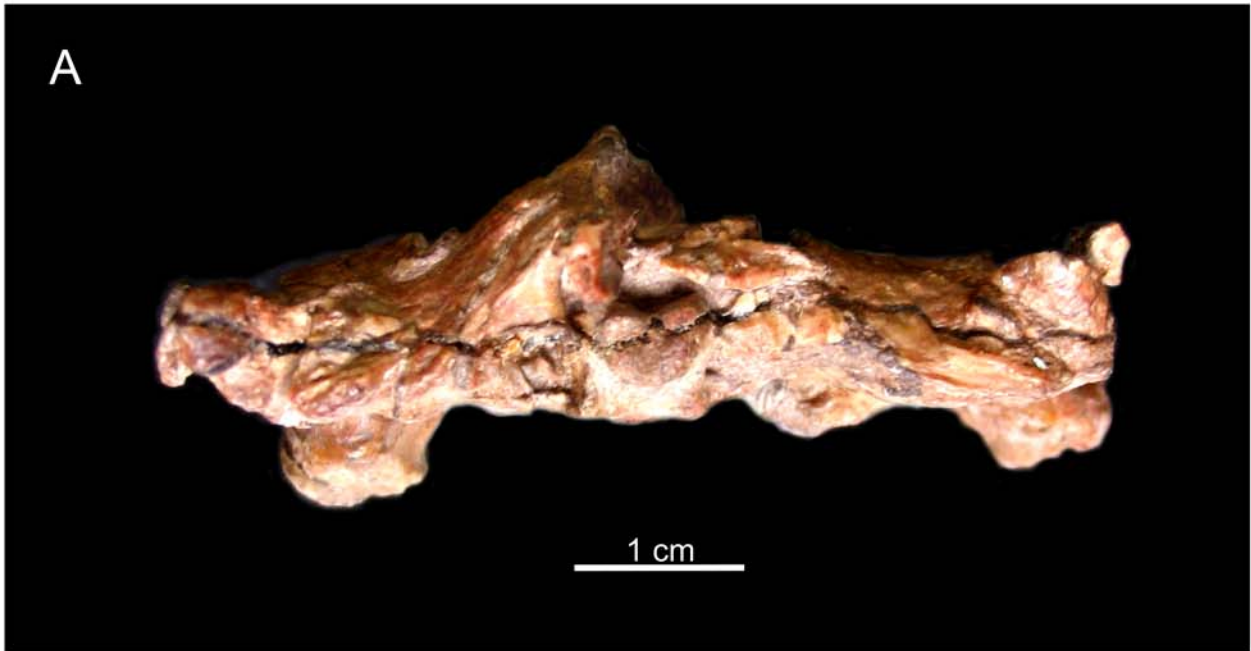


Figura 3.9. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista posterior del basicráneo MPEF-PV 1998. B- Dibujo de la vista posterior del basicráneo MPEF-PV 1998.

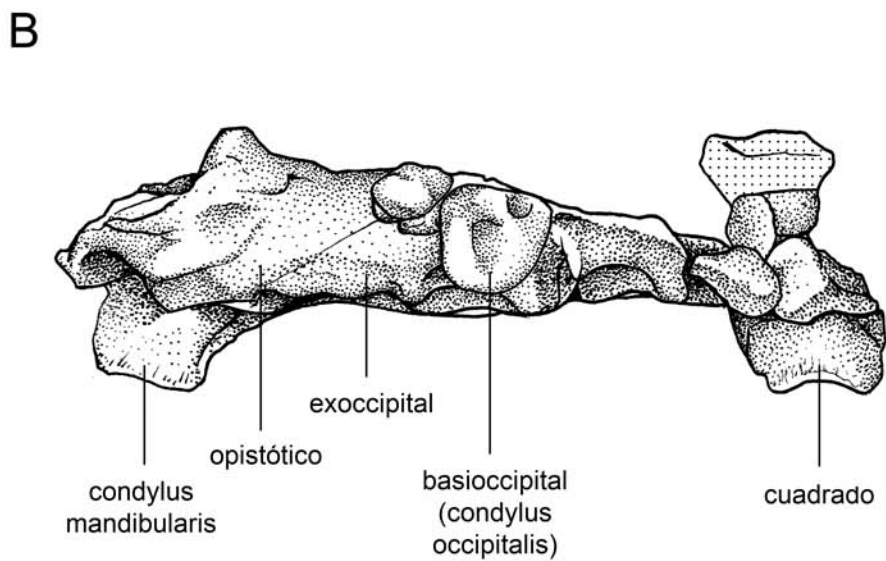


Figura 3.10. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista posterior del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152. B- Dibujo de la vista posterior del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152.



B

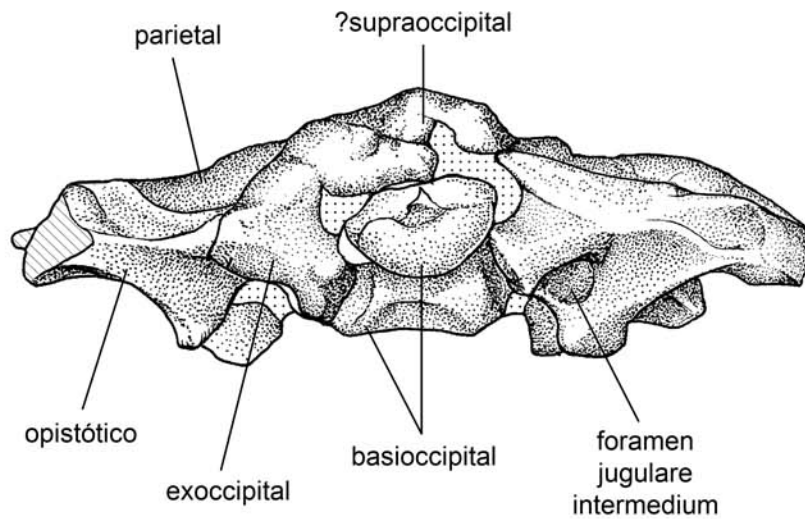
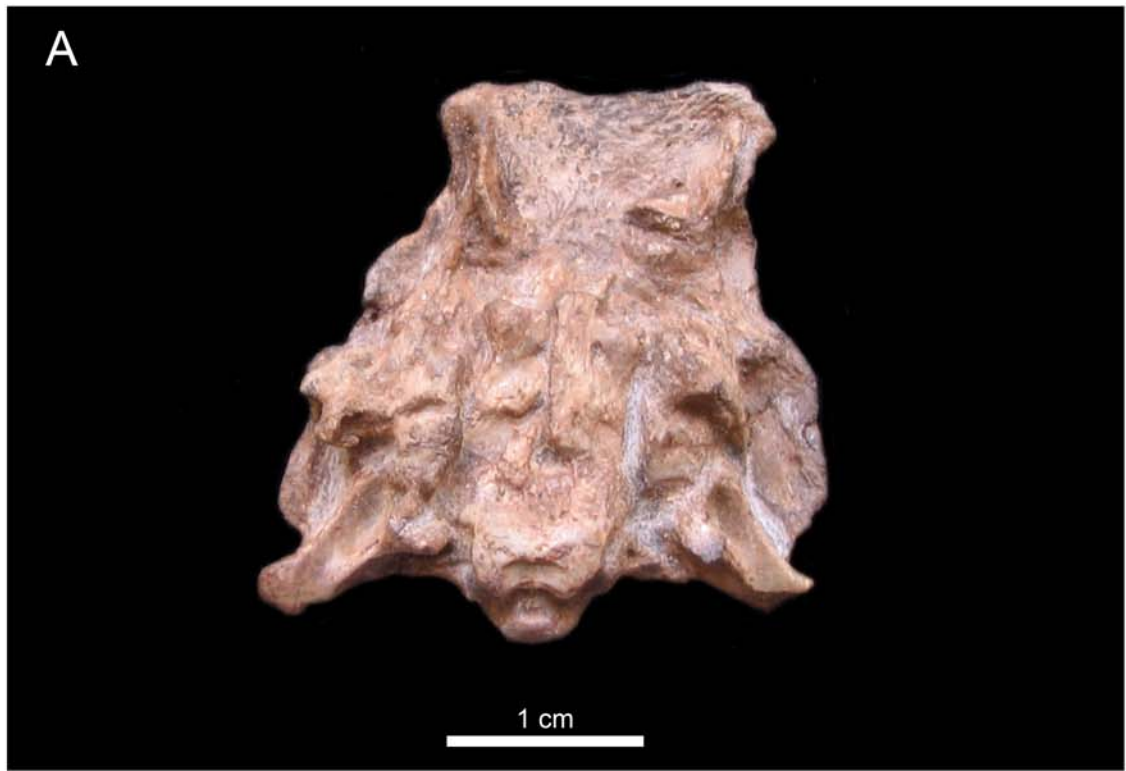


Figura 3.11. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista posterior del cráneo MPEF-PV 3131. B- Dibujo de la vista posterior del cráneo MPEF-PV 3131.



B

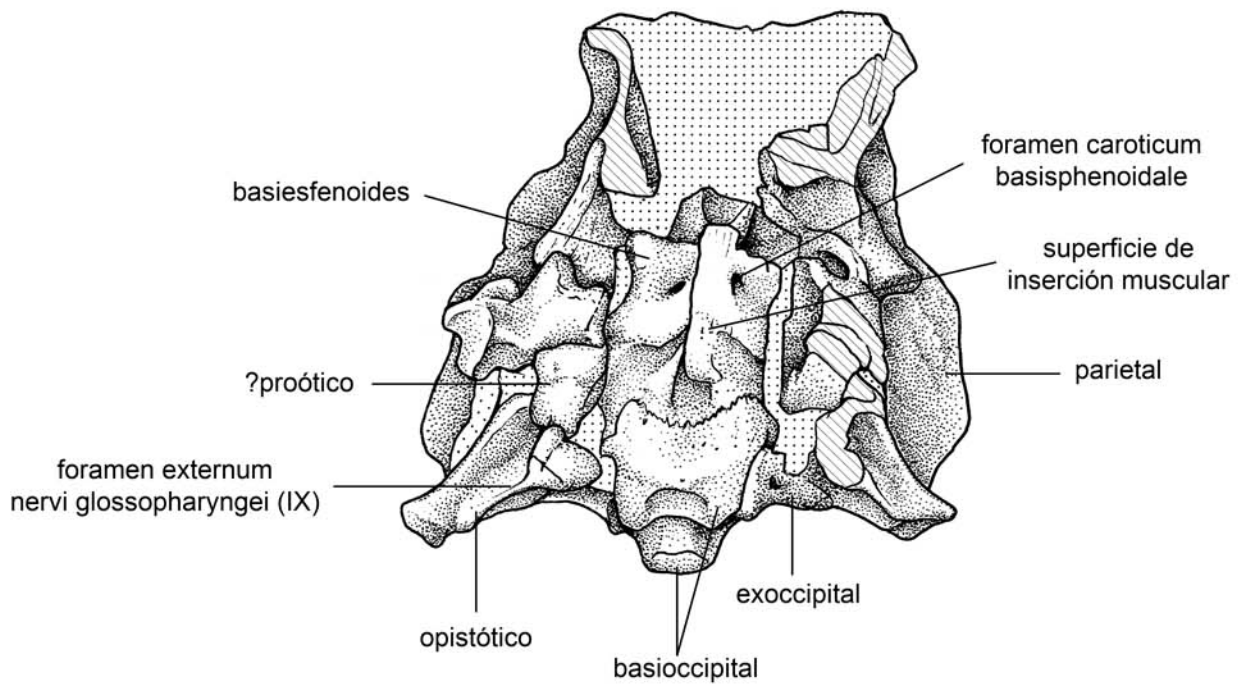


Figura 3.12. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del cráneo MPEF-PV 3131. B- Dibujo de la vista ventral del cráneo MPEF-PV 3131.



B

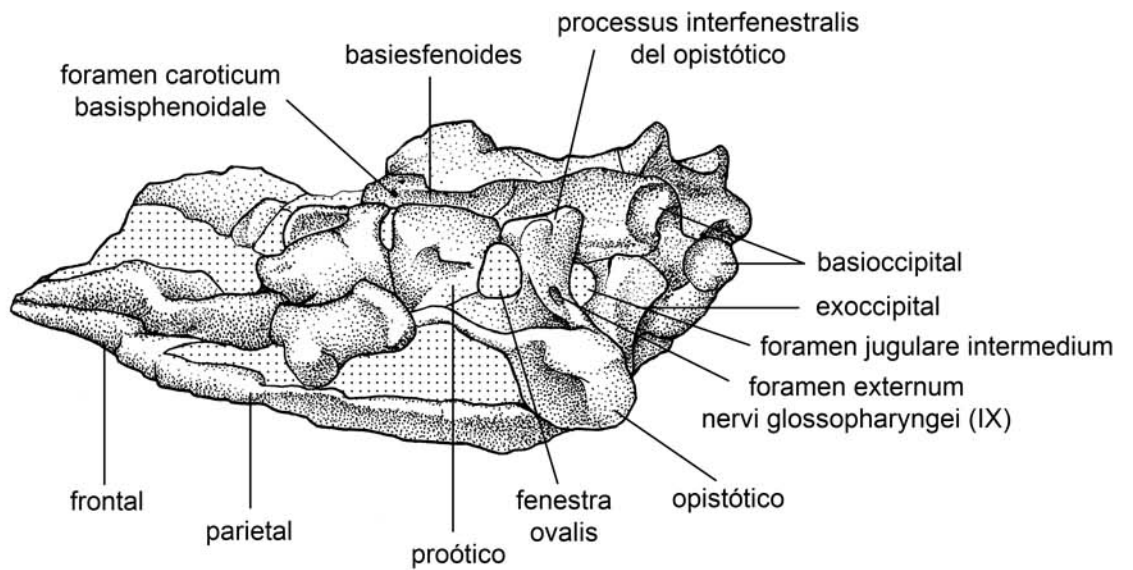


Figura 3.13. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventrolateroposterior derecha del cráneo MPEF-PV 3131. B- Dibujo de la vista ventrolateroposterior derecha del cráneo MPEF-PV 3131.

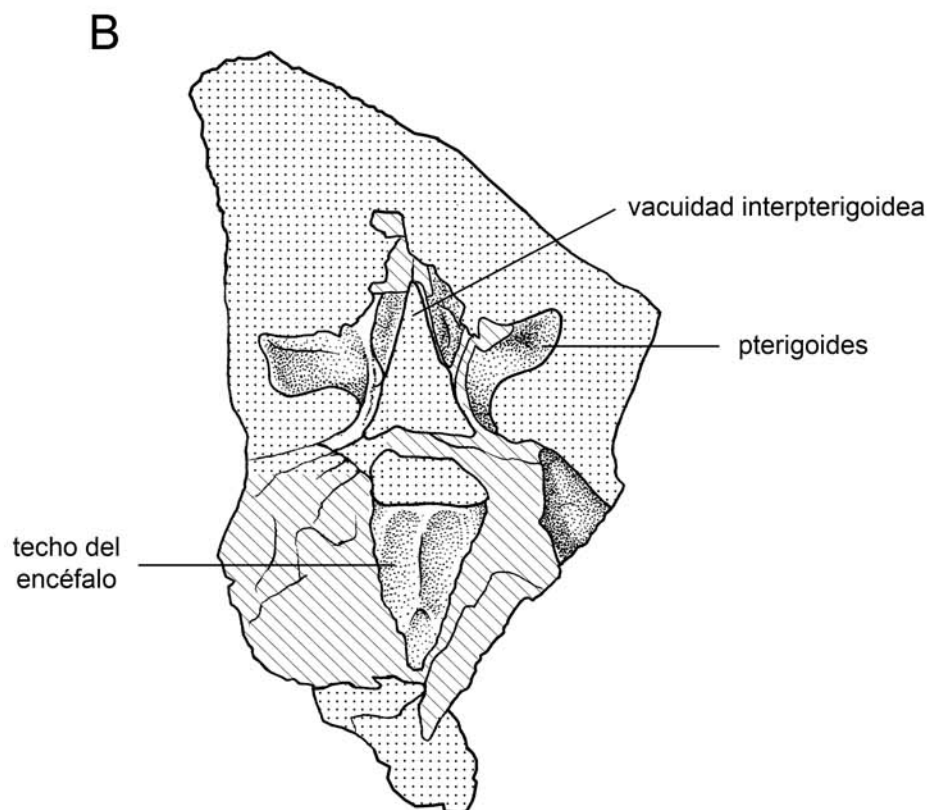


Figura 3.14. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral de la contracara del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152. B- Dibujo de la vista ventral de la contracara del cráneo del holotipo MPEF-PV 1152.

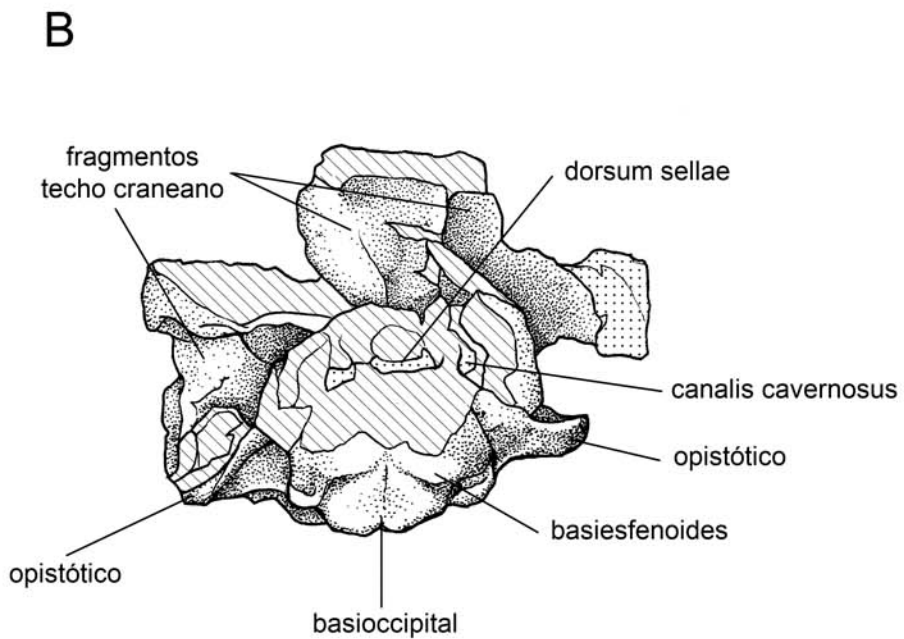
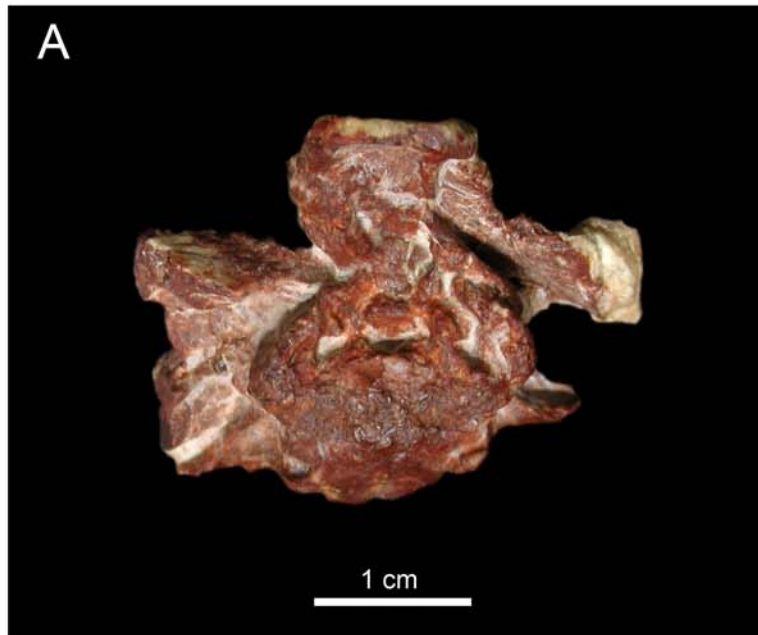
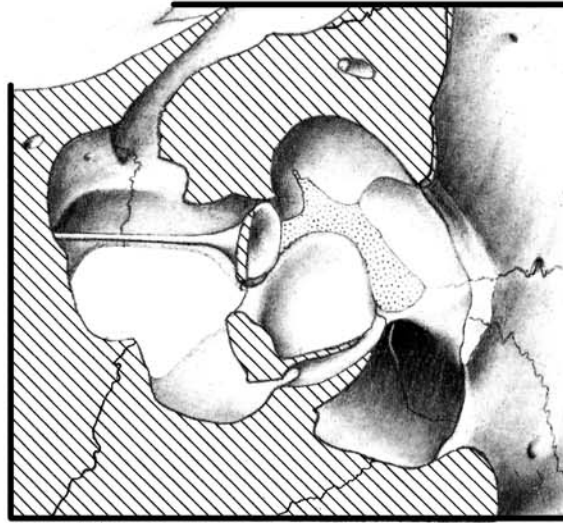


Figura 3.15. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista anterior del cráneo MPEF-PV 1875A. B- Dibujo de la vista anterior del cráneo MPEF-PV 1875A.

A



B

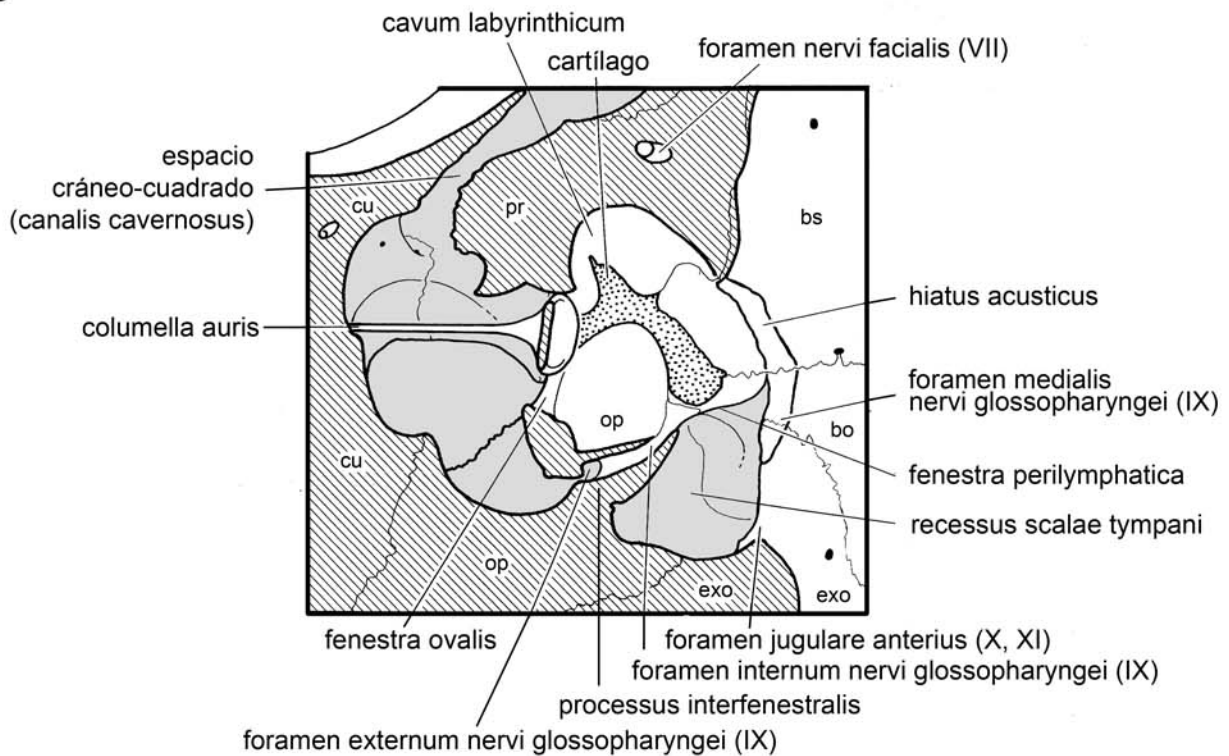


Figura 3.16. Vista dorsal de la región ótica izquierda seccionada de *Chelydra serpentina* (AMNH 67015) [modificado de Gaffney (1979)]. A- Dibujo en detalle. B- Dibujo esquemático con las estructuras señaladas, en gris se observa el cavum acustico-jugulare formado por el espacio cráneo-cuadrado (reducido a un canalis cavernosus) y el recessus scalae tympani. Abreviaturas: bs: basiesfenoides; bo: basioccipital; cu: cuadrado; exo: exoccipital; op: opistótico; pr: proótico.

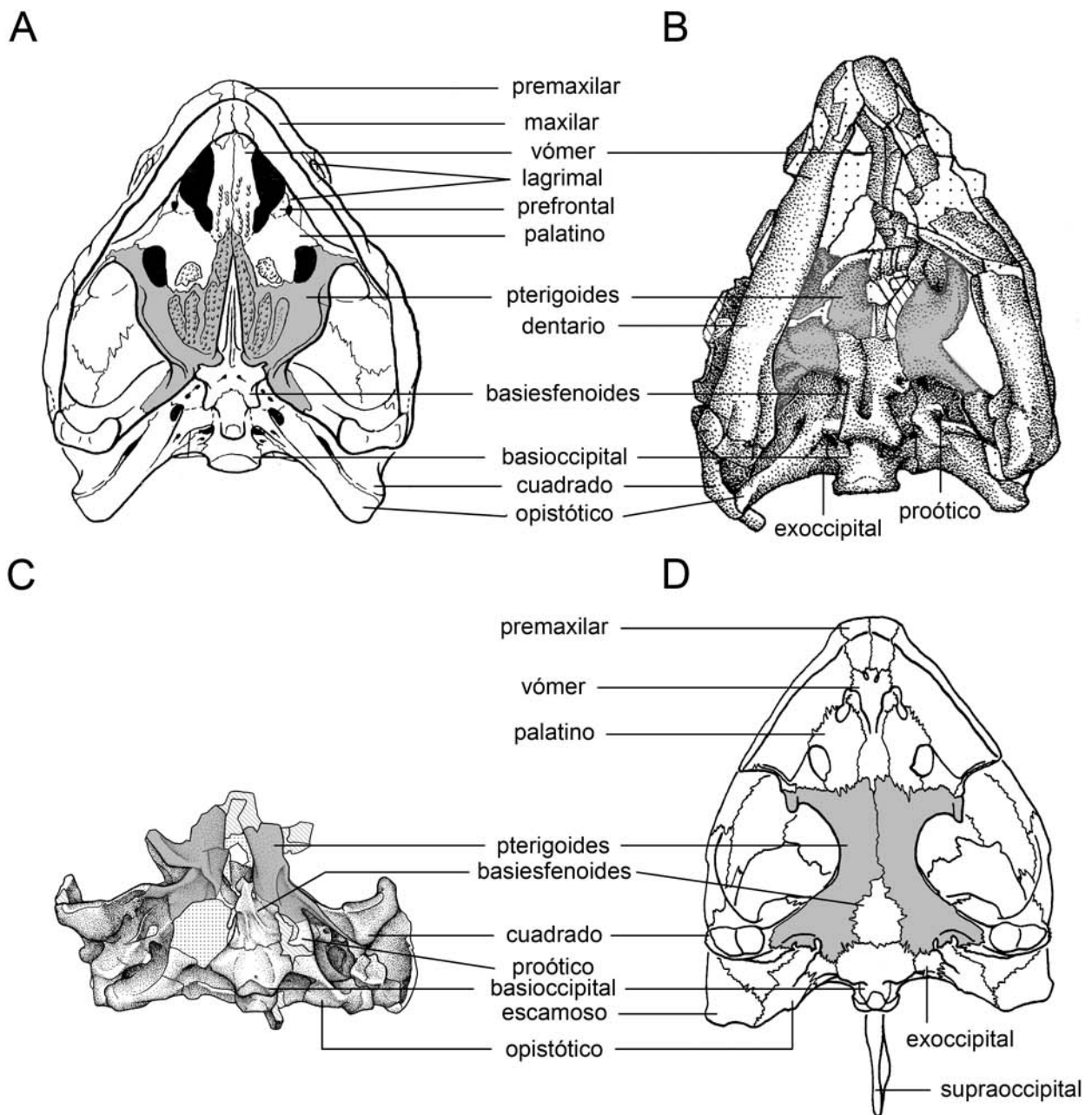


Figura 3.17. Comparación del espacio cráneo-cuadrado en las tortugas. A- Espacio cráneo-cuadrado de *Proganochelys quenstedti* en vista ventral (modificado de Gaffney, 1990). B- Espacio cráneo-cuadrado de *Palaeochersis talampayensis* en vista ventral (modificado de Sterli et al., 2007). C- Espacio cráneo-cuadrado de *Condorchelys antiqua* en vista ventral. D- Espacio cráneo-cuadrado en vista ventral de cryptodiras modernas ejemplificado por *Chelydra serpentina*. En gris: extensión del pterigoides.

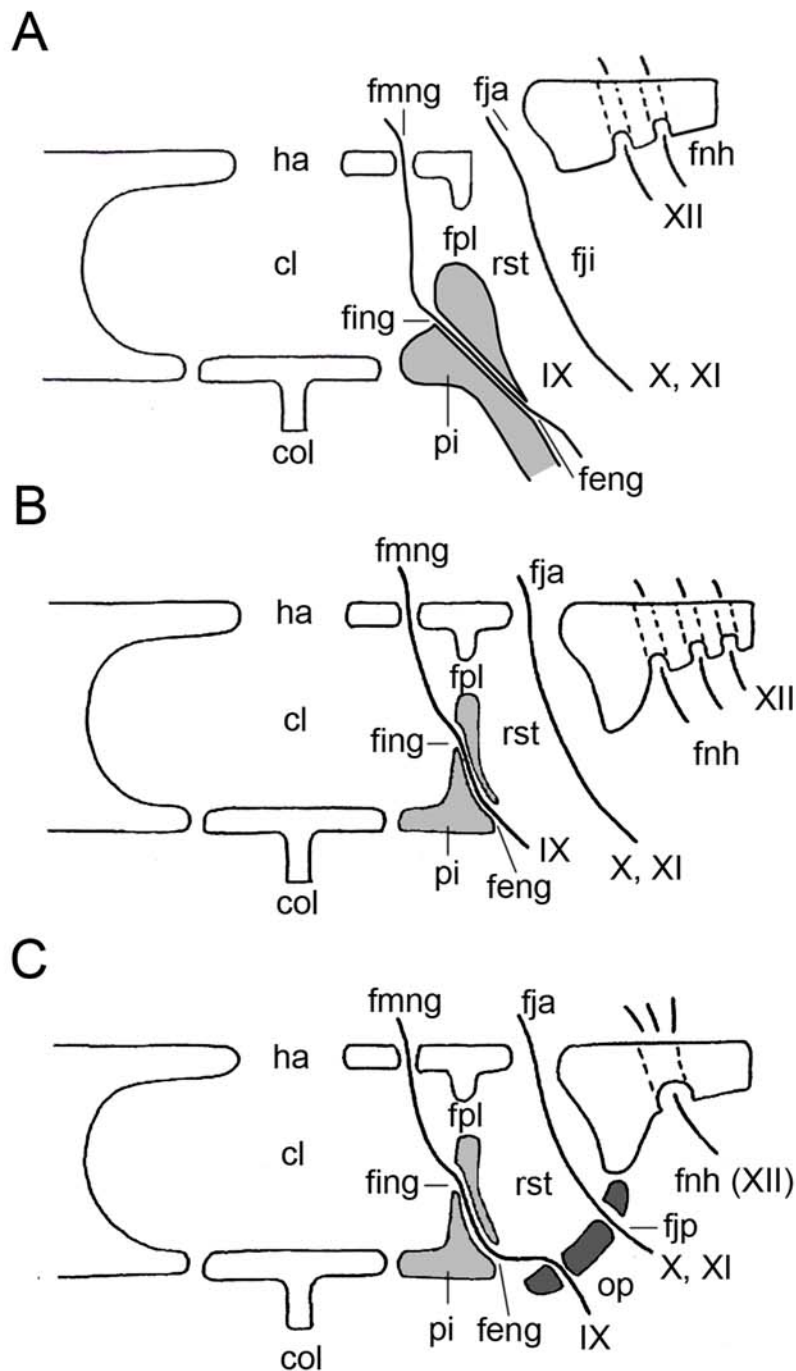


Figura 3.18. Comparación de los distintos tipos de recessus scalae tympani en tortugas. A- Recessus scalae tympani en *Proganochelys quenstedti*, *Palaeochersis talampayensis*, *Australochelys africanus*, *Kayentachelys aprix* y *Condorchelys antiqua*. Reconstrucción basada principalmente en los nuevos datos de *Kayentachelys aprix* aportados por Sterli y Joyce (2007). B- Recessus scalae tympani en *Plesiochelys*, *Nothoemys* y *Thalassemys moseri* (modificado de Rieppel, 1980). C- Recessus scalae tympani en tortugas modernas ejemplificado por *Testudo* (modificado de Rieppel, 1980). Abreviaturas: cl: cavum labyrinthicum; col: columella auris; feng: foramen externum nervi glossopharyngei; fing: foramen internum nervi glossopharyngei; fja: foramen jugulare anterius; fji: foramen jugulare intermedium; fjp: foramen jugulare posterius; fmng: foramen medialis nervi glossopharyngei; fnh: foramen nervi hypoglossi; fpl: fenestra perylimphatica; ha: hiatus acusticus; op: opistótico; pi: processus interfenes-tralis; rst: recessus scalae tympani; IX: nervio glosofaringeo; X: nervio vago; XI: nervio accesorio del vago; XII: nervio hipogloso.

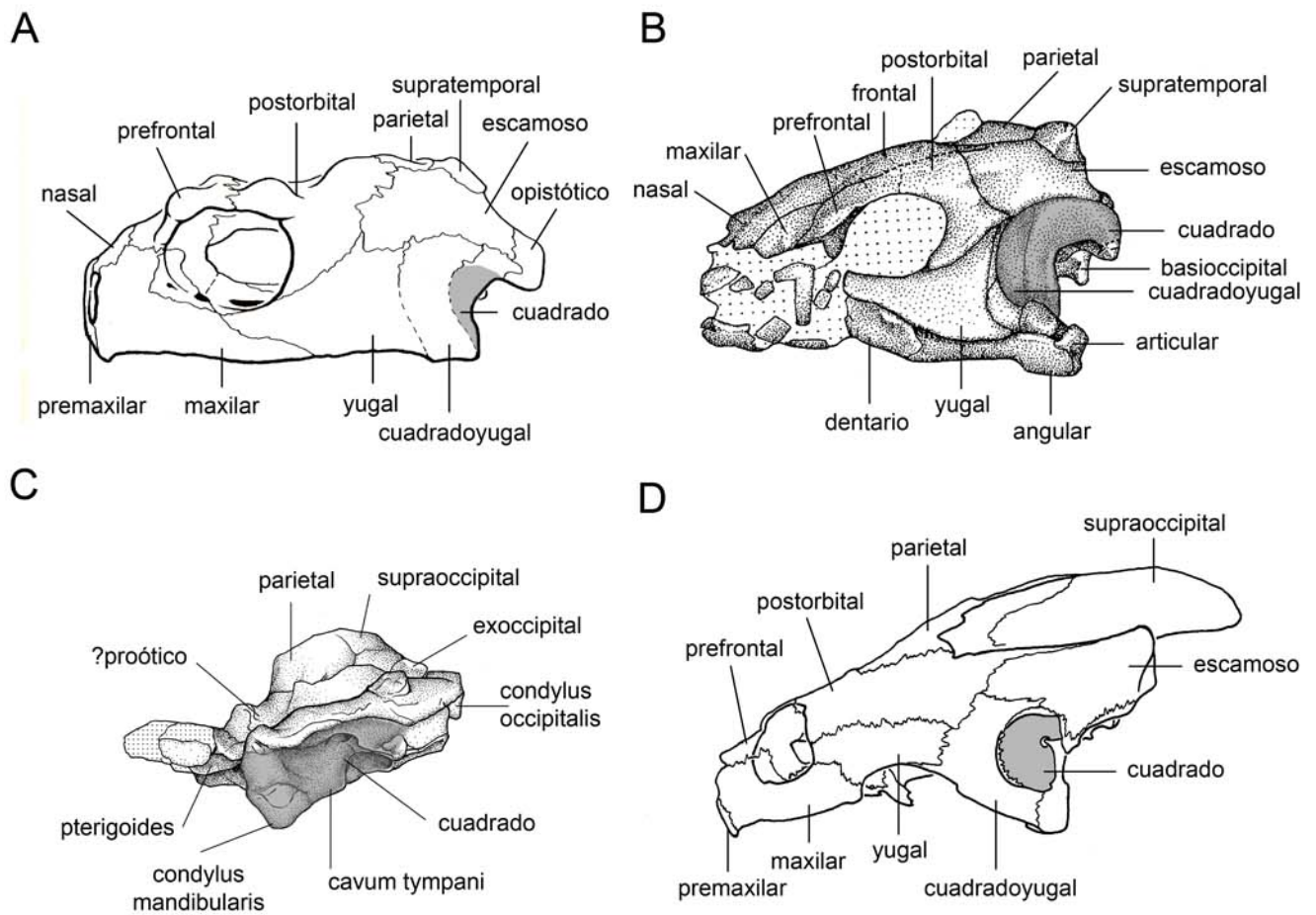


Figura 3.19. Comparación del cavum tympani en las tortugas. A- Cavum tympani en *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). B- Cavum tympani en *Palaeochersis tayloriensis* (modificado de Sterli et al., 2007). C- Cavum tympani en *Condorchelys antiqua*. D- Cavum tympani en tortugas modernas ejemplificado por *Chelydra serpentina*. En gris: cavum tympani.

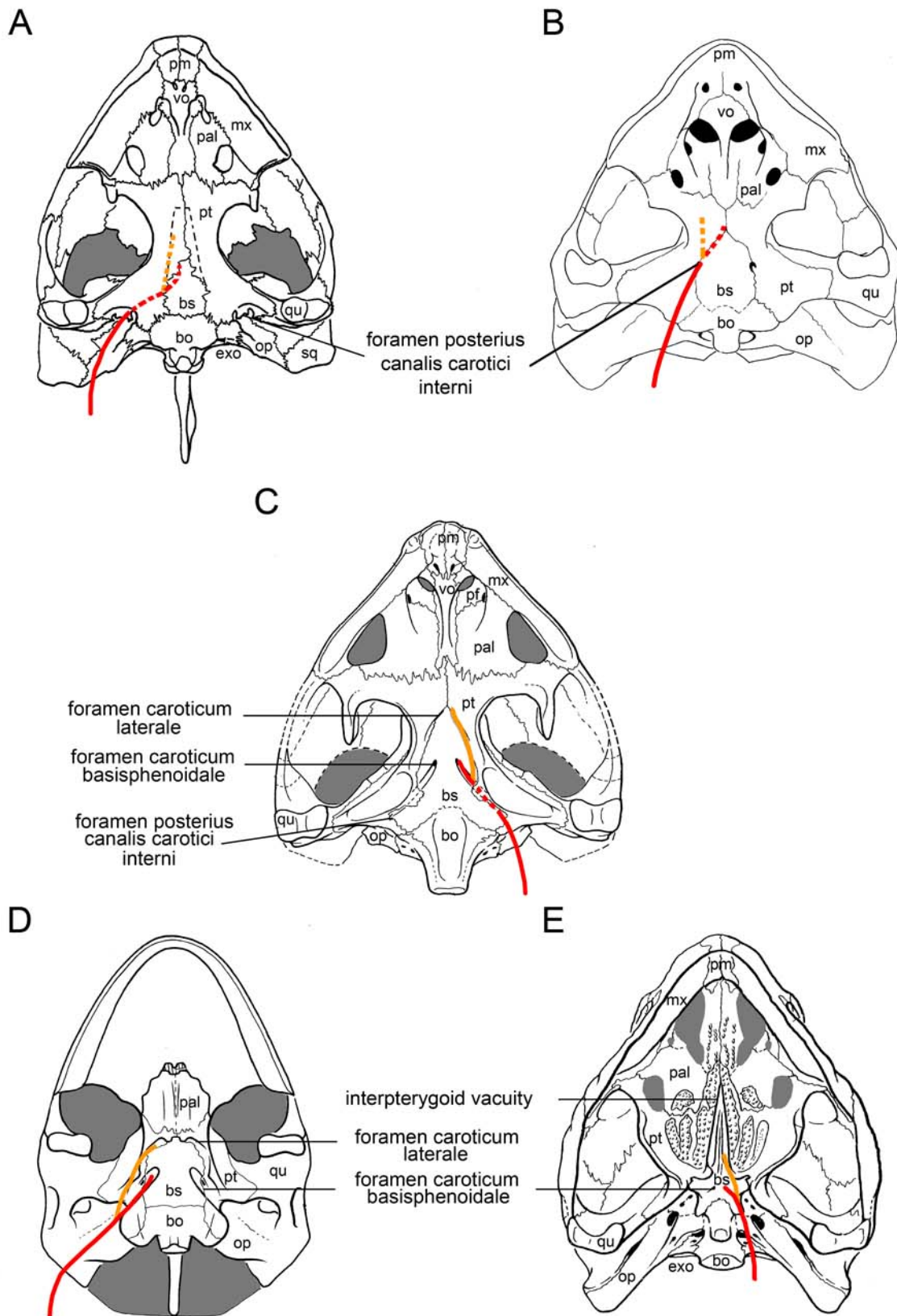


Figura 3.20. Comparación de la posición del foramen posterior canalis carotici interni y foramen caroticum laterale en las tortugas. A- *Chelydra serpentina* (modificado de Gaffney, 1979). B- *Baena arenosa* (modificado de Gaffney, 1972). C- *Dracochelys bicuspis* (modificado de Gaffney y Ye, 1992). D- *Kallokibotion bajazidi* (modificado de Gaffney y Meylan, 1992). E- *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). Abreviaturas: bs: basiesfenoides; bo: basioccipital; cu: cuadrado; cy: cuadradoyugal; es: escamoso; exo: exoccipital; mx: maxilar; op: opistótico; pal: palatino; pf: prefrontal; pm: premaxilar; pt: pterigoides; vo: vómer; y: yugal. En rojo: arteria carótida interna; en naranja: arteria carótida lateral; línea continua: recorrido de las arterias fuera del cráneo; línea de puntos: indica el recorrido de la arterias dentro del cráneo.

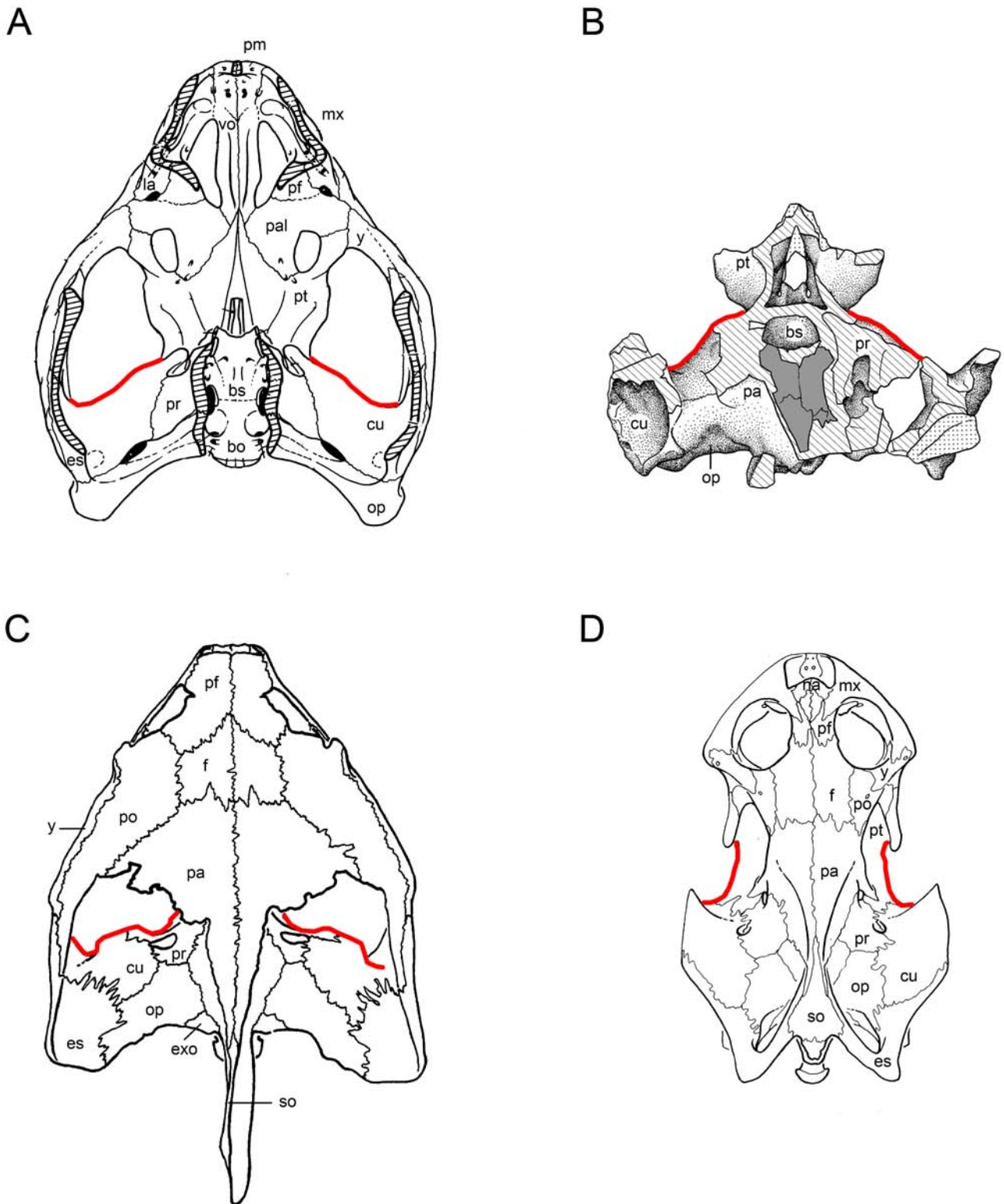


Figura 3.21. Comparación del margen posterior de la fenestra temporalis inferior en las tortugas. A- *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). B- *Conдорchelys antiqua*. C- *Chelydra serpentina* (una cryptodira). D. *Hydromedusa tectifera* (una pleurodira). Abreviaturas: bs, basiesfenoides; bo, basioccipital; cu, cuadrado; es, escamoso; exo, exoccipital; f, frontal; la, lagrimal; mx, maxilar; na, nasal; op, opistótico; pa, parietal; pal, palatino; pm, premaxilar; pf, prefrontal; po, postorbital; pt, pterigoides; so, supraoccipital; vo, vómer; y, yugal.

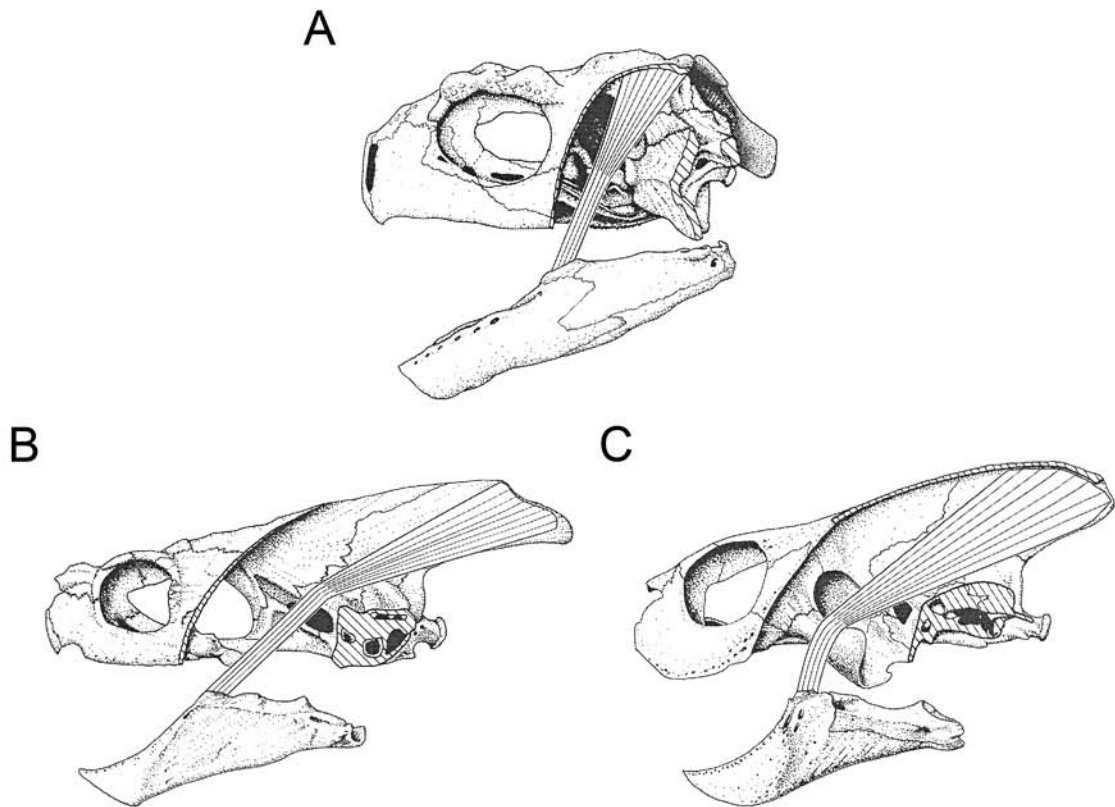


Figura 3.22. Comparación de la dirección de la musculatura aductora en las tortugas (modificado de Joyce, 2007). A- En *Proganochelys quenstedti*. B- En criptodiras. C- En pleurodiras.

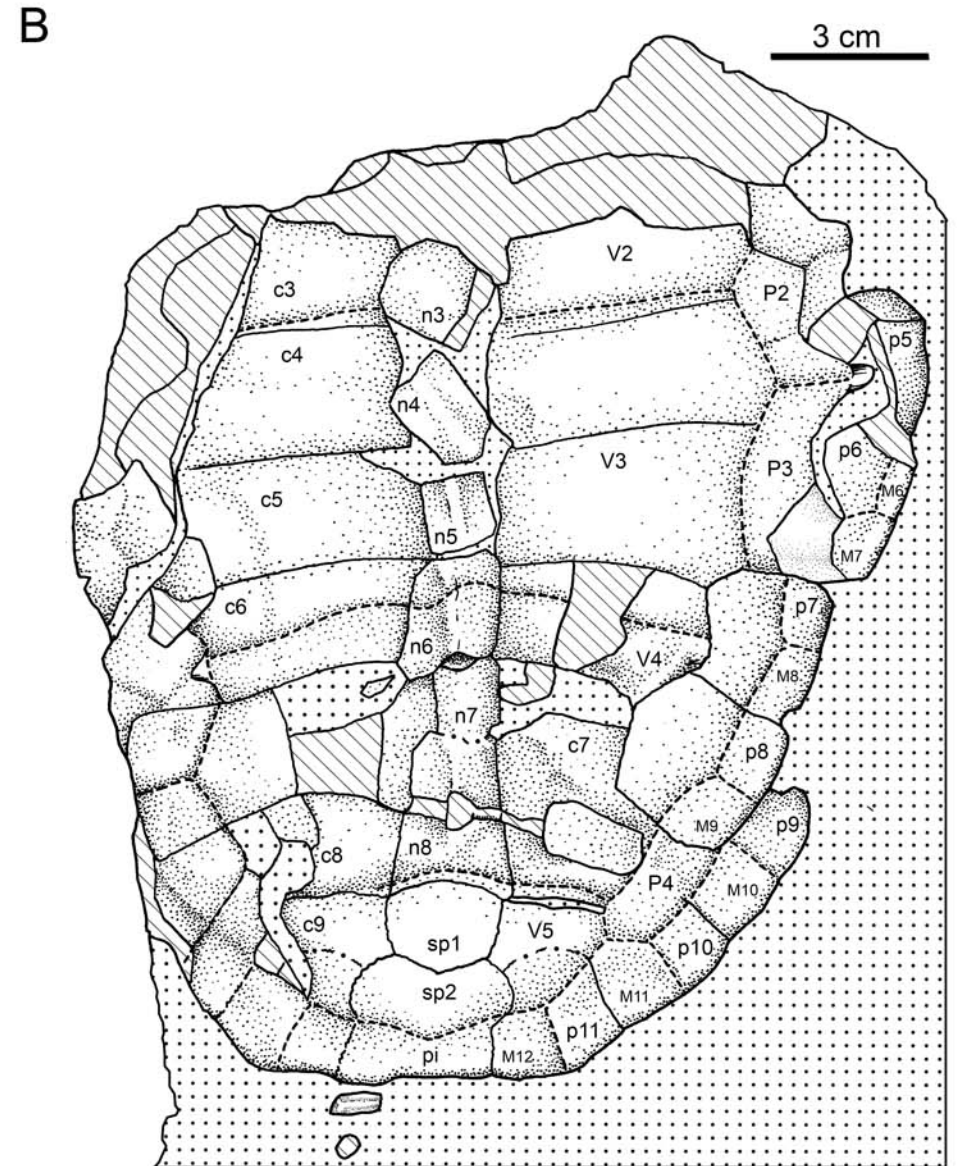


Figura 3.23. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del caparazón MPEF-PV 3132. B- Dibujo de la vista dorsal del caparazón MPEF-PV 3132. Abreviaturas: ver Figura 1.1.



B

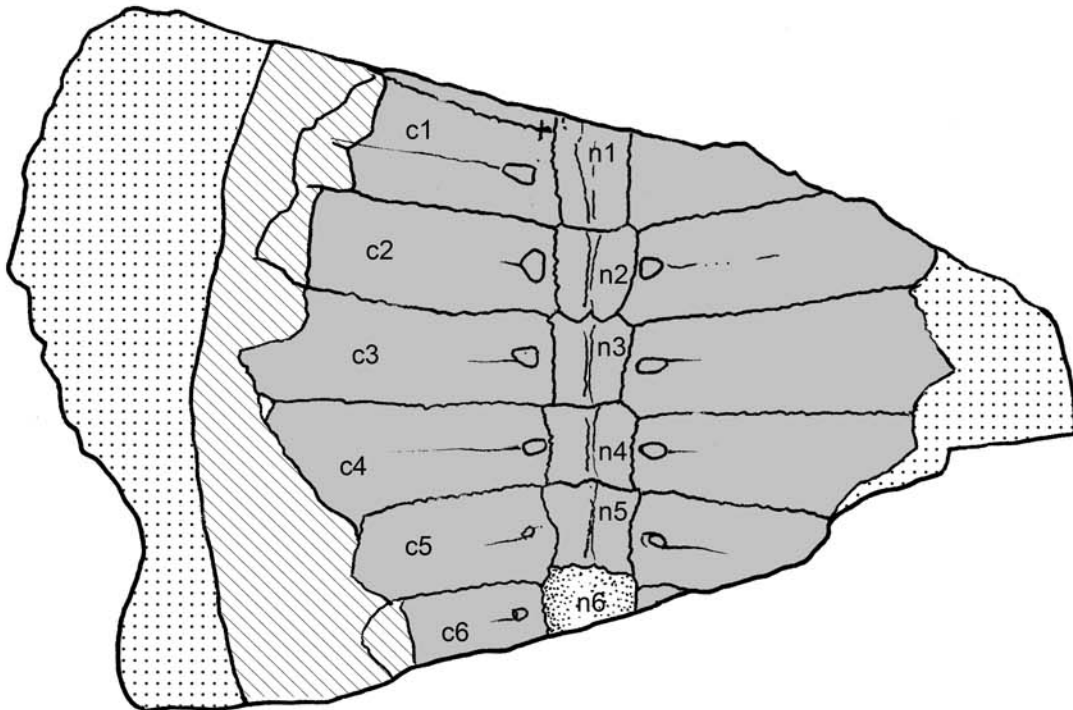


Figura 3.24. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del caparazón MPEF-PV 3147. B- Dibujo de la vista ventral del caparazón MPEF-PV 3147. Abreviaturas: ver Figura 1.1.

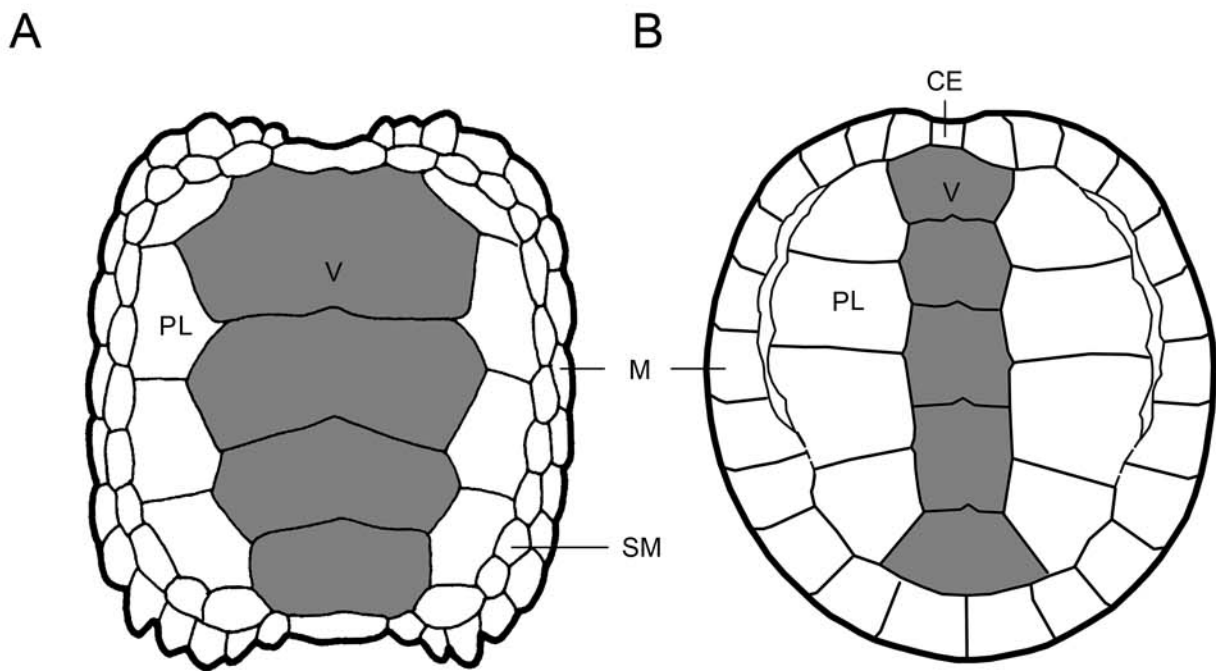


Figura 3.25. Comparación entre los patrones de escudos del caparazón de diferentes tortugas. A- *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). B- *Siamochelys peninsularis* (modificado de Tong et al., 2002). Abreviaturas: ver Figura 1.1.

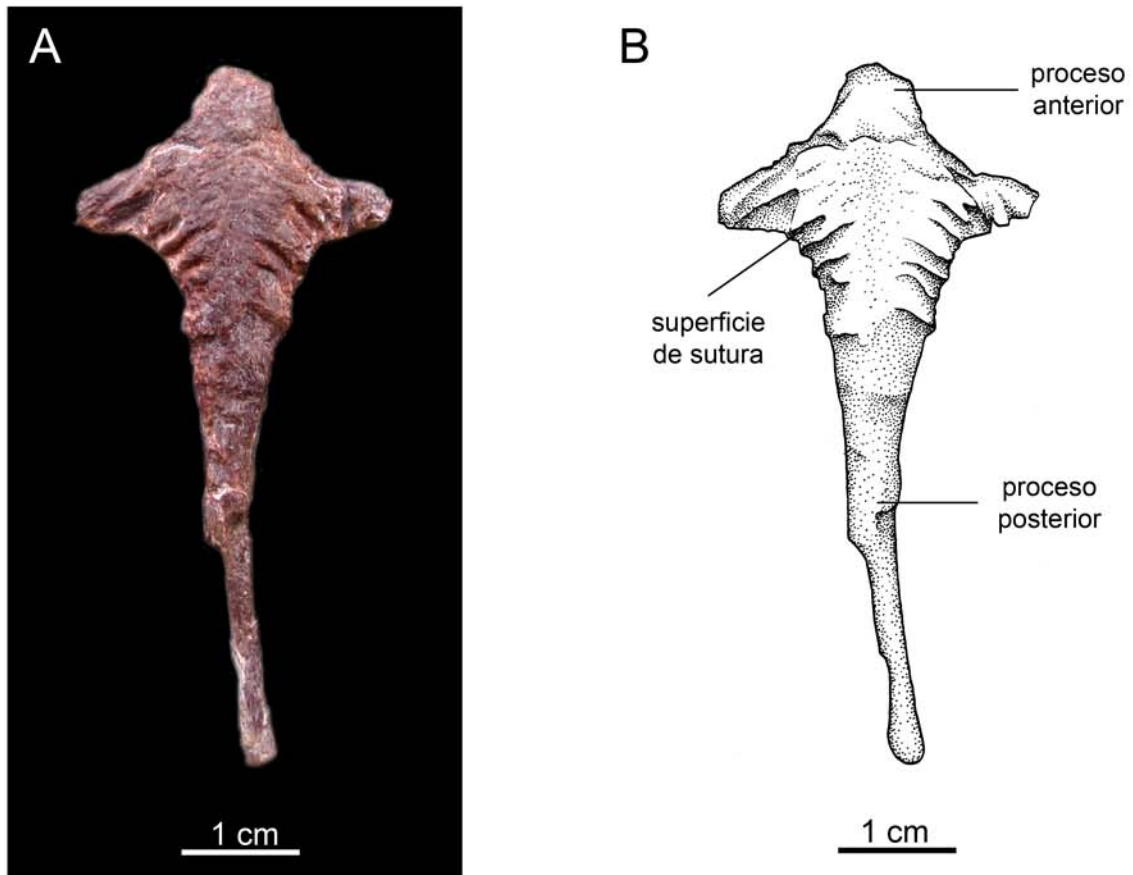


Figura 3.26. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del entoplastrón MPEF-PV 3134. B- Dibujo de la vista ventral del entoplastrón MPEF-PV 3134.

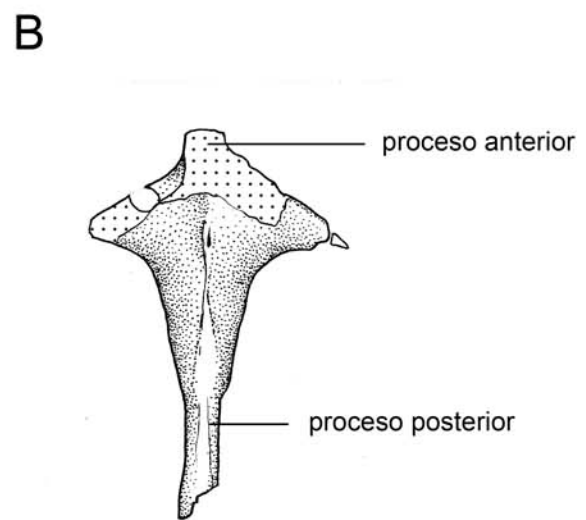


Figura 3.27. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del entoplastrón MPEF-PV 3134. B- Dibujo de la vista dorsal del entoplastrón MPEF-PV 3134.

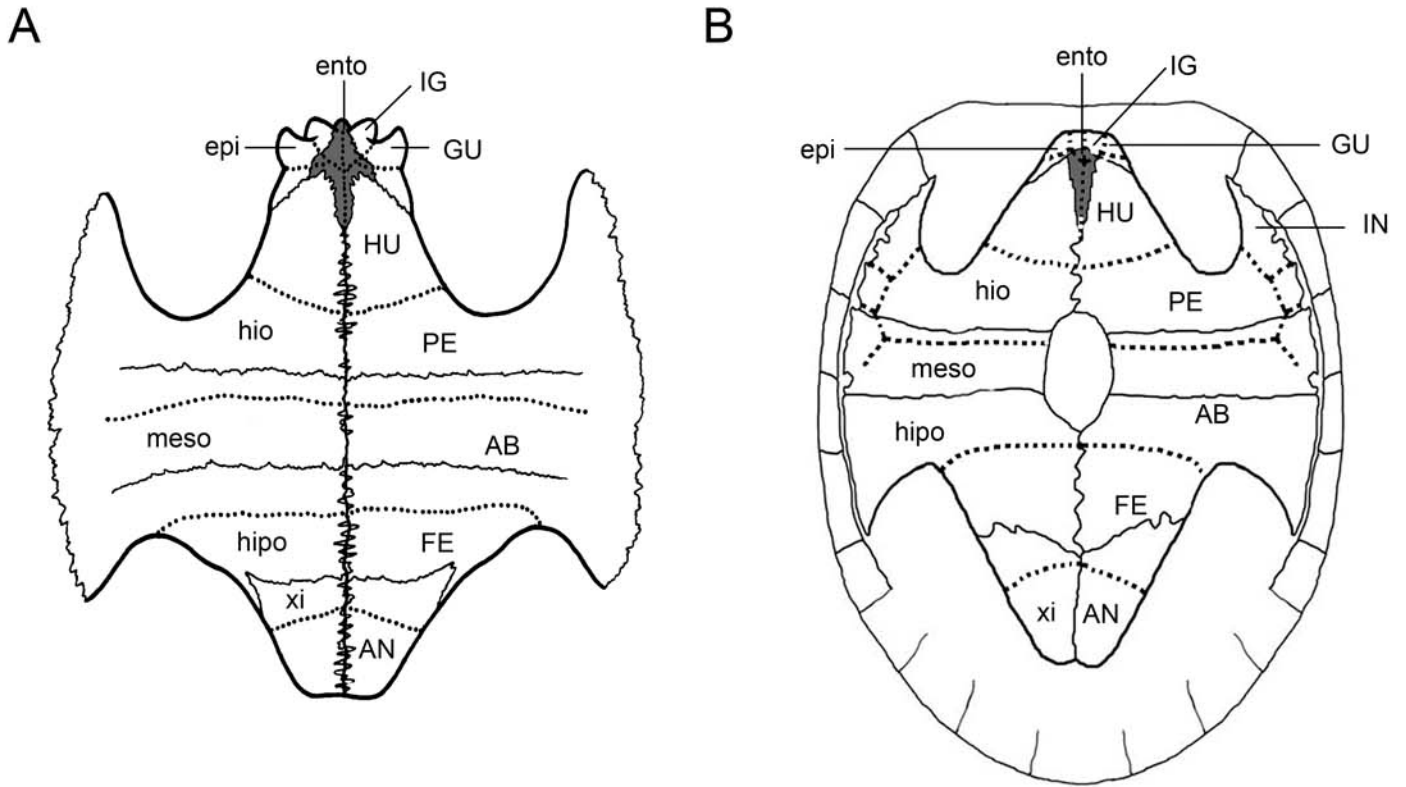


Figura 3.28. Comparación entre los distintos tipos de entoplastrón en las tortugas. A- *Proganochelys quenstedti* (modificado de Gaffney, 1990). B- *Heckerochelys romani* (modificado de Sukhanov, 2006). Placas óseas: ento, entoplastrón; epi, epiplastrón; hio, hioplastrón; hipo, hipoplastrón; meso, mesoplastrón; xi, xifiplastrón. Escudos: AB, abdominal; AN, anal; FE, femoral; GU, gular; HU, humeral; IG, intergular; IN, inframarginal; PE, pectoral.

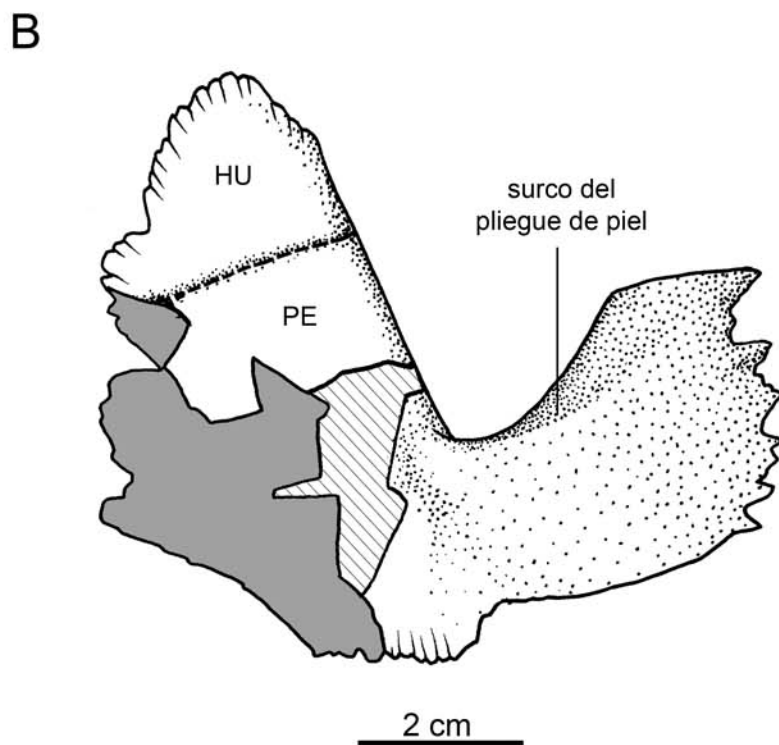
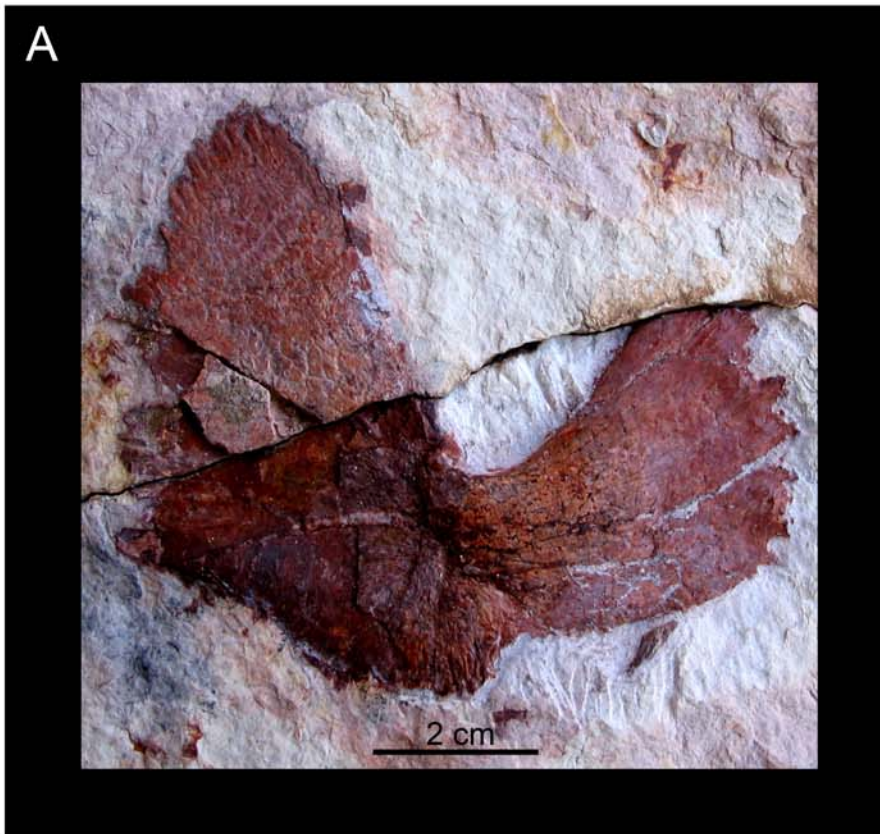


Figura 3.29. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del hioplastrón MPEF-PV 3136. B- Dibujo de la vista ventral del hioplastrón MPEF-PV 3136. Abreviaturas: ver Figura 1.1.

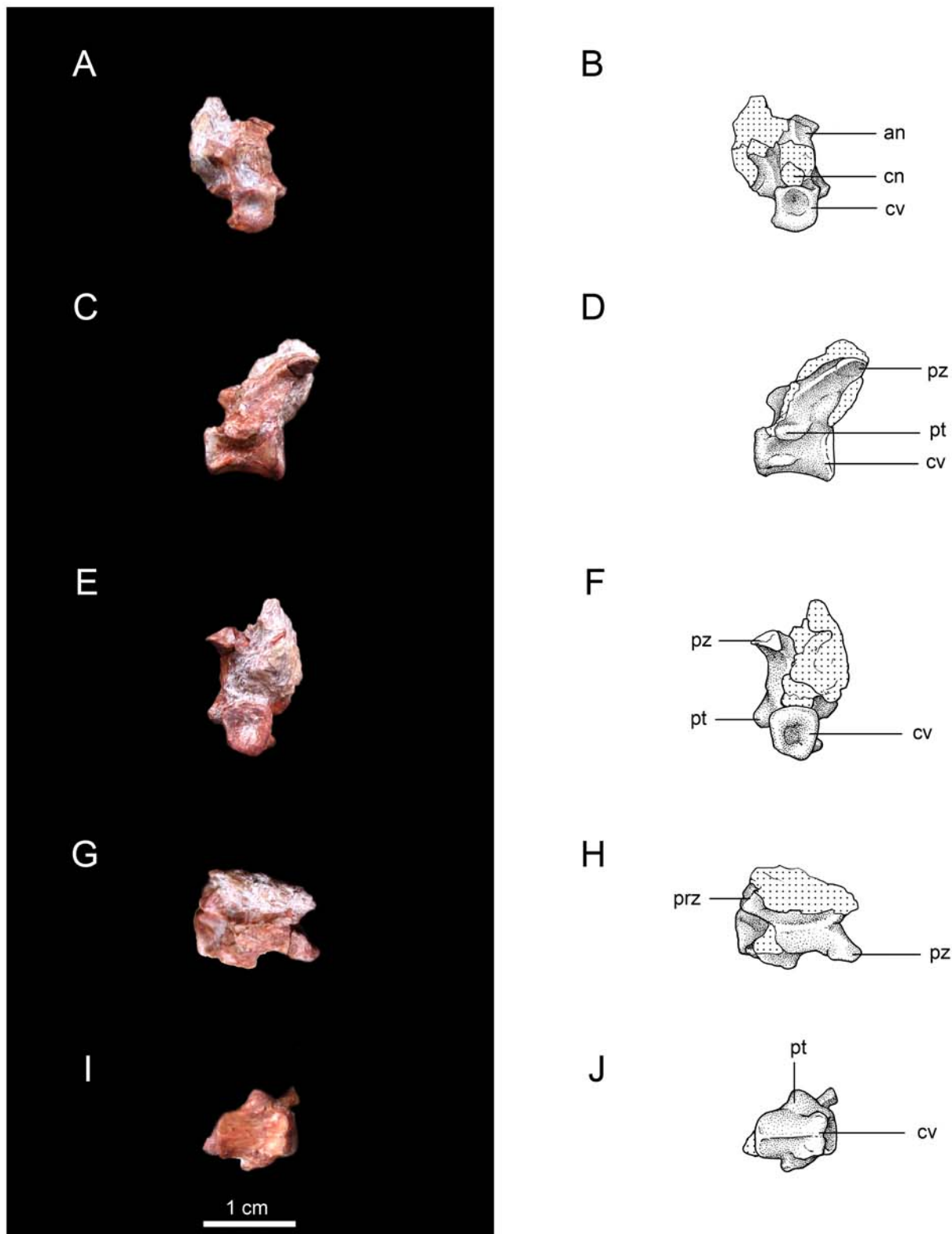


Figura 3.30. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista anterior de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. B- Dibujo de la vista anterior de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. C- Foto de la vista lateral izquierda de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. D- Dibujo de la vista lateral izquierda de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. E- Foto de la vista posterior de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. F- Dibujo de la vista posterior de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. G- Foto de la vista dorsal de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. H- Dibujo de la vista dorsal de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. I- Foto de la vista ventral de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. J- Dibujo de la vista ventral de la vértebra cervical MPEF-PV 3155. Abreviaturas: an, arco neural; cn, canal neural; cv, centro vertebral; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis.

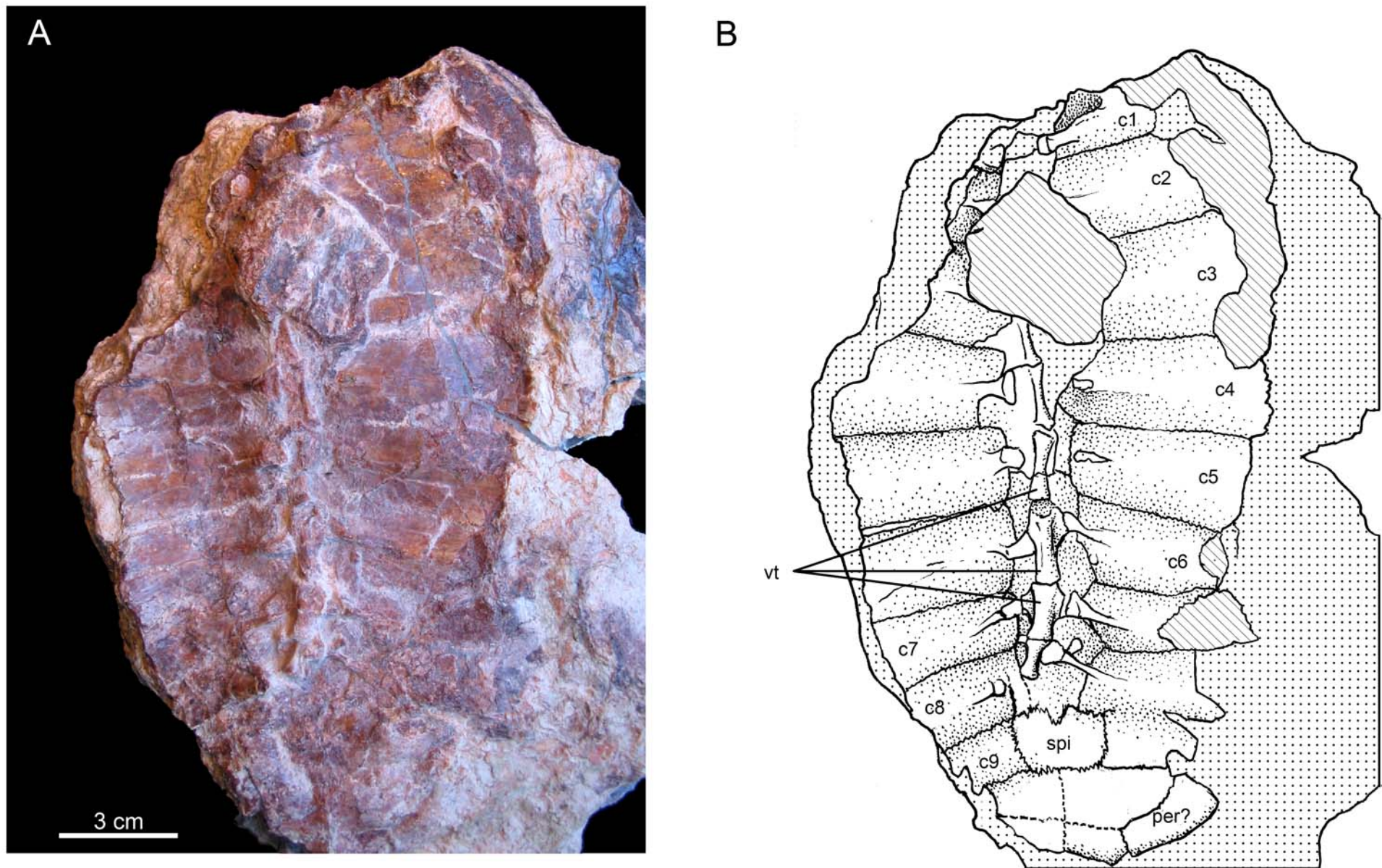


Figura 3.31. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista ventral del caparazón MPEF-PV 1783A. B- Dibujo de la vista ventral del caparazón MPEF-PV 1783A. Abreviaturas: vt, vértebras torácicas y ver Figura 1.1.

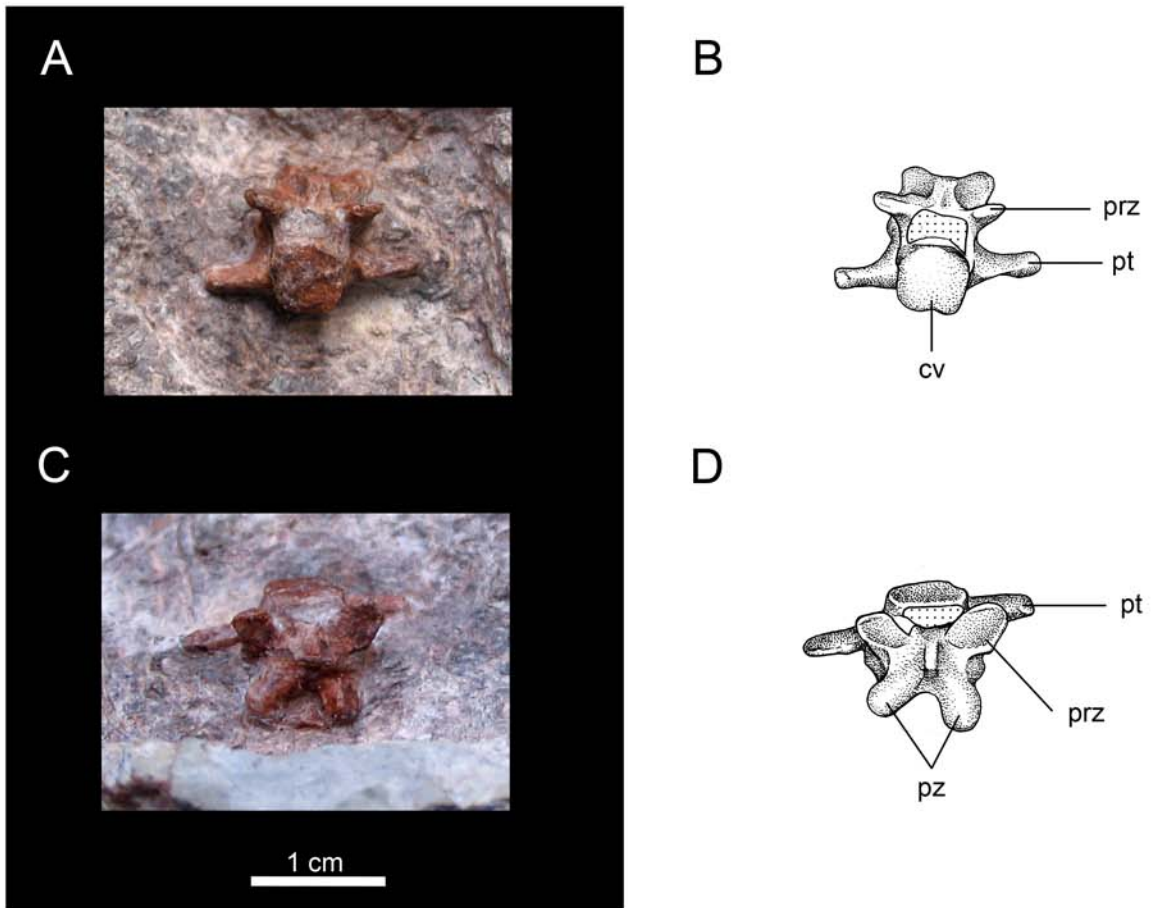


Figura 3.32. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista anterior de la vértebra caudal MPEF-PV 3158. B- Dibujo de la vista anterior de la vértebra caudal MPEF-PV 3158. C- Foto de la vista dorsal de la vértebra caudal MPEF-PV 3158. D- Dibujo de la vista dorsal de la vértebra caudal MPEF-PV 3158. Abreviaturas: ver figura 3.31.

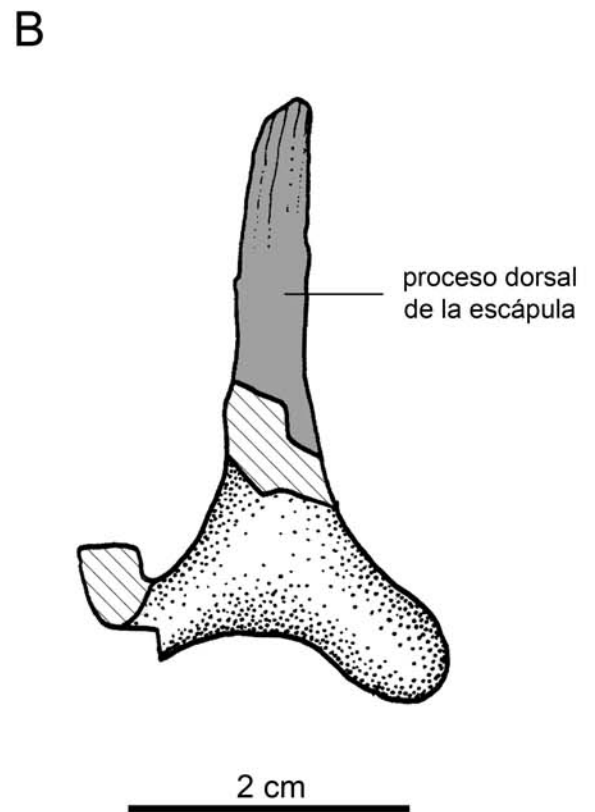
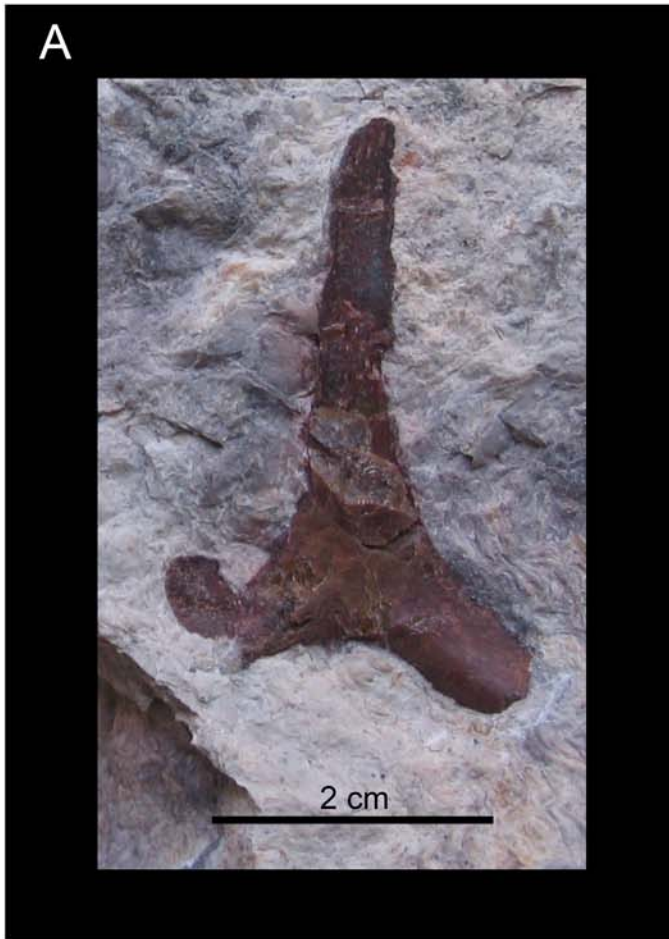


Figura 3.33. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista medial de la cintura escapular MPEF-PV 3133. B- Dibujo de la vista medial de la cintura escapular MPEF-PV

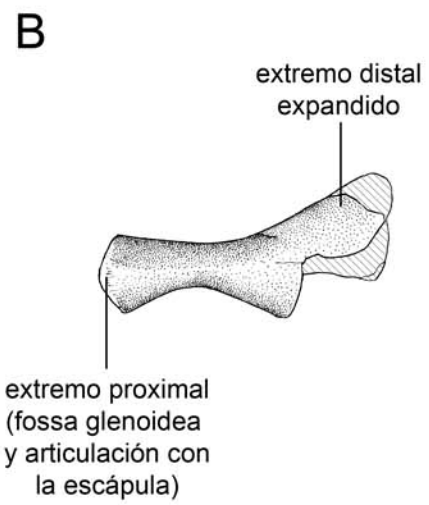
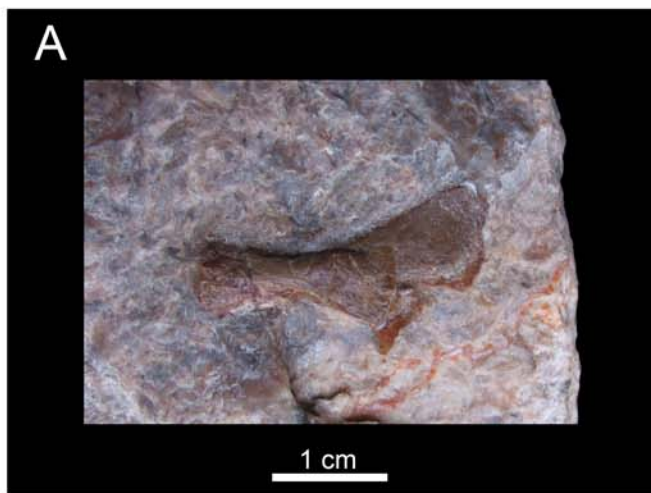


Figura 3.34. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto del coracoides MPEF-PV 3148. B- Dibujo del coracoides MPEF-PV 3148.

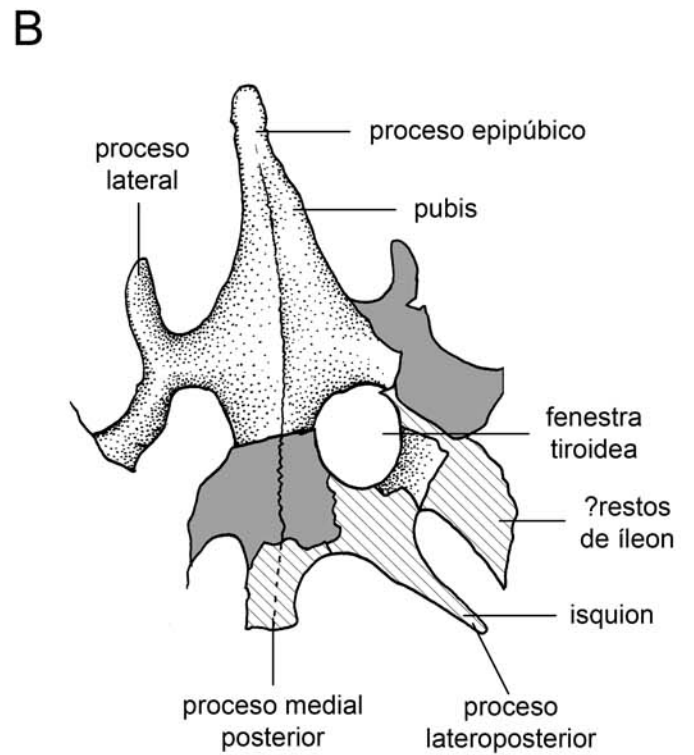
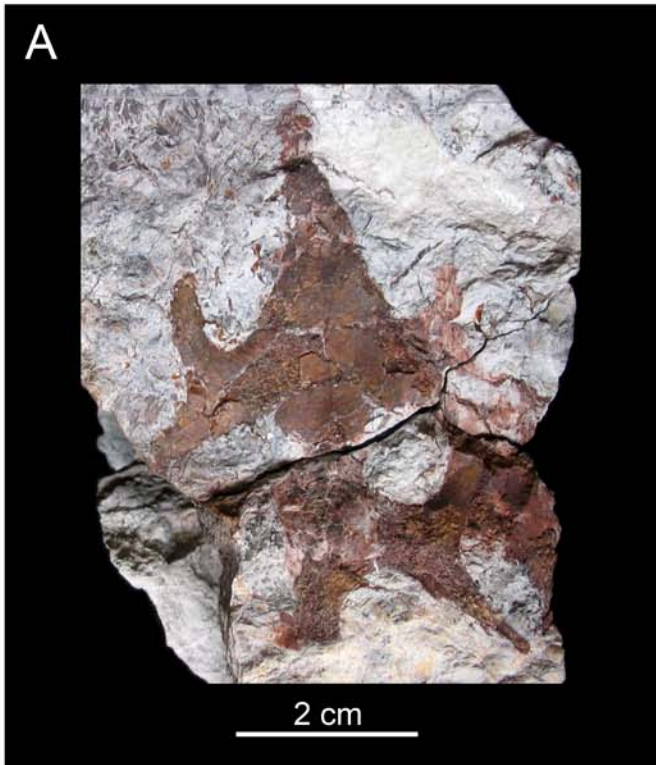


Figura 3.35. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto dorsal de la cintura pélvica MPEF-PV 3135. B- Dibujo dorsal de la cintura pélvica MPEF-PV 3135.

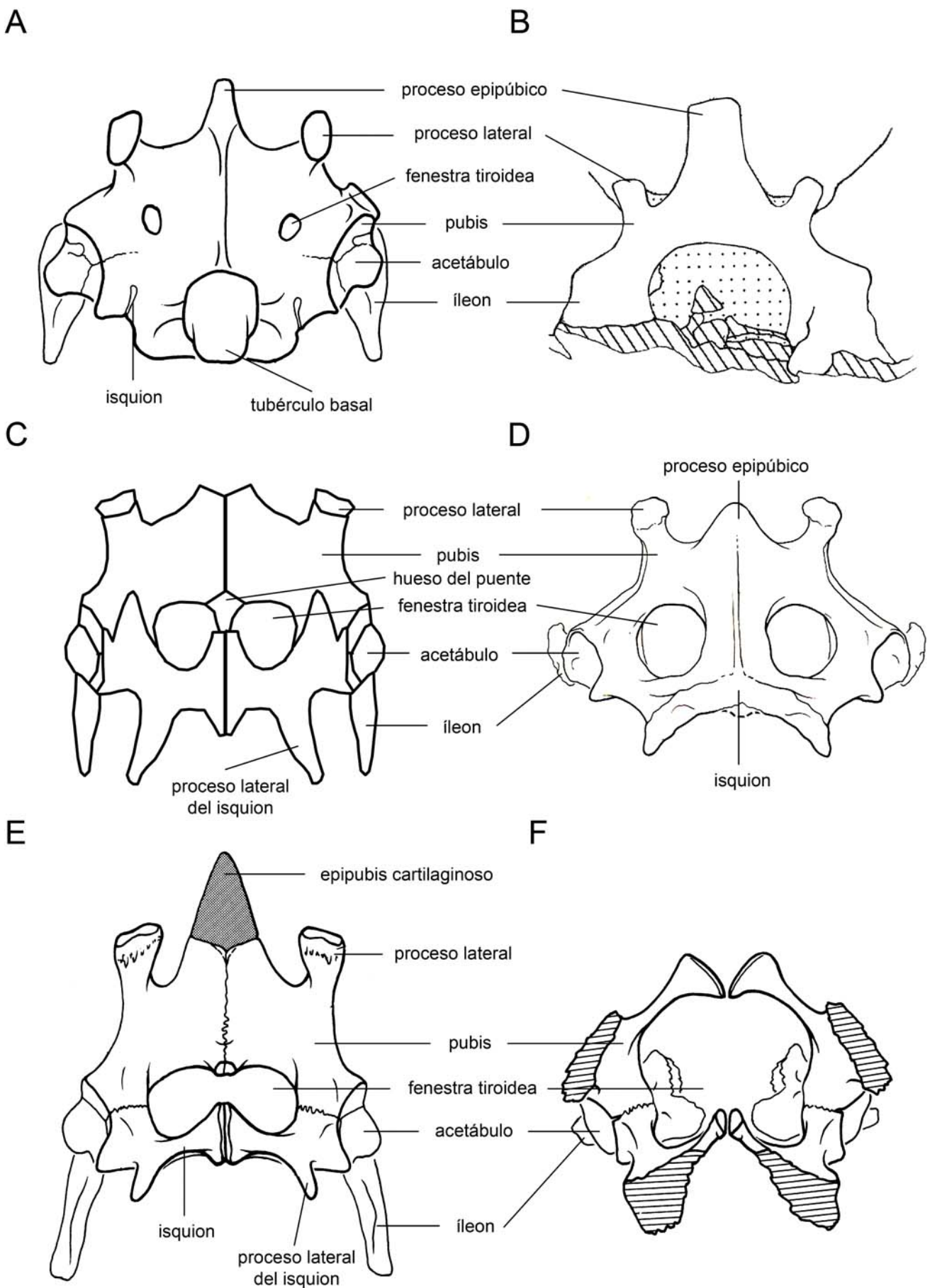
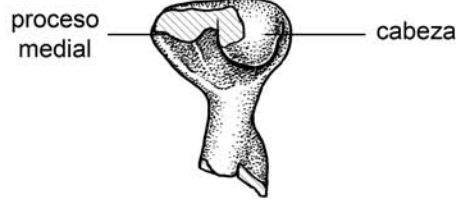


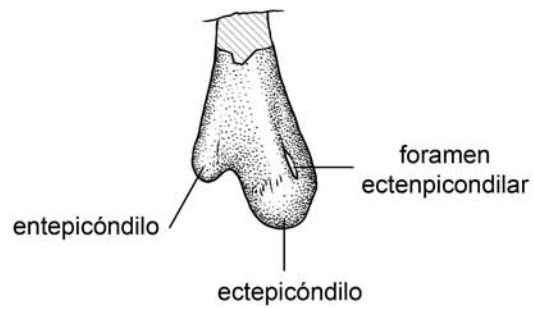
Figura 3.36. Comparación de distintos tipos de cintura pélvica en las tortugas en vista ventral (excepto en *Palaeochersis talampayensis* cuya vista es dorsal). A- *Proganochelys quenstedtii* (modificado de Gaffney, 1990). B- *Palaeochersis talampayensis* (modificado de Sterli et al., 2007). C- *Xinjiangchelys qigensis* (modificado de Matzke et al., 2004). D- *Meiolania platyceps* (modificado de Gaffney (1996). E- *Macrolemys temmincki* (modificado de Gaffney, 1990). F- *Podocnemis expansa* (modificado de Gaffney, 1990).



B



D



F

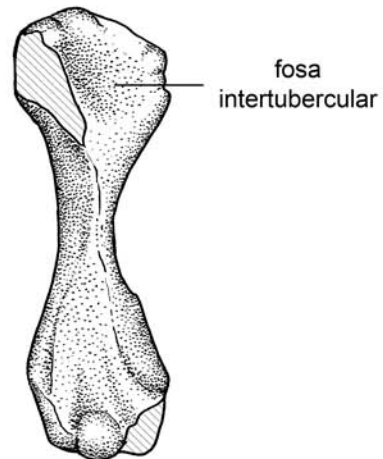
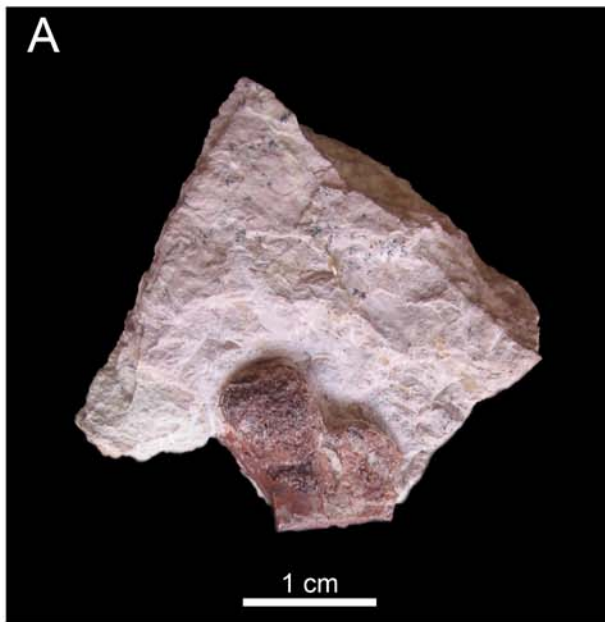


Figura 3.37. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal de la parte proximal del húmero derecho MPEF-PV 3153. B- Dibujo de la vista dorsal de la parte proximal del húmero derecho MPEF-PV 3153. C- Foto de la vista dorsal de la parte distal del húmero derecho MPEF-PV 3150. D- Dibujo de la vista dorsal de la parte distal del húmero derecho MPEF-PV 3150. E- Foto de la vista ventral del húmero izquierdo MPEF-PV 1784. F- Dibujo de la vista ventral del húmero izquierdo MPEF-PV 1784.



B

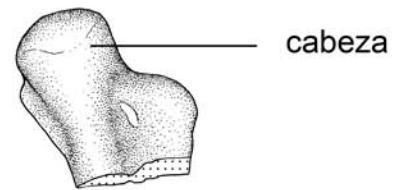


Figura 3.38. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal del extremo proximal del fémur derecho MPEF-PV 3152. B- Dibujo de la vista dorsal del extremo proximal del fémur derecho MPEF-PV 3152.

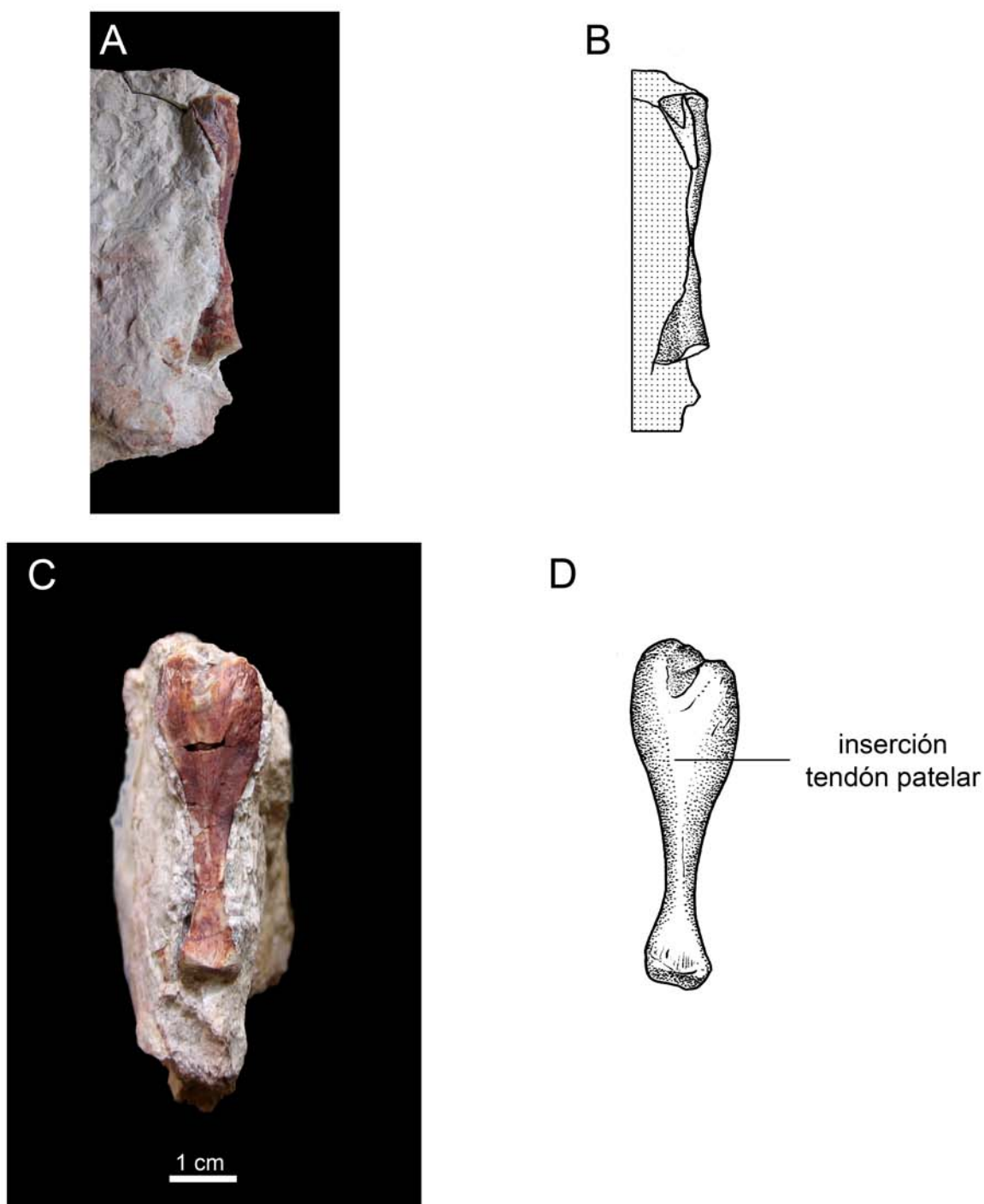


Figura 3.39. *Condorchelys antiqua*. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Foto de la vista dorsal de la tibia izquierda MPEF-PV 3154. B- Dibujo de la vista dorsal de la tibia izquierda MPEF-PV 3154. C- Foto de la vista lateral de la tibia izquierda MPEF-PV 3154. D- Dibujo de la vista dorsal de la tibia izquierda MPEF-PV 3154.

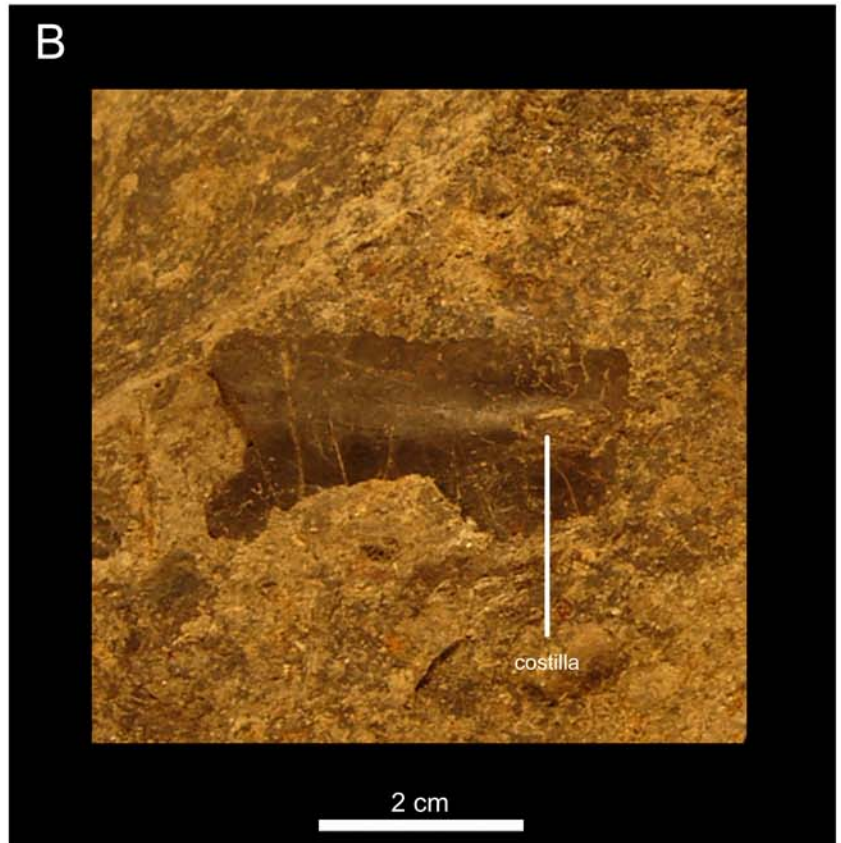


Figura 3.40. Testudinata indet. Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior. Localidad en el cañadón Bagual, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Fotografía del húmero izquierdo MPEF-PV 3163. B- Fotografía de placa costal en vista visceral MPEF-PV 3164.

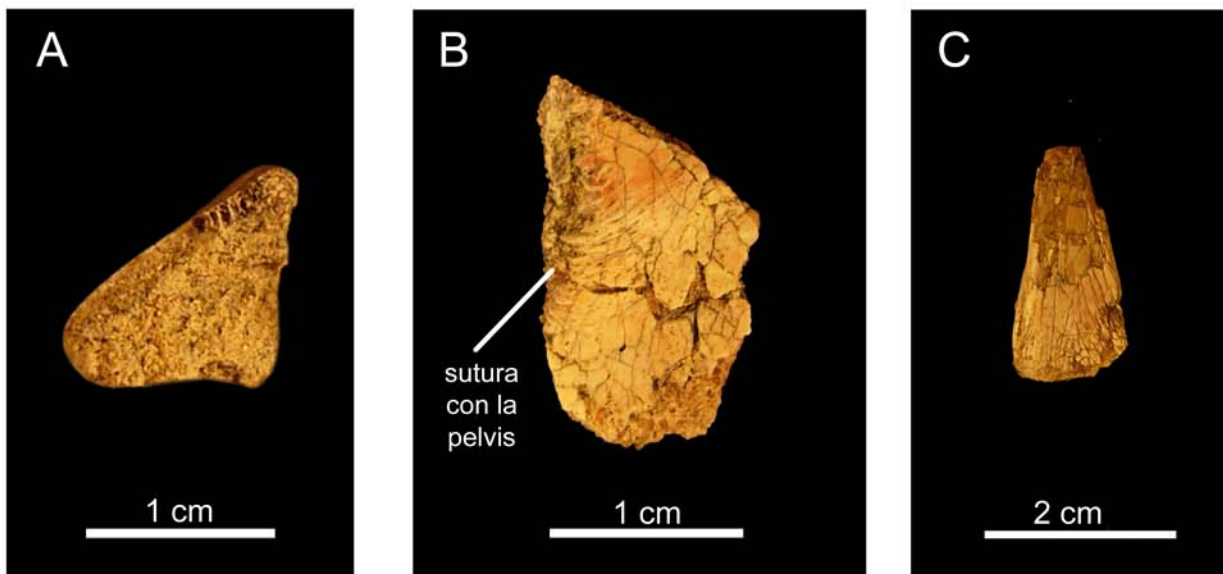


Figura 3.41. Fragmentos referidos a Chelidae, Pleurodira (MPEF-PV 3165). Formación Cañadón Calcáreo. Localidad Dionide Mesa, Cerro Cóndor, Chubut, Argentina. A- Fotografía de placa periférica del puente en corte transversal.

B- Fotografía fragmento xifiplastrón con área de sutura de la pelvis.

C- Fotografía fragmento distal de húmero izquierdo.

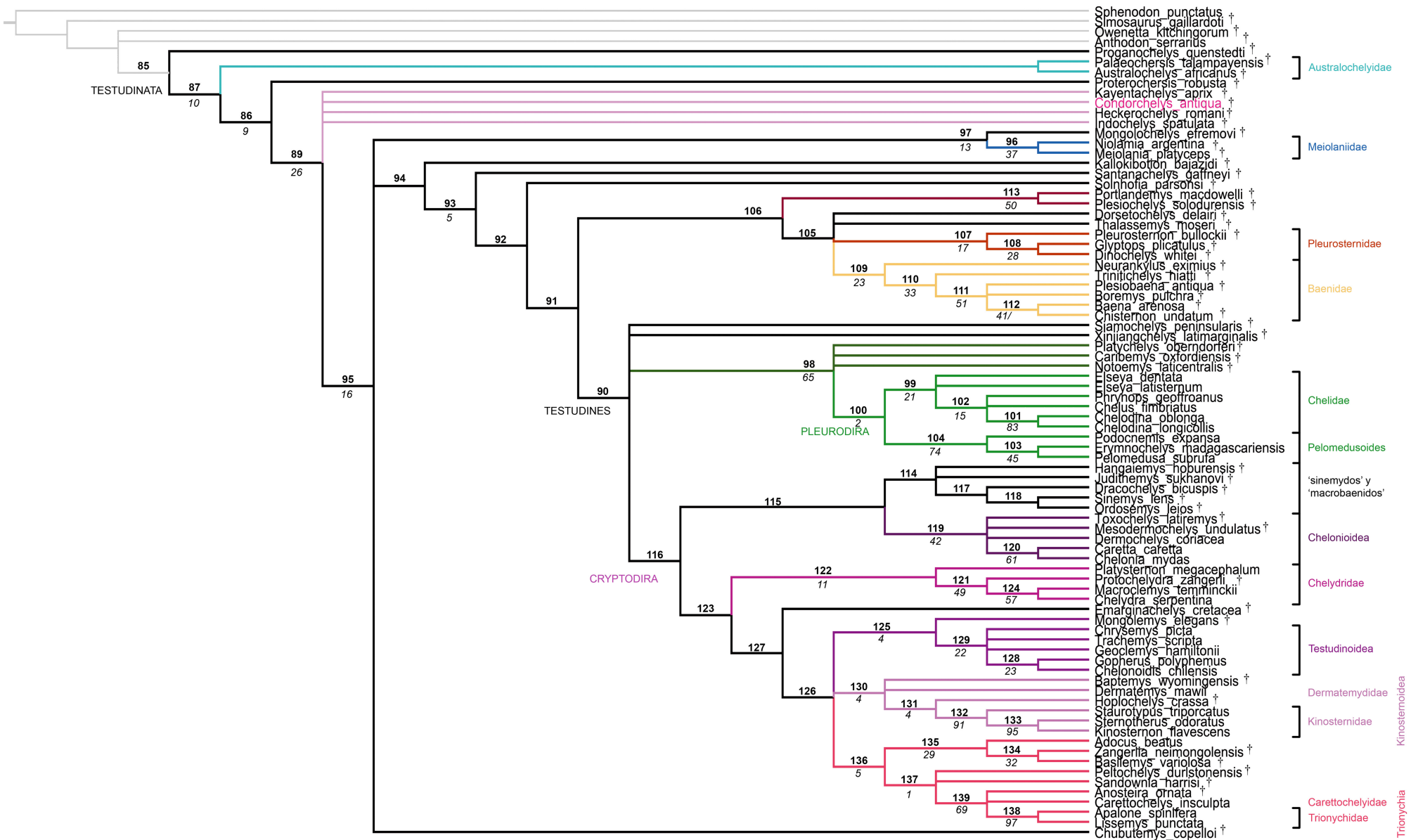


Figura 4.1: Consenso estricto de 19440 árboles de 479 pasos obtenido a partir de una matriz morfológica con taxones actuales y fósiles. Los números en negrita ubicados por encima de los nodos indican el número de los mismos. Los números en *italica* ubicados por debajo de los nodos indican el valor de soporte calculado como Jackknife y son mostrados como diferencia de frecuencias (GC).

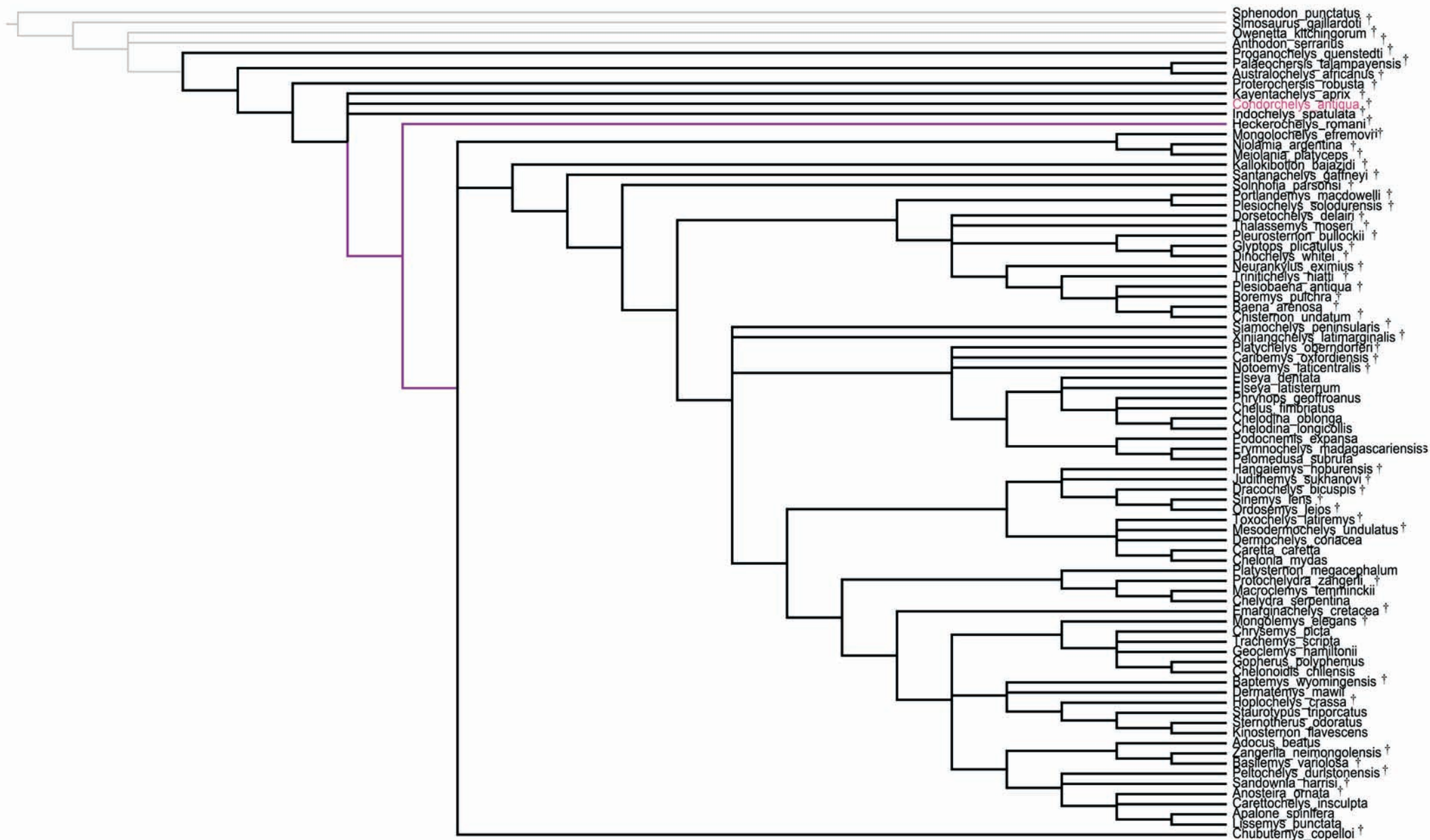


Figura 4.2: Consenso estricto de 7776 AMP de 478 pasos obtenido a partir de la matriz morfológica con taxones actuales y fósiles considerando sólo los caracteres presentes en el basicráneo de *Condorchelys antiqua*.

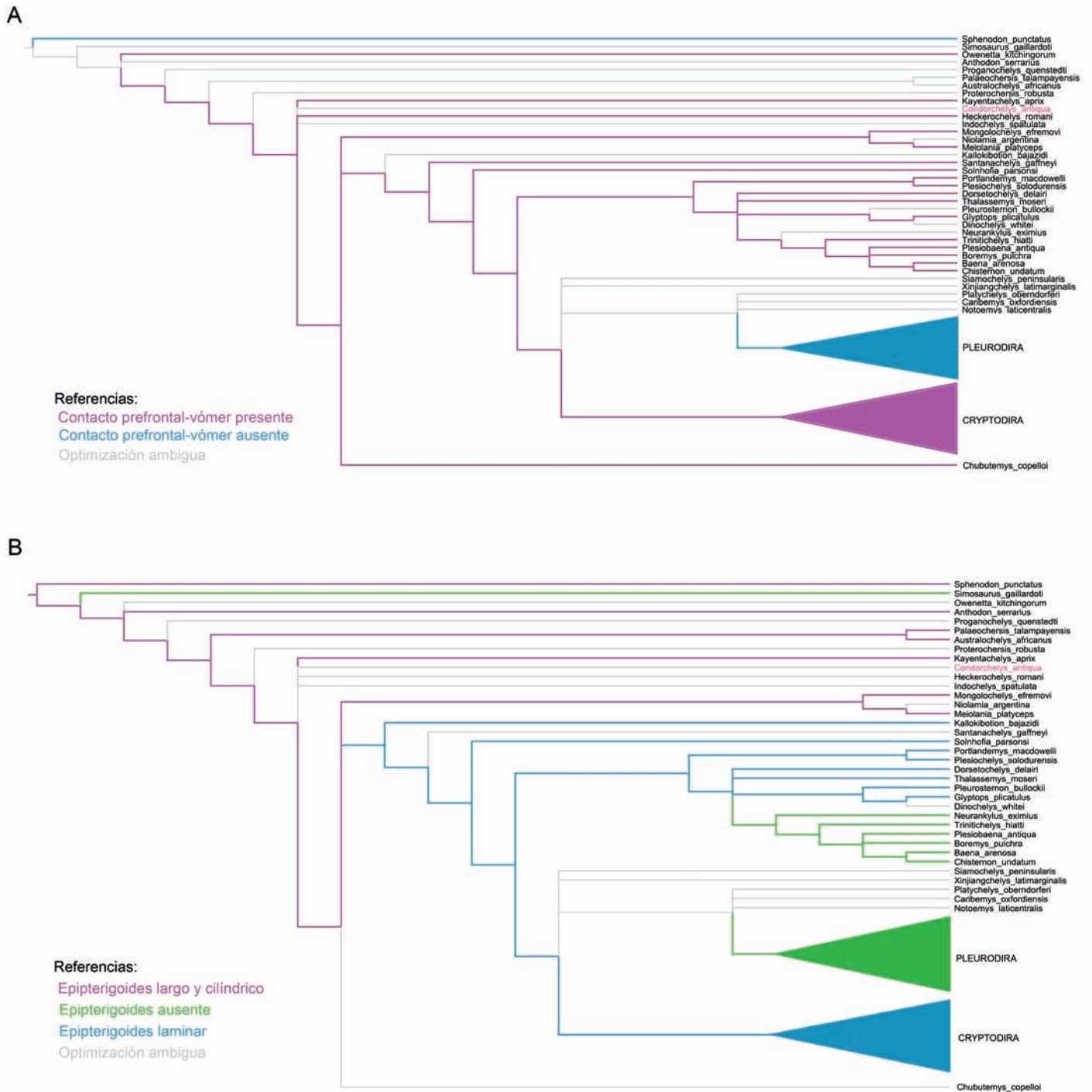


Figura 4.3: Optimización de caracteres. A- optimización del carácter presencia/ausencia del contacto entre el prefrontal y vómer (carácter 4). B- optimización del carácter morfología del epipterigoides (epipterigoides columnar, laminar y ausente) (carácter 40).

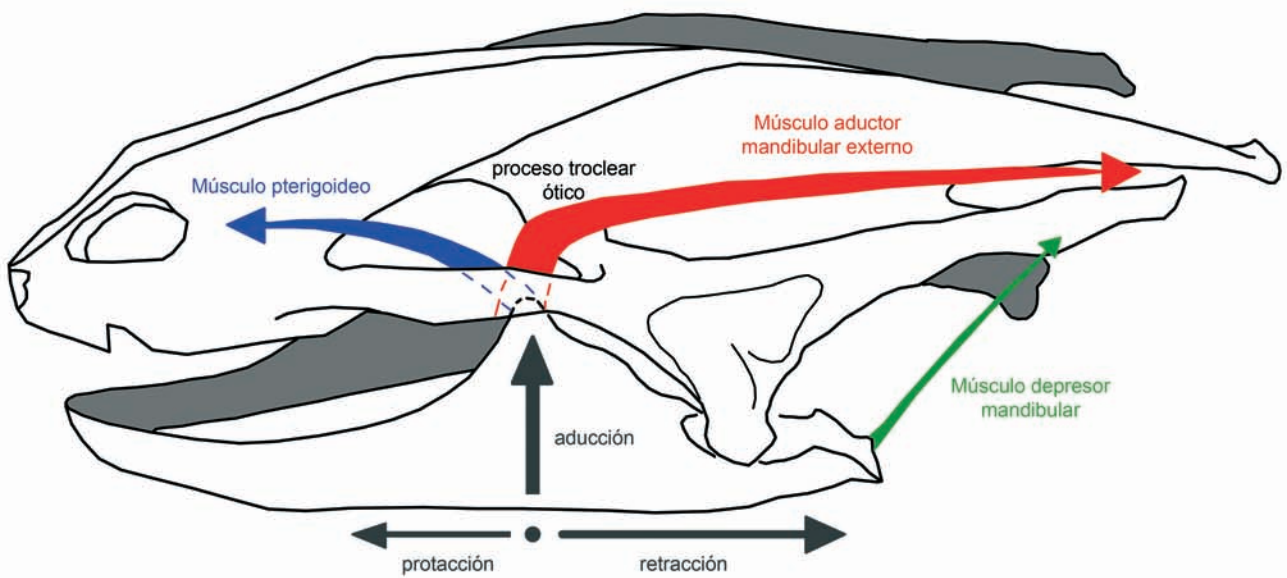


Figura 4.4: Reconstrucción de la dirección de las fuerzas realizadas por los principales haces musculares craneanos ejemplificada por *Trionyx* (Cryptodira). El ancho de las flechas indica la magnitud relativa de las fuerzas. Modificado de Schumacher (1973).

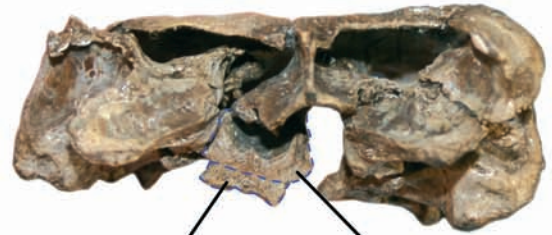
A



basiesfenoides
endocondral

paraesfenoides
dérmico

B



paraesfenoides
dérmico

basiesfenoides
endocondral

C



basiesfenoides
endocondral

paraesfenoides
dérmico

D



paraesfenoides
dérmico

basiesfenoides
endocondral

1 cm

Figura 4.5: Fotografía de *Plesiochelys etalloni* (MH 435) donde se puede observar el paraesfenoides y el basiesfenoides.

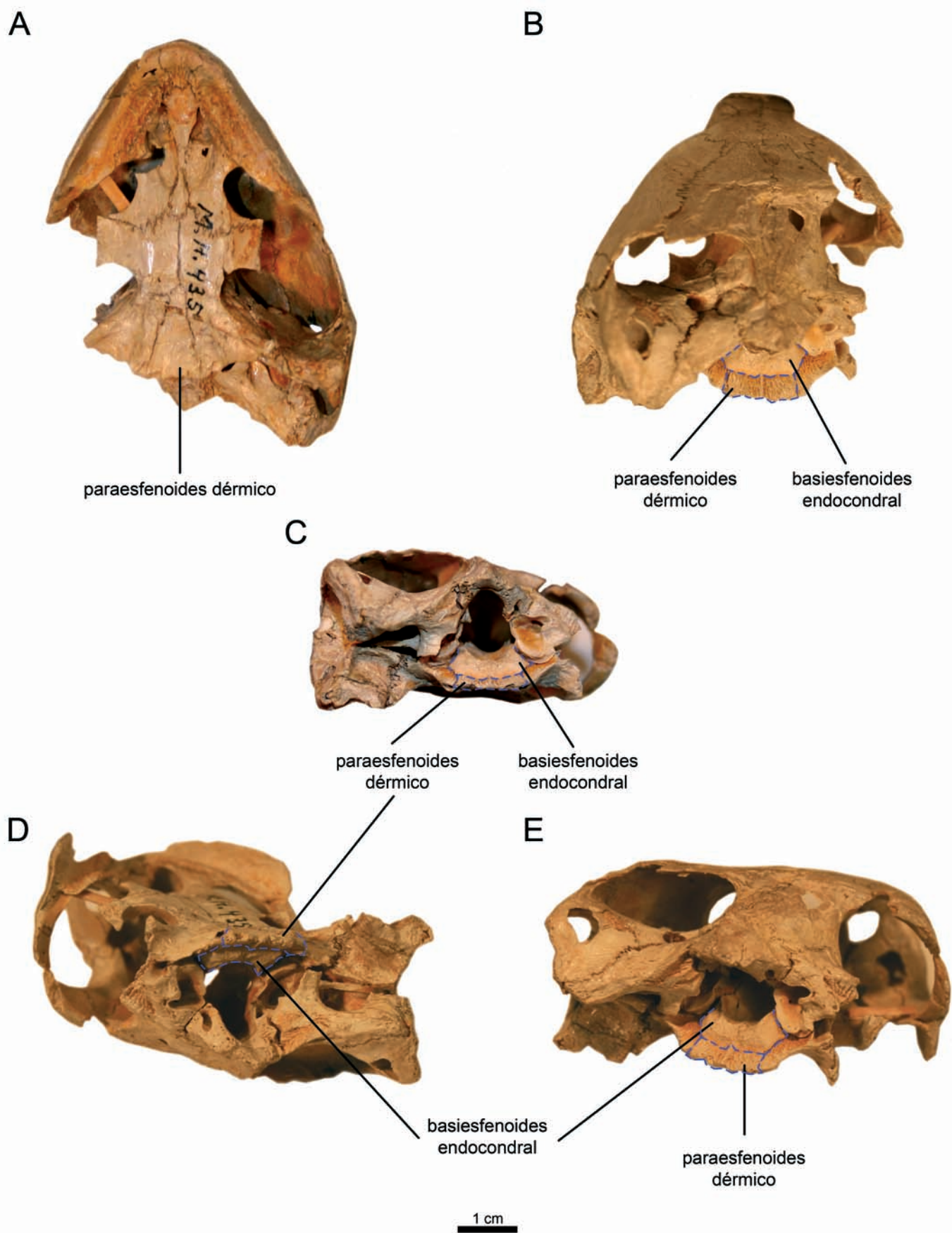


Figura 4.6: Fotografía de *Pleurosternon bullockii* (T1041) donde se puede observar el paraesfenoides y el basiesfenoides.

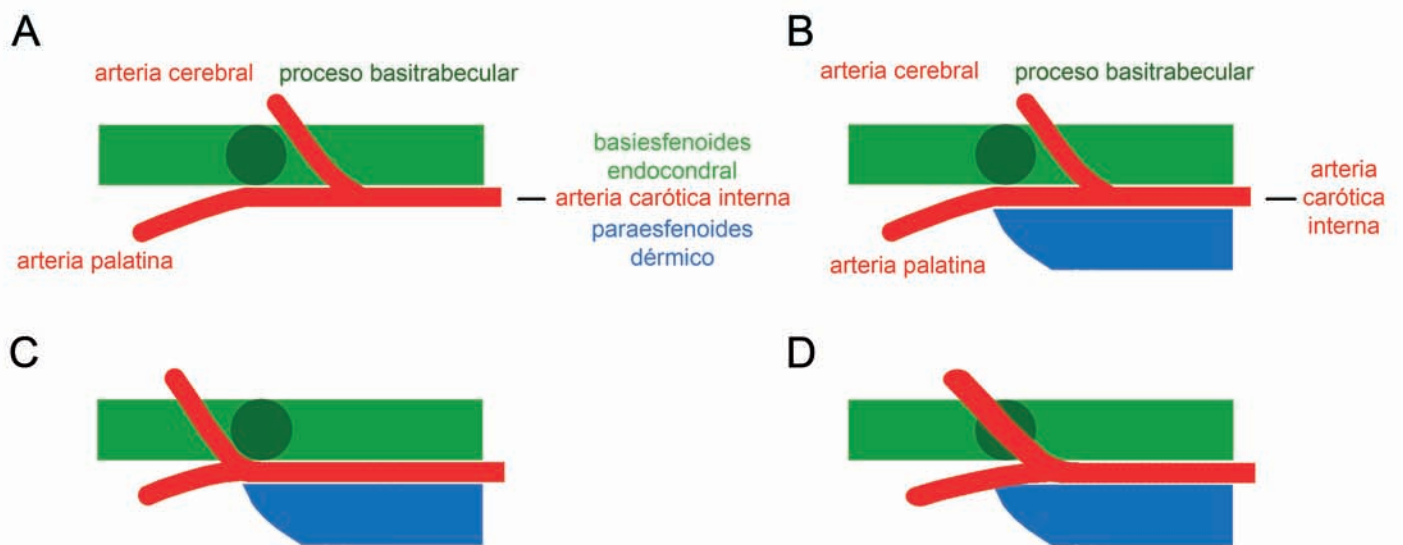


Figura 4.7: Esquema mostrando la relación del paraesfenoides, el basiesfenoides y la arteria carótida interna en varios grupos de amniotas (Amniota sensu Gauthier et al. 1988). A- En tortugas del Triásico y Jurásico Temprano y Medio. . B- En tortugas a partir del Jurásico Tardío. C- Embolomeri (modificado de Shishkin, 1968). D- Seymouria y otros stem Amniotas más avanzados (modificado de Shishkin, 1968).

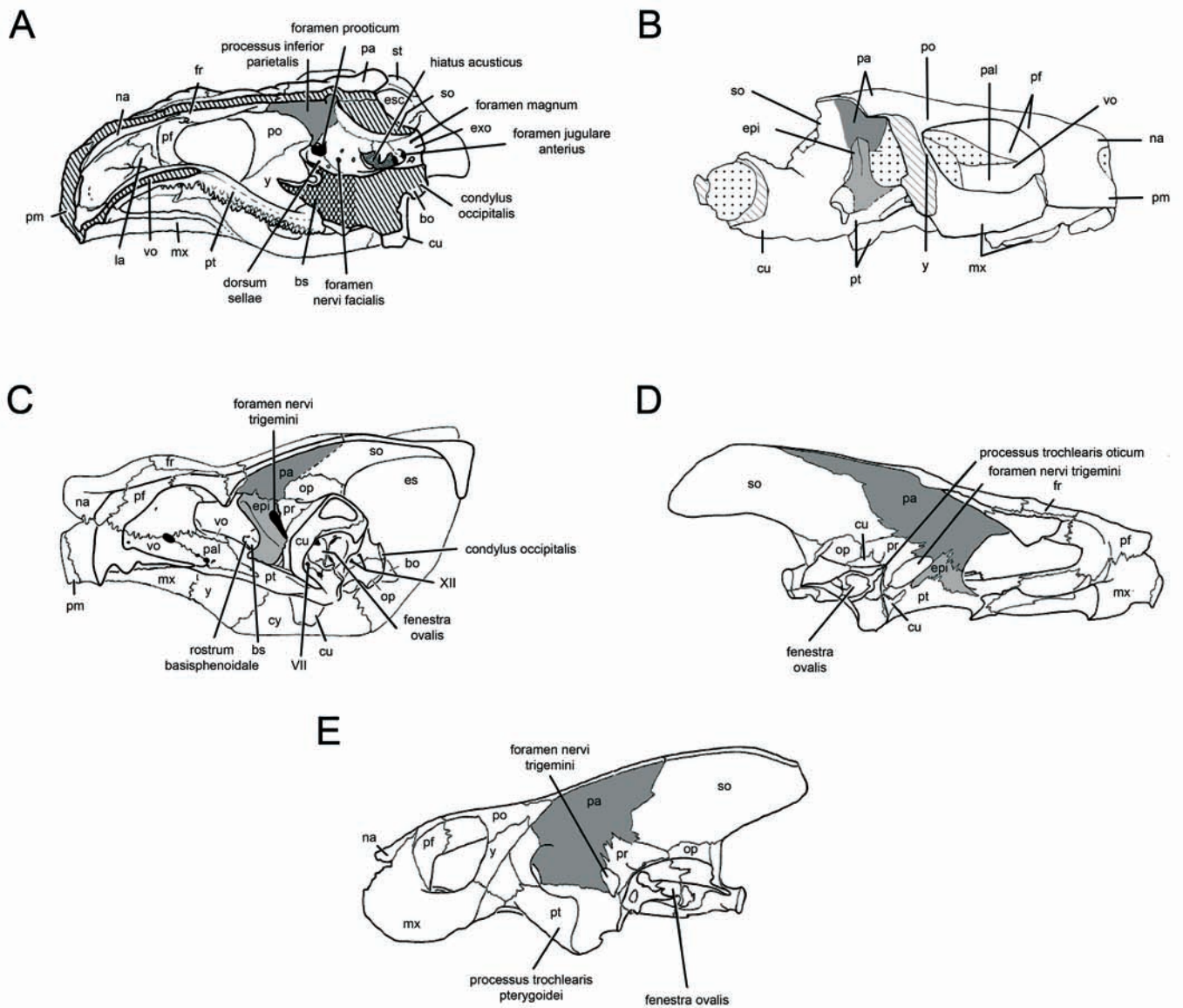


Figura 4.8: Pared craneana primaria y secundaria en las tortugas. A- *Proganochelys quenstedtii* (modificado de Gaffney 1990) B- *Kayentachelys aprix* (modificado de Sterli y Joyce 2007) C- *Meiolania platyceps* (modificado de Gaffney 1983). D- Cryptodira moderna representada por *Chelydra serpentina* (modificado de Gaffney 1979). E- Pleurodira moderna, representada por *Emydura* sp. (modificado de Gaffney 1979). Abreviaturas: cy, cuadradoyugal; epi, epipterigoides; st, supratemporal; para los restantes ver Figura 3.21.

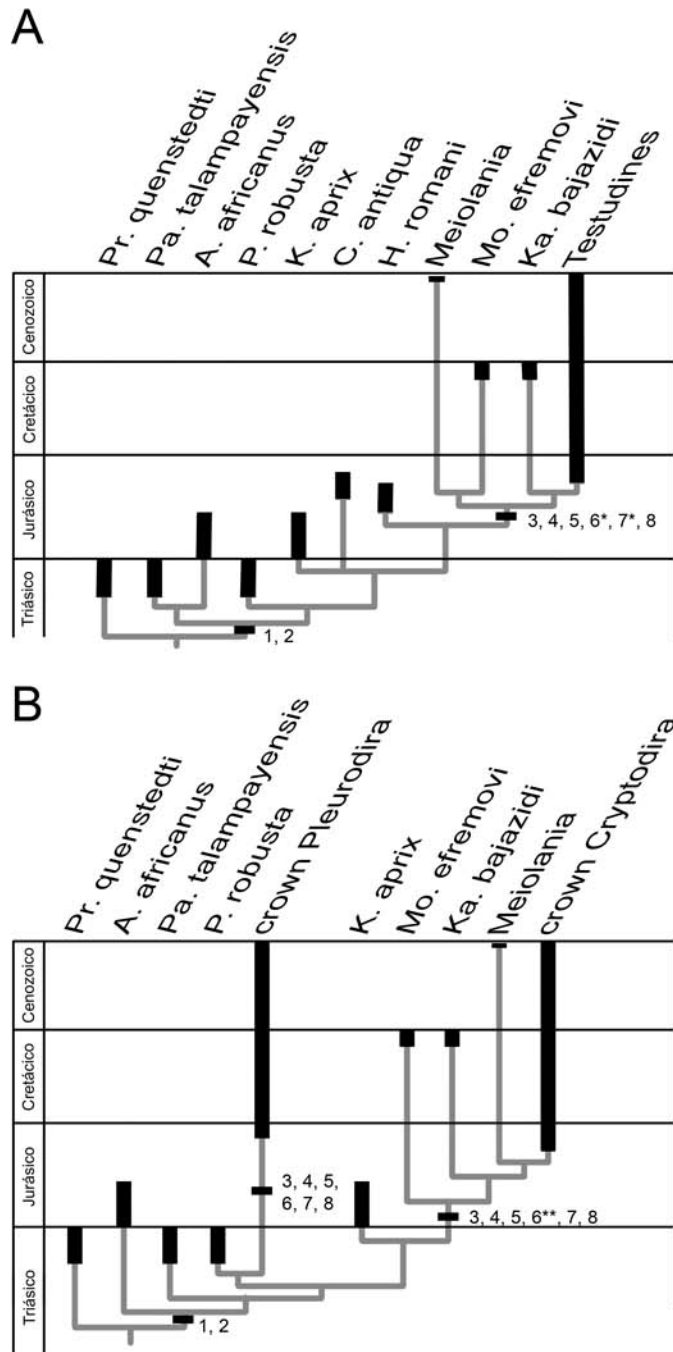


Figura 4.9: Comparación de la optimización de algunos caracteres. A- Sterli (2008). B- Gaffney et al. (2007). Referencias: 1, opistótico suturado con el escamoso; 2, articulación basitrabecular suturada; 3, proceso basitrabecular ausente; 4, vacuidad interpterigoidea cerrada total o parcialmente (intrapterygoid slit en los Meiolaniidae); 5, canalis carotici interni parcial o totalmente cubierto ventralmente; 6, processus inferior parietalis cerrando el foramen nervi trigemini; 7, emarginación temporal presente y/o desarrollo posterior de la cresta supraoccipital; 8, proceso troclear presente (ótico o pterigoideo). Abreviaturas: A., *Australochelys*; C., *Condorchelys*; H., *Heckerochelys*; K., *Kayentachelys*; Ka., *Kallokibotion*; Mo., *Mongolochelys*; P., *Proterochersis*; Pa., *Palaeochersis*; Pr., *Proganochelys*.

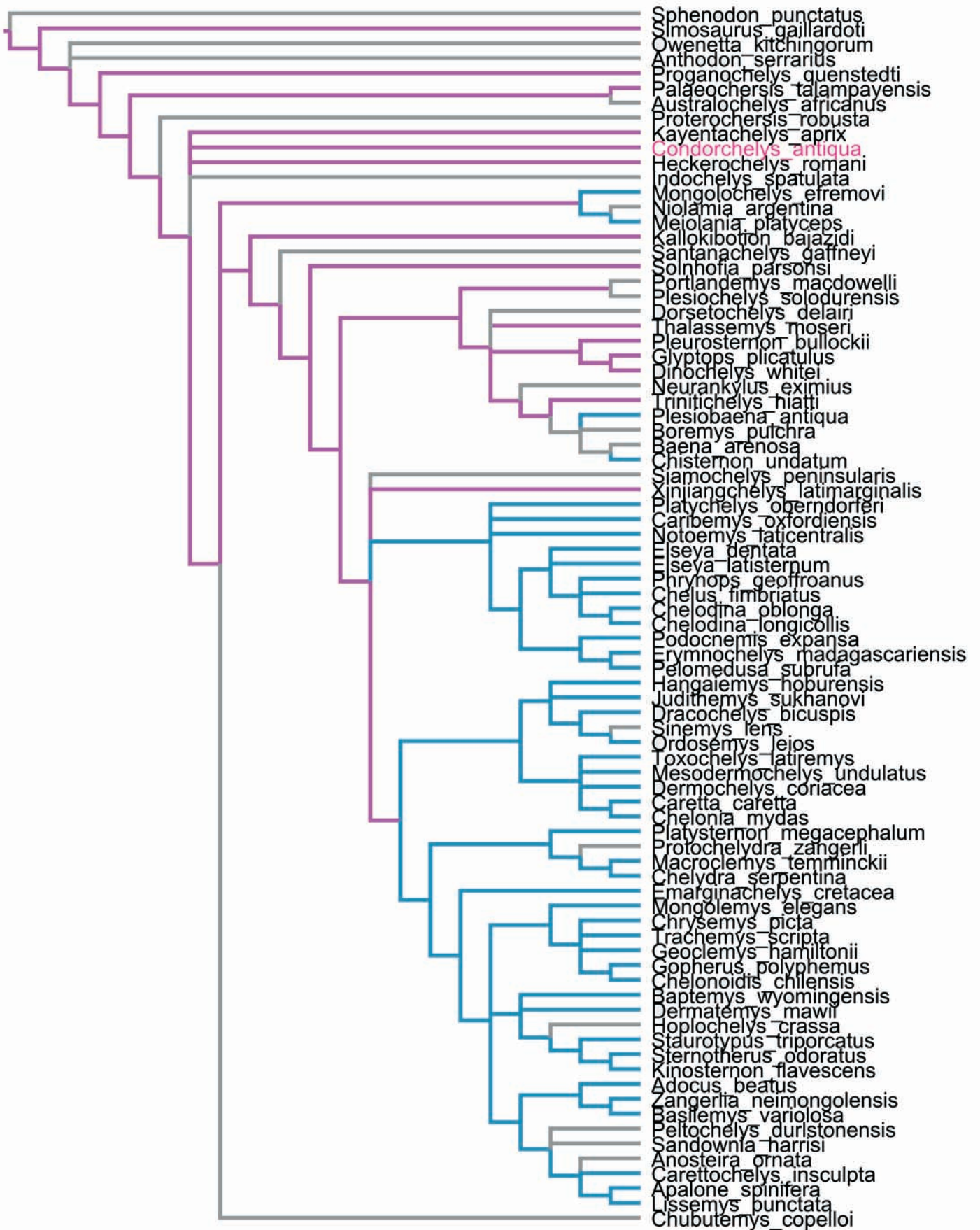


Figura 4.10: Optimización del carácter presencia de vértebras cervicales formadas (carácter 118).

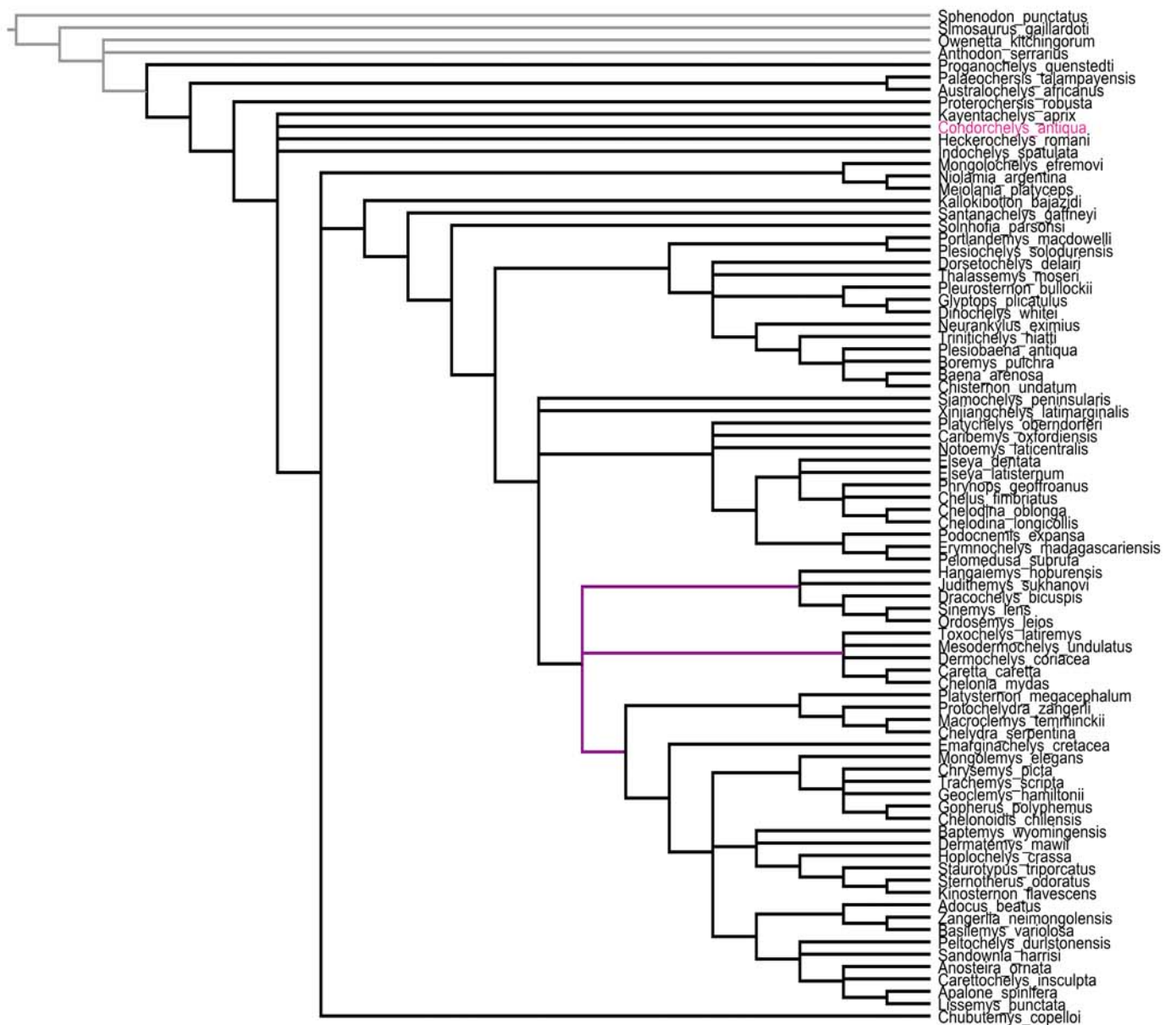


Figura 4.11: Árbol de consenso estricto originado a partir de la matriz morfológica y los taxones actuales y fósiles sin el carácter 96 (entoplastrón y epiplastra angostos).

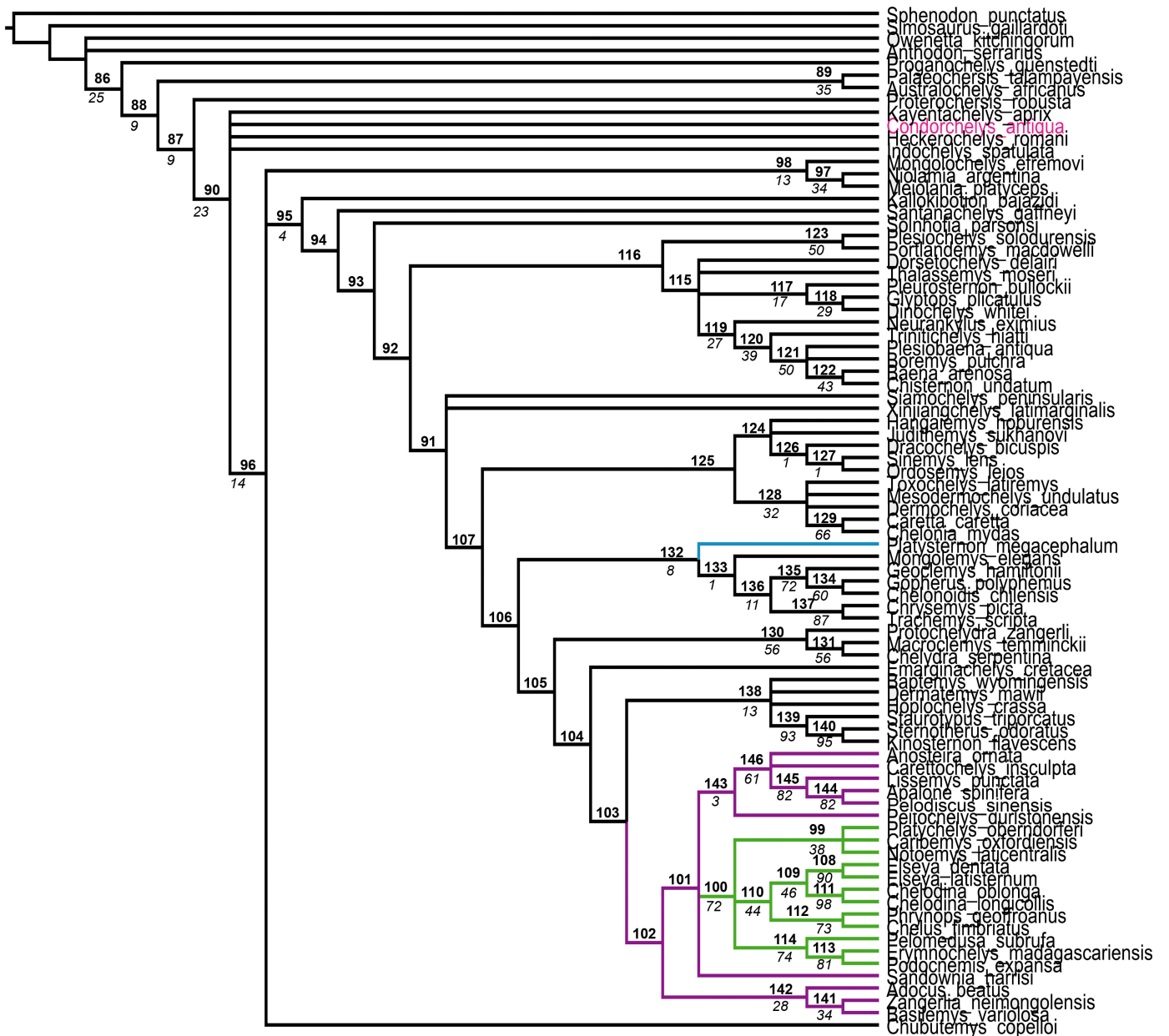


Figura 4.12: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de la matriz combinada de datos moleculares y morfológicos y de taxones actuales y fósiles. En negrita, número de nodo. En *italica*, valor de sostén de las ramas calculado con Jackknife (GC).

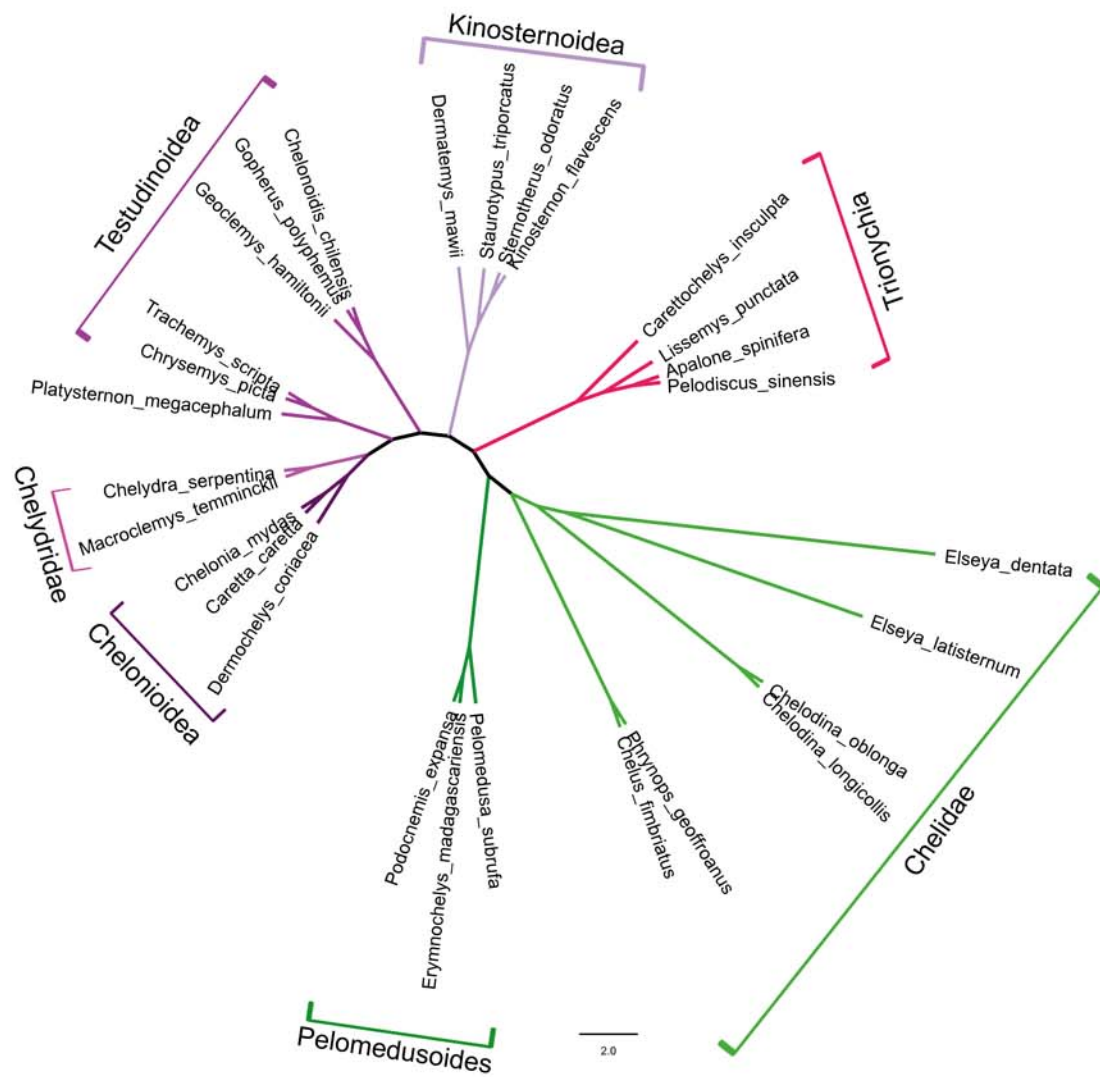


Figura 4.13: Red mostrando las relaciones entre los taxones actuales obtenidas a partir de los datos combinados.

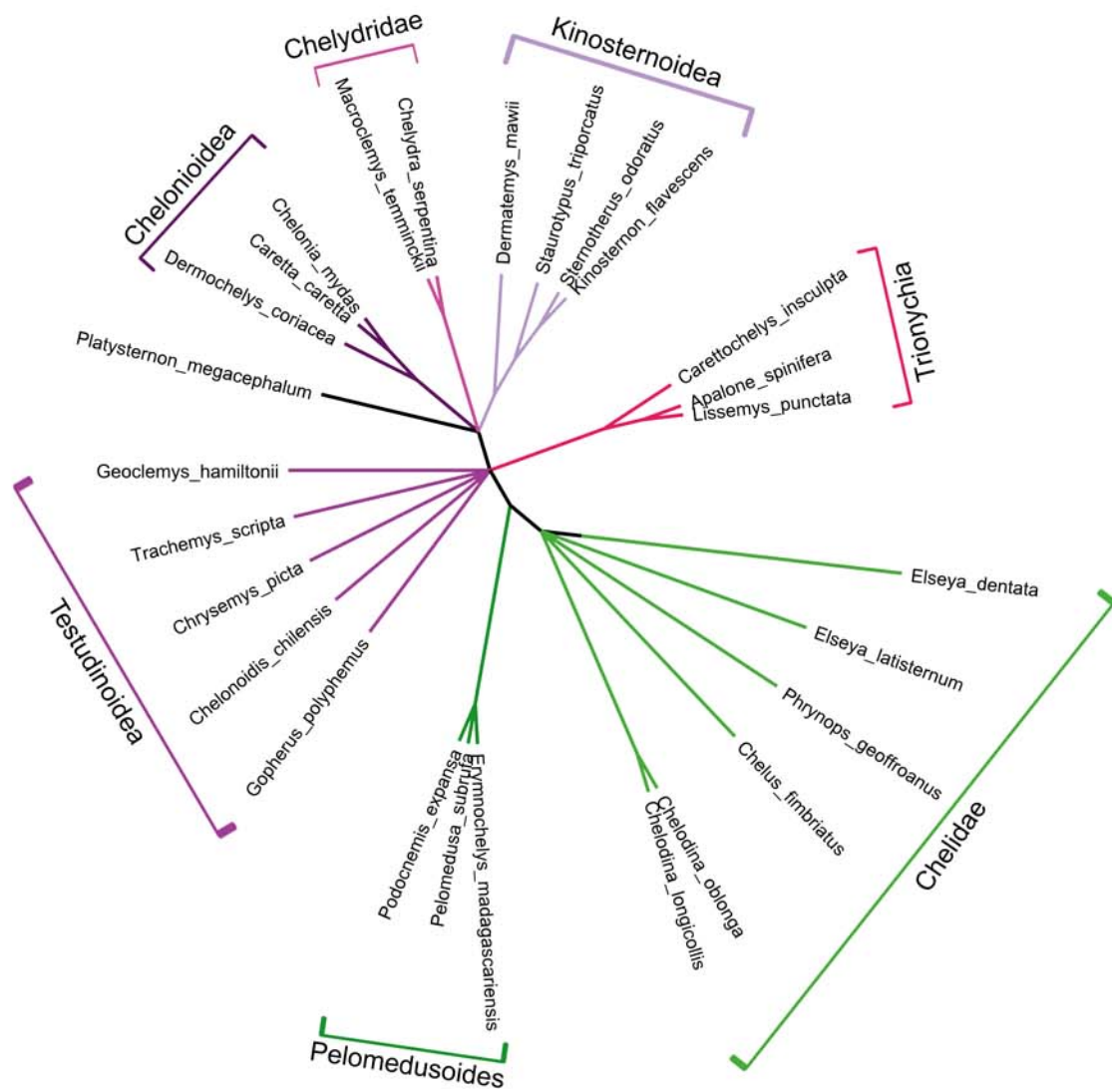


Figura 4.14: Red mostrando las relaciones entre los taxones actuales obtenidas a partir sólo de datos morfológicos.

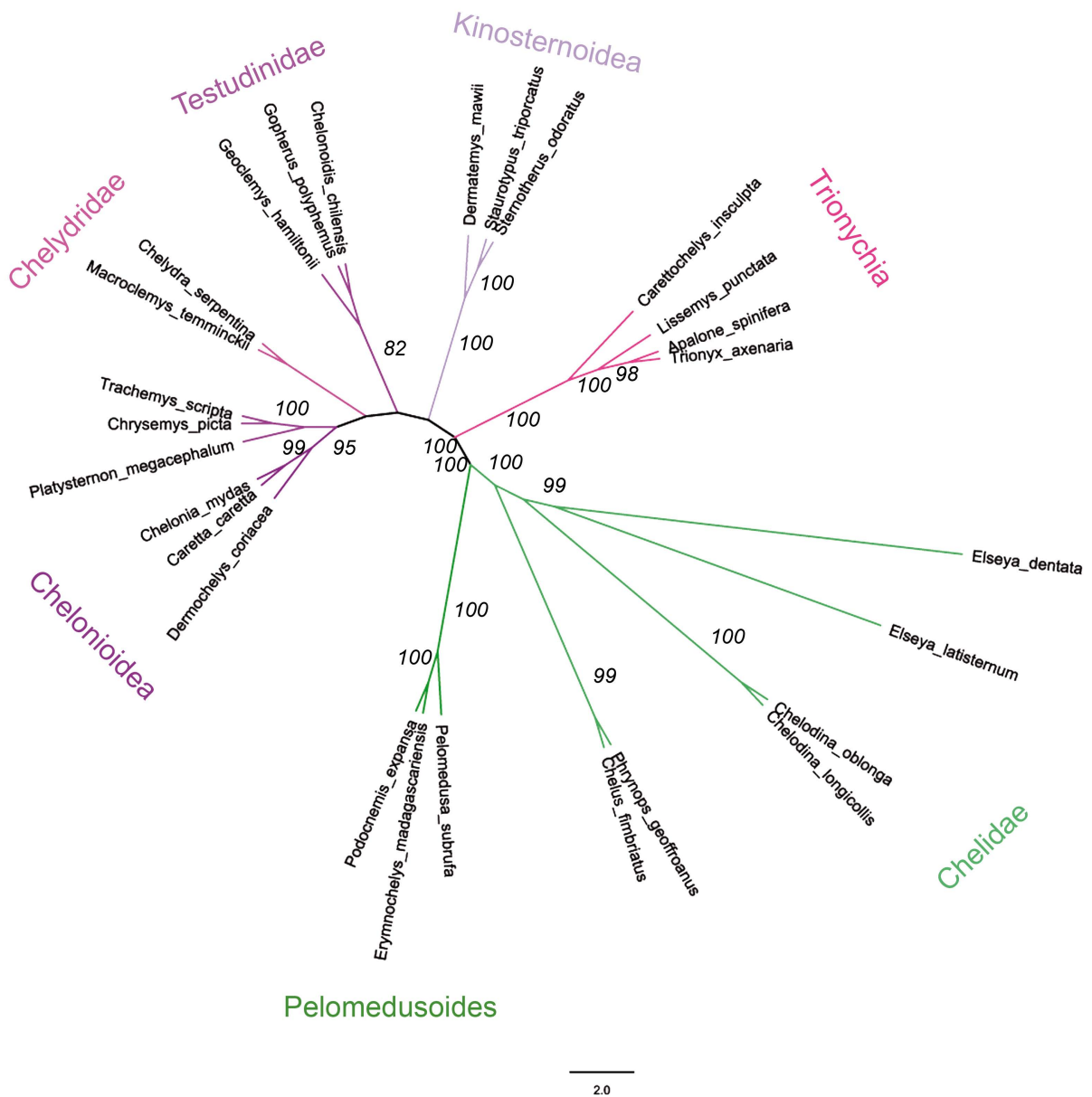


Figura 4.15: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis de máxima parsimonia analizando conjuntamente todos los datos moleculares (12S, 16S, citocromo b, RAG-1 y R35). Valores de Jackknife (expresados en diferencia de frecuencia) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).

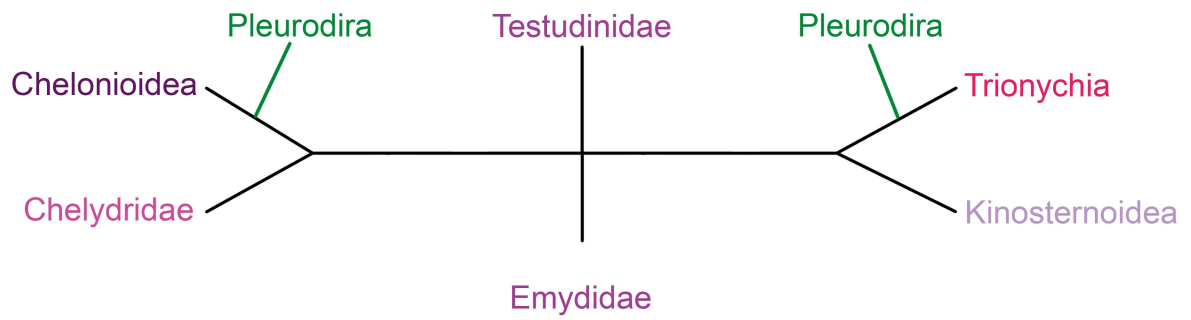
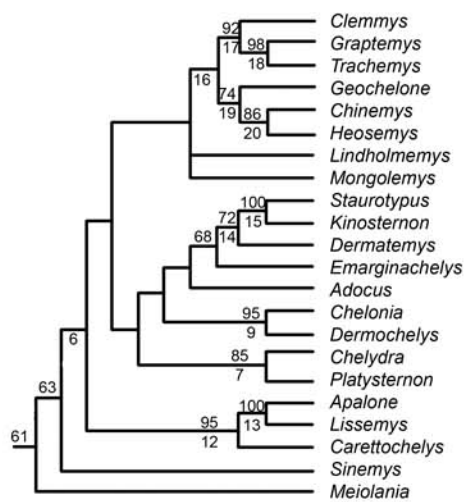


Figura 4.16: Diferentes posiciones de las Pleurodira de acuerdo al tipo de análisis filogenético realizado. Pleurodira como clan próximo de los Chelonioidae, según el análisis de datos morfológicos de taxa actuales y fósiles. Pleurodira como clan próximo de los Trionychia, según análisis de evidencia total.

A



B

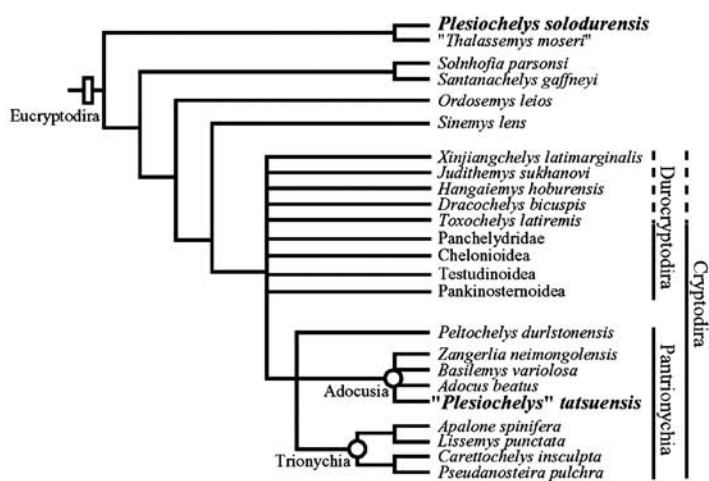
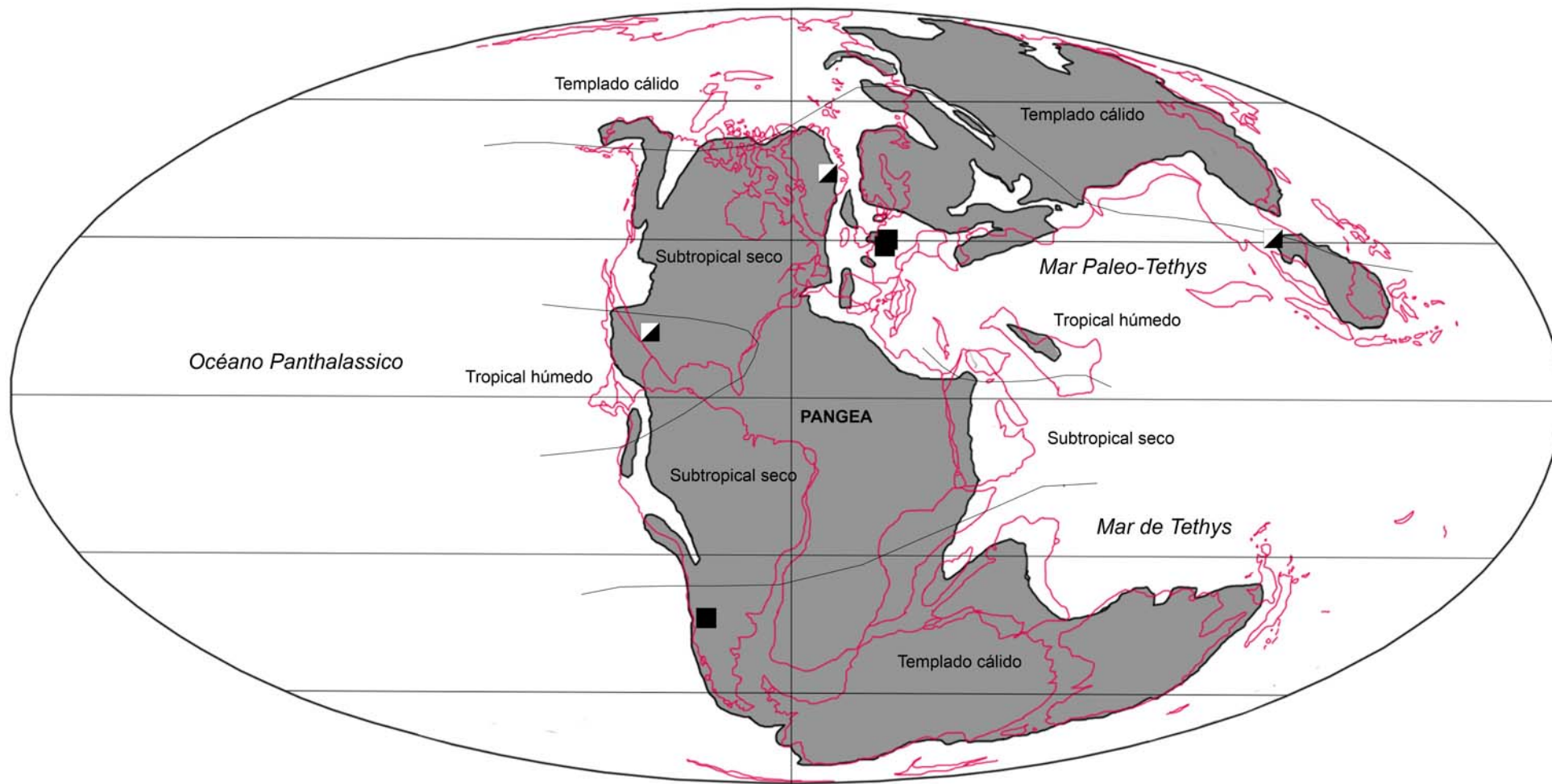


Figura 4.17: Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas entre las Cryptodira actuales. A- Cladograma combinado con fósiles y actuales de Shaffer et al. (1997). B- Danilov y Parham (2006).



Triásico Tardío(220 Ma)

Figura 5.1: Reconstrucción paleogeográfica de las masas continentales y del clima durante el Triásico Superior. Modificado de Smith et al. (1994), de Scotese et al. (1999) y de www.scotese.com. Referencias: Cuadrado negro completo: hallazgo de restos craneanos y postcraneanos de tortuga; cuadrado con vértice inferior derecho negro: hallazgo de restos postcraneanos de tortuga; cuadrado con vértice superior izquierdo negro: hallazgo de restos craneanos de tortuga.

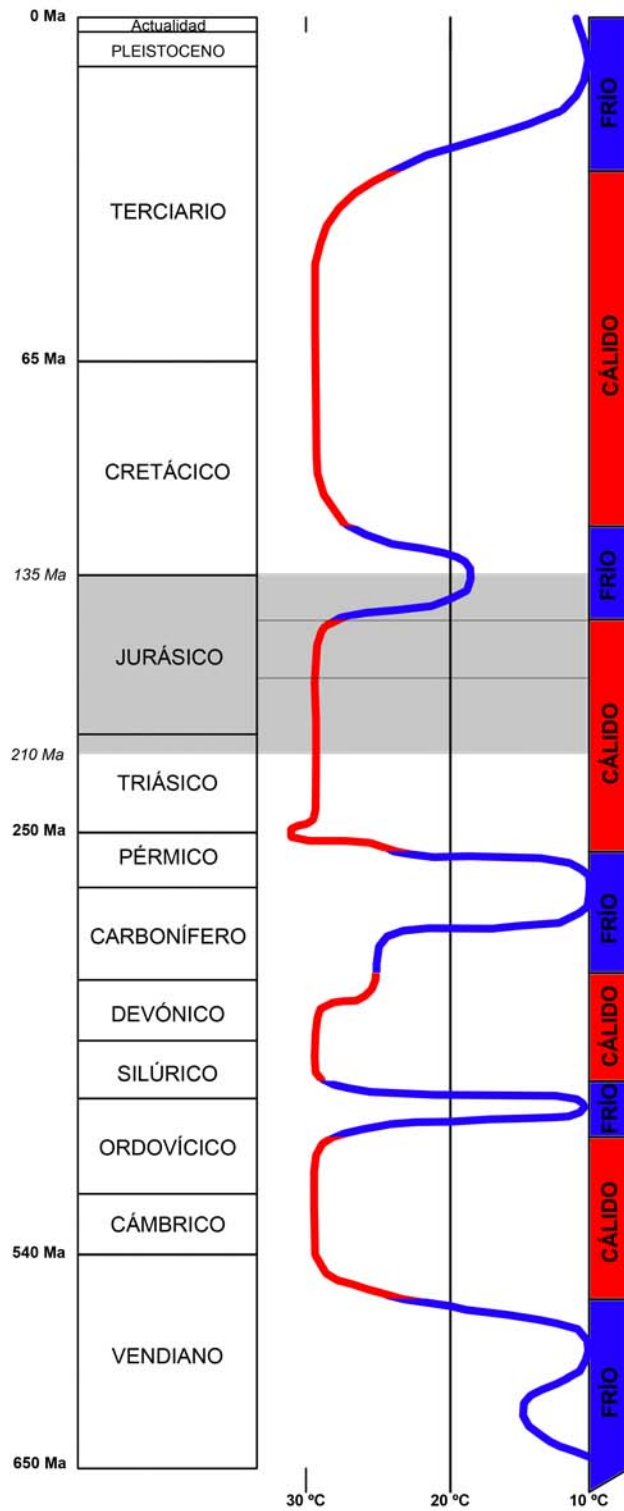
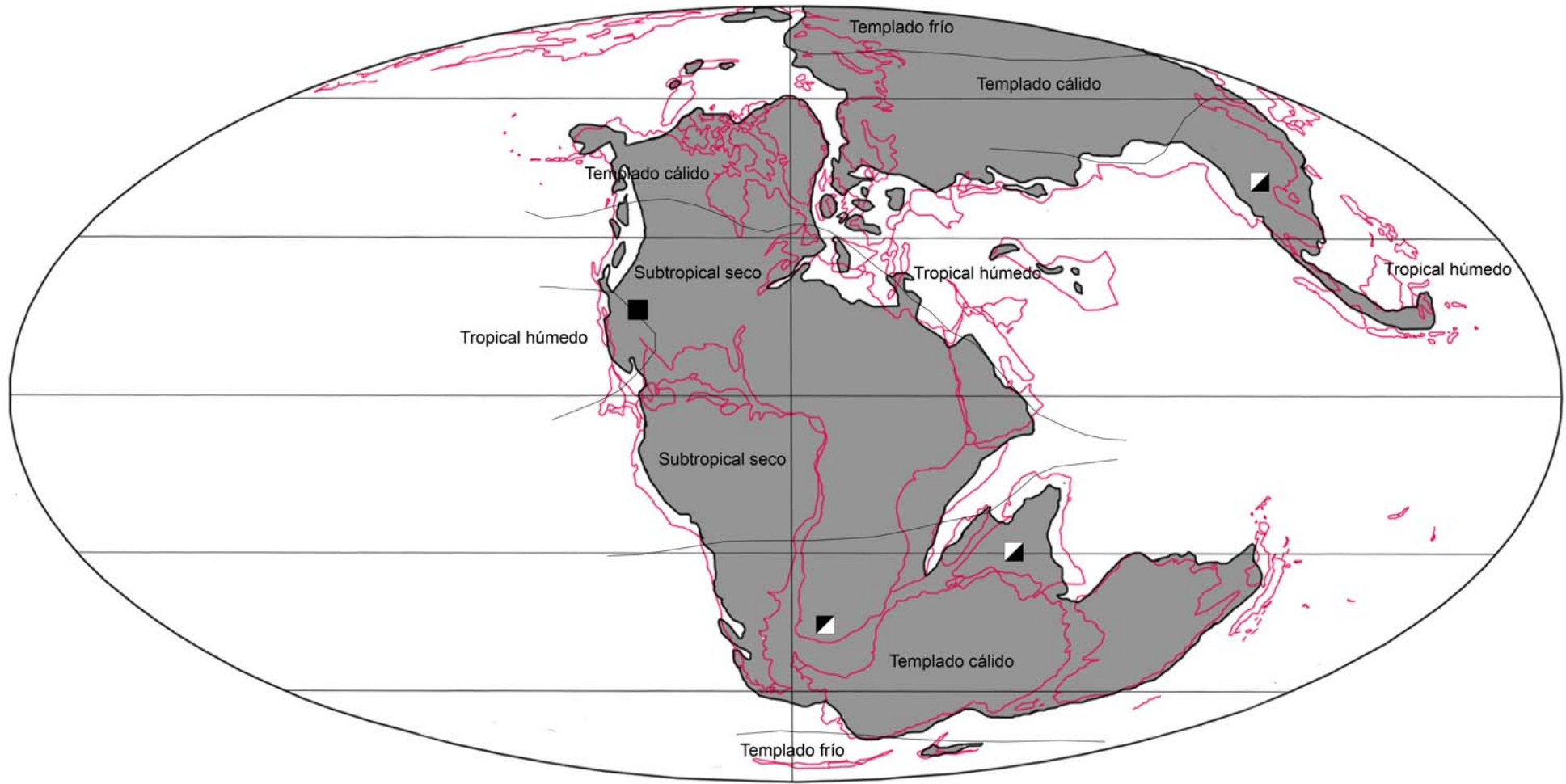
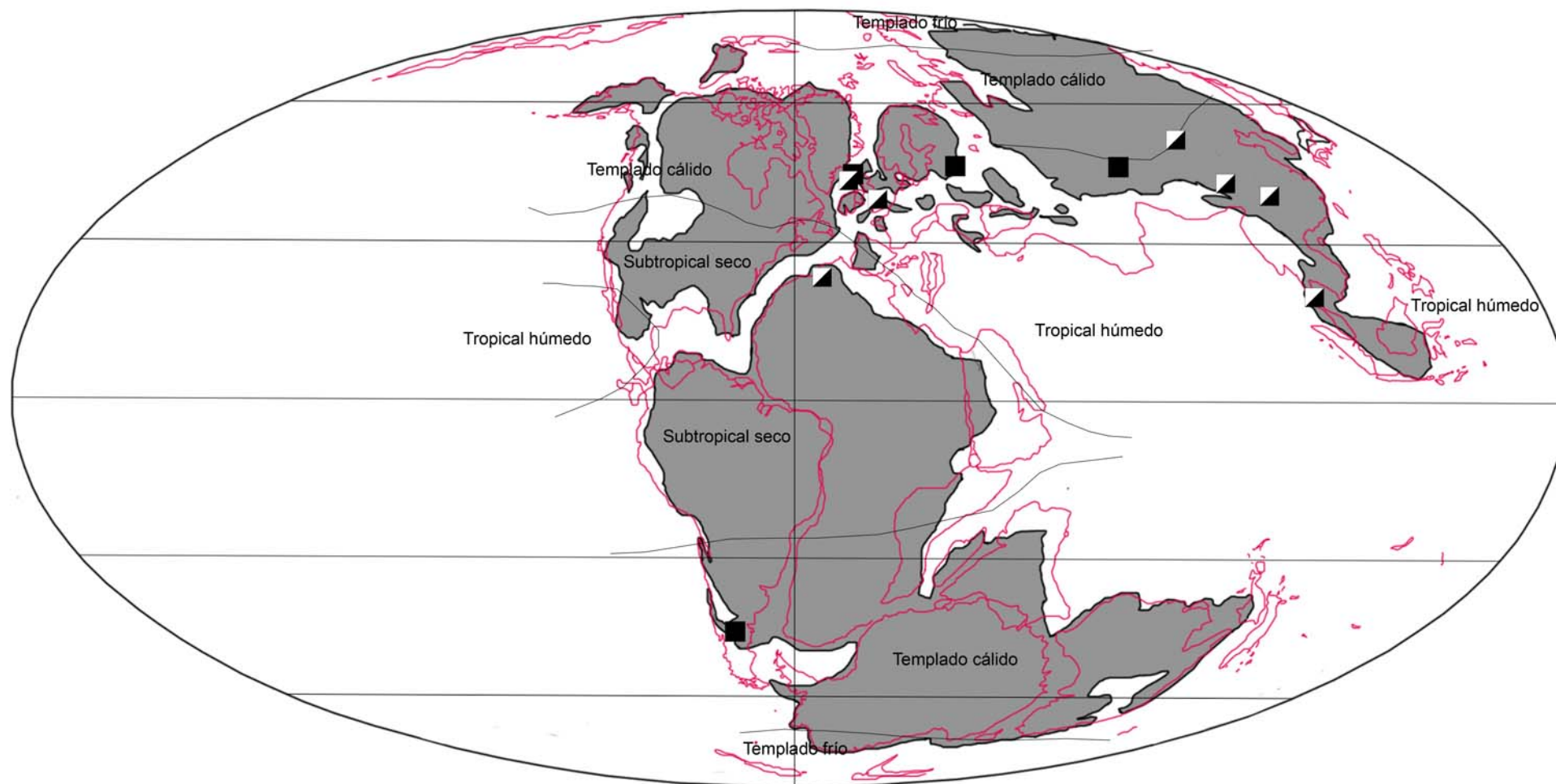


Figura 5.2: Gráfico mostrando el cambio del clima a lo largo del tiempo. En sombreado se señala el período de tiempo analizado en este capítulo (desde el Triásico Tardío hasta el Jurásico Tardío). Modificado de Frakes et al. (1992).



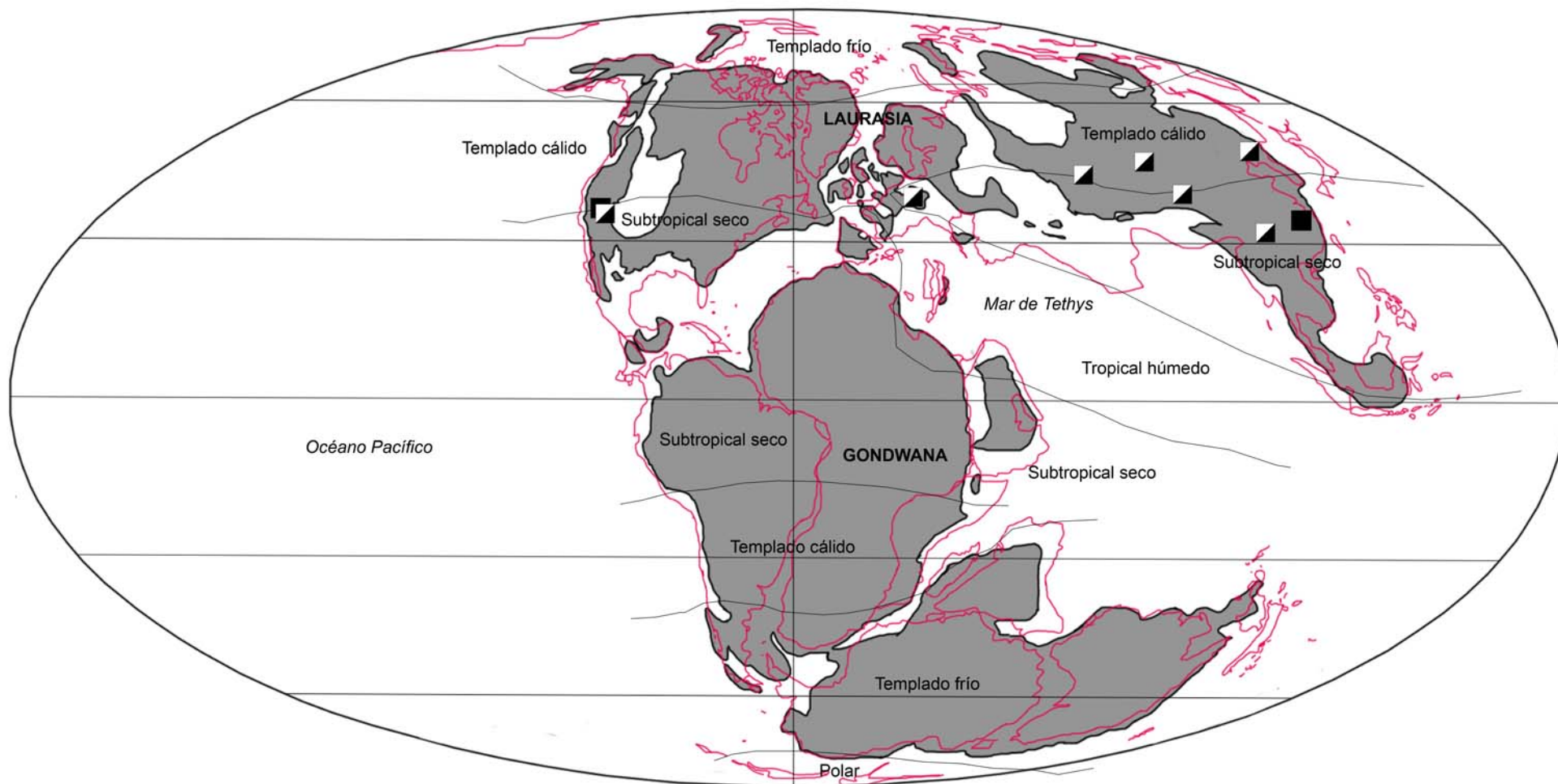
Jurásico Temprano (200 Ma)

Figura 5.3: Reconstrucción paleogeográfica de las masas continentales y del clima durante el Jurásico Temprano. Modificado de Smith et al. (1994), de Scotese et al. (1999) y de www.scotese.com. Referencias: ver figura 5.1.



Jurásico Medio (160 Ma)

Figura 5.4: Reconstrucción paleogeográfica de las masas continentales y del clima durante el Jurásico Medio. Modificado de Smith et al. (1994), de Scotese et al. (1999) y de www.scotese.com. Referencias: Referencias: ver figura 5.1.



Jurásico Superior (148 Ma)

Figura 5.5: Reconstrucción paleogeográfica de las masas continentales y del clima durante el Jurásico Superior. Modificado de Smith et al. (1994), de Scotese et al. (1999) y de www.scotese.com. Referencias: Referencias: ver figura 5.1.

Apéndice 4.1: Lista de los cambios en las codificaciones a la matriz de Joyce
(2007).

Proganochelys quenstedti

Prefrontal B: 0-->?

Arteria Estapedial B: 0--> ?

Cervical A: 0--> -

Palaeochersis talampayensis

Prefrontal B: 0-->?

Prefrontal C: ?-->0

Parietal B: ?-->0

Parietal C: ?--> -

Yugal A: ?-->1

Premaxilar B: ?-->0

Vómer B: 0-->?

Palatino A: ?--> 0

Pterigoides A: 0-->1

Exoccipital A: ?-->0

Arteria Estapedial A: 1-->?

Arteria Estapedial B: 0-->?

Dentario A: ?-->0

Esplénial A: ?-->0

Nucal B: ?-->0

Cervical A: ?--> -

Supramarginal A: 0-->?

Vertebral B: 0-->?

Epiplastrón A: ?-->0

Costilla Cervical A: 0-->1

Vértebra Cervical A: ?-->0

Vértebra Cervical B: ?-->0

Vértebra Cervical C: ?-->0

Costilla Dorsal B: ?-->0

Vértebra Dorsal A: ?-->0

Chevron A: ?-->0

Vértebra Caudal B: ?-->0

Escápula C: ?-->0

Íleon D: 0-->?

Pie A: 0-->?

Pie B: 0-->?

Australochelys africanus

Arteria Estapedial A: 1-->?

Arteria Estapedial B: 0-->?

Fenestra Perilymphatica A: 0-->?

Kayentachelys aprix

Nasal C: 0-->1

Parietal B: ?-->0

Parietal C: ?--> -

Supratemporal A: 1-->?

Premaxilar C: 0-->?

Basiesfenoides B: 0-->1

Dentario A: 0-->1

Periférica A: 1--> 0, 1

Plastrón A: 0-->1

Vértebra Cervical A: 0-->?

Vértebra Cervical B: 0-->?

Manos B: ?-->0

Manos C: ?-->0

Santanachelys gaffneyi

Cervical A: 0-->?

Dracochelys bicuspis

Cuadrado D: 1-->0

Dentario A: ?-->0

Esplénial A: ?-->1

Caparazón A: ?-->0

Caparazón B: ?-->0

Nucal A: ?-->1

Nucal B: ?-->0

Neural A: ?-->0

Periférica A: ?-->1

Periférica B: ?-->0

Costal A: ?-->0

Costal B: ?-->0

Costal C: ?-->0

Vertebral A: ?-->1

Vertebral B: ?-->1

Vertebral C: ?-->1

Plastrón B: ?-->1

Plastrón C: ?-->0

Entoplastrón E: ?-->0

Hioplastrón A: ?-->0

Mesoplastrón A: ?-->2

Hipoplastrón A: ?-->0

Xifiplastrón A: ?-->0

Xifiplastrón B: ?-->0

CostillaCervical A: ?-->1

Vértebra Cervical A: ?-->1

Vértebra Cervical B: ?-->1

Vértebra Cervical C: ?-->1

Articulación Cervical A: ?-->1

Articulación Cervical B: ?-->0

Articulación Cervical C: ?-->0

Articulación Cervical D: ?-->0

Articulación Cervical E: ?-->0

Articulación Cervical F: ?-->0

Articulación Cervical G: ?-->0

Articulación Cervical H: ?-->1

Costilla Dorsal A: ?-->0

Costilla Dorsal B: ?-->0

Costilla Dorsal C: ?-->1

Vértebra Dorsal A: ?-->0

Escápula A: ?-->1

Escápula C: ?-->1

Coracoides A: ?-->1

Manos B: ?-->0

Manos C: ?-->0

Pies A: ?--> -

Kallokibotion bajazidi

Nasal C: 1-->?

Parietal C: ?-->0

Yugal A: 1-->?

Escamoso B: 1-->?

Postorbital A: 0-->?

Premaxilar C: 0-->?

Vómer B: 0-->1

Cuadrado G: ?-->1

Supraoccipital A: ?-->1

Exoccipital A: 0-->?

Foramen jugular posterior A: 1-->0

Periférica A: 1-->?

Supramarginal A: 2-->?

Plastrón A: 0-->?

Hioplastrón A: 1-->?

Hipoplastrón A: 1-->?

Vértebra Cervical C: ?-->0

Costilla Dorsal 1: 0-->2

Cintura Pectoral A: ?-->1

Escápula B: ?-->0

Coracoides A: ?-->1

Pelvis A: ?-->0

Íleon A: ?-->1

Íleon D: ?-->0

Ísquiion A: ?-->1

Meiolania platyceps

Parietal C: 0-->-

Foramen jugular A: 1--> 0,1

Mongolochelys efremovi

Parietal C: 0--> ?

Platychelys oberndorferi

Articulación Cervicales H: ?-->1

Costilla Dorsal 1: 1-->0

Chevron A: 1-->?

Notoemys laticentralis

Pterigoides A: 1-->?

Pterigoides I: 0-->?

Foramen jugular A: 1-->0

Gular A: ?-->1

Extragular A: ?-->0

Extragular B: ?-->0

Costillas Cervicales A: ?-->1

Vértebra Cervical A: 0-->1

Articulación Cervical D: ?-->0

Manos A: 1-->?

Manos B: 0-->?

Manos C: 0-->?

Pes A: 1-->?

Pes B: ?-->1

Elseya dentata

Costal A: 0-->1

Elseya latisternum

Costal A: 0-->1

Chelodina oblonga

Costal A: 0-->1

Chelonia mydas

Parietal C: 0-->2

Foramen Jugular A: 1-->0

Chubutemys copelloi

Parietal C: ?-->1

Foramen Jugular A: 1-->?

Dorsetochelys delairi

Prefrontal D: 0-->1

Postorbital A: 0-->?

Premaxilar C: 0-->?

Pterigoides I: ?-->1

Basioccipital A: 2-->1

Opistótico B: 2-->1

Basiesfenoides B: 0-->1

Nervio Hiomandibular A: 0-->?

Canalis caroticus A: 1-->0

Foramen Jugular A: 1-->0

Pleurosternon bullockii

Parietal A: 0-->1

Pterigoides B: 1-->2

Pterigoides D: 1-->?

Supraoccipital A: 0-->?

Opistótico C: 2-->1

Nervio Hiomandibular A: 0-->?

Foramen Jugular A: 1-->?

Cervical A: 0-->1

Hipoplastrón A: ?-->1

Vértebra Cervical A: 0-->1

Costilla Dorsal B: ?-->0

Pelvis A: ?-->0

Isquion A: ?-->1

Glyptops plicatulus

Foramen Jugular A: 1-->0

Dinochelys whitei

Foramen Jugular A: 1-->?

Neurankylus eximius

Foramen Jugular A: 1-->?

Trinitichelys haitti

Foramen Jugular A: 1-->0

Plesiobaena antiqua

Foramen Jugular A: 1-->0

Boremys pulchra

Foramen Jugular A: 1-->0

Caudal B: 2-->1

Baena arenosa

Foramen Jugular A: 1-->0

Chisternon undatum

Foramen Jugular A: 1-->0

Caudal B: 2-->1

Portlandemys mcdowellii

Cuadradoyugal C: 0-->?

Supraoccipital A: 1-->?

Supraoccipital B: 0-->?

Opistótico C: 2-->1

Foramen Jugular A: 1-->0

Plesiochelys etalloni

Pterigoides H: - -->0

Opistótico C: 2-->1

Cintura pectoral A: ?-->1

Foramen Jugular A: 1-->0

Solnhofia parsonsi

Foramen Jugular A: 1-->0

Santanachelys gaffneyi

Parietal C: 0-->2

Foramen Jugular A: 1-->?

Hangaiemys hoburensis

Foramen Jugular A: 1-->0

Ordosemys leios

Cuadrado D: 1-->0

Foramen Jugular A: 0-->?

Judithemys sukhanovi

Foramen Jugular A: 1-->?

Sinemys lens

Cuadrado D: 1-->0

Foramen Jugular A: 1-->?

Toxochelys latiremys

Foramen Jugular A: 1-->0

Caretta caretta

Parietal C: 0-->2

Foramen Jugular A: 1-->0

Dermochelys coriacea

Foramen Jugular A: 1-->0

Apéndice 4.2: Lista de caracteres basada en Joyce (2007). Los cambios realizados a la misma, como los caracteres nuevos y caracteres agregados son indicados.

0. Nasal A: presente = 0; ausente = 1.
1. Nasal B: nasales contactándose en la línea media en todo su largo = 0; contacto medial de los nasales parcial o totalmente impedido por la presencia de un proceso anterior del frontal = 1.
2. Nasal C: exposición dorsal de los nasales grande = 0; exposición de los nasales reducida comparada con otros elementos del techo craneano = 1.
3. Prefrontal A: contacto medial de los prefrontales ausente = 0; contacto medial de los prefrontales presente = 1.
4. Prefrontal B: contacto prefrontal-vómer presente = 0; contacto prefrontal-vómer ausente = 1. Cambio en la polarización respecto a Joyce (2007).
5. Prefrontal C: contacto prefrontal-palatino presente = 0; contacto prefrontal-palatino ausente = 1.
6. Prefrontal D: prefrontal exposure large = 0; reduced = 1; ausente or near ausente = 2. [no aditivo].
7. Prefrontal E: prefrontal con turbérculos presentes = 0; ausente = 1.
8. Lagrimal A: presente = 0; ausente = 1.
9. Frontal A: contribución del frontal a la órbita ausente = 0; presente = 1.
10. Parietal A: contacto parietal-escamoso presente = 0; ausente = 1; ausente por el desarrollo del postorbital y del supratemporal= 2. [no aditivo].

11. Parietal B: contacto del parietal con el pterigoides, epipterigoides y/o palatino ausente = 0; presente = 1.
12. Parietal C: extensión anterior del proceso descendiente del parietal corta sin encerrar al foramen nervi trigemini = 0; larga encerrando al foramen nervi trigemini = 1; corta, pero cerrando al foramen nervi trigemini = 2. [no aditivo].
13. Parietal D: proceso posterior descendente del techo craneano ausente = 0; presente = 1. Agregado de Rougier et al. (1995) y Sterli et al. (2007).
14. Parietal E: proceso inferior del parietal formando el margen posterior del foramen nervi trigemini ausente = 0; presente = 1.
15. Yugal A: contacto yugal-escamoso presente = 0; ausente, por el contacto entre el postorbital y el cuadradoyugal = 1.
16. Yugal B: participación del yugal en la escotadura dorsal ausente = 0; presente = 1.
17. Cuadradoyugal A: presente = 0; ausente, debido a la presencia de una emarginación temporal ventral = 1.
18. Cuadradoyugal B: contacto cuadradoyugal-maxilar ausente = 0; presente = 1.
19. Cuadradoyugal C: contacto cuadradoyugal-escamoso por debajo del cavum tympani ausente = 0; presente = 1. Modificado por Joyce (com. pers.).
20. Escamoso A: contacto escamoso-postorbital presente = 0; ausente, techo craneano bien desarrollado, pero postorbital corto = 1; ausente, debido a una emarginación temporal ventral = 2; ausente, debido a una emarginación temporal dorsal = 3. [no aditivo].
21. Escamoso B: escamoso-supraoccipital contact ausente = 0; presente = 1.

22. Postorbital A: contacto postorbital-palatino ausente = 0; presente, foramen palatinum posterius ubicado posteriormente a la órbita = 1.
23. Supratemporal A: presente = 0; ausente = 1.
24. Premaxilar A: narinas externas divididas por el premaxilar = 0; por el nasal = 1; coalescentes = 2. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007) y Sterli et al. (2007).
25. Premaxilar B: fusión de los premaxilares ausente = 0; presente = 1.
26. Premaxilar C: foramen praepalatinum presente = 0; ausente, premaxilar bien osificado = 1; ausente, foramen intermaxilaris presente = 2. [no aditivo].
27. Premaxilar D: exclusión del premaxilar de la apertura narium externa ausente = 0; presente = 1.
28. Premaxilar E: pico en el premaxilar ausente = 0; presente = 1.
29. Vómer A: par = 0; impar = 1; impar, muy reducido = 2. [no aditivo].
30. Vómer B: contacto vómer-pterigoides en vista palatal presente = 0; ausente, contacto medial de los palatinos presente = 1.
31. Vómer C: dientes vomerinos y palatinos presente = 0; ausente = 1.
32. Vómer D: contacto vómer-premaxilar presente = 0; ausente = 1. Modificado de Gaffney (1979).
33. Palatino A: contribución del palatino a la pared craneana ausente = 0; presente, bien desarrollada = 1.
34. Cuadrado A: piso del espacio cráneocuadrado ausente = 0; piso del espacio cráneocuadrado formado por el pterigoides, pero el pterigoides no cubre al proótico = 1; por el pterigoides = 2; por el cuadrado y proótico = 3. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007).

35. Cuadrado B + C: cavum tympani poco profundo pero no desarrollado
anteroposteriormente = 0; cavum tympani poco profundo, pero desarrollado
anteroposteriormente = 1; profundo y anteroposteriormente desarrollado = 2. [no
aditivo]. Modificado de Joyce (2007).
36. Cuadrado D: fosa precolumelar ausente = 0; grande y profunda = 1.
37. Cuadrado E: antrum postoticum ausente = 0; incipiente = 1; completamente
desarrollada = 2. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007).
38. Cuadrado F: incisura columella auris: presente, pero cuadrado y opistótico formando
un ángulo de 90° en vista lateral = 0; presente, pero cuadrado y opistótico formando
un ángulo menor a 90° en vista lateral = 1; presente y cerrado, pero sólo encerrando a
la columella auris = 2; presente y cerrado, cerrando a la columella auris y al tubo de
Eustaquio = 3. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007).
39. Cuadrado G: processus trochlearis oticum ausente = 0; presente = 1. Modificado de
Gaffney et al. (1991) y de Sterli et al. (2007).
40. Epipterigoides A: presente, rod-like = 0; presente, laminar = 1; ausente = 2. [no
aditivo]. Modificado de Joyce (2007).
41. Pterigoides A: dientes en el pterigoides presentes = 0; ausentes = 1.
42. Pterigoides B: procesos basitrabeculares presentes y con una articulación basicraneana
móvil = 0; procesos basitrabeculares presentes y con la articulación basicraneana
obliterada = 1; procesos basitrabeculares ausentes, articulación basicraneana
obliterada = 2. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007).
43. Pterigoides C: vacuidad interpterigoidea presente = 0; ausente = 1.
44. Pterigoides D: contacto pterigoides-basioccipital ausente = 0; presente = 1.

45. Pterigoides E: processus trochlearis pterigoidesei ausente = 0; presente = 1.
46. Pterigoides F: foramen palatinum posterius presente = 0; presente, pero abierto lateralmente = 1; ausente = 2. [no aditivo].
47. Pterigoides G: contacto medial de los pterigoides presente = 0; ausente = 1.
48. Pterigoides H: contribución de los pterigoides al foramen palatinum posterius presente = 0; ausente = 1.
49. Pterigoides I: flanco vertical del proceso trnasverso del pterigoides ausente = 0; presente = 1. Modificado de Gaffney (1990), Gaffney et al. (1991) y Sterli et al. (2007).
50. Pterigoides J: muesca intrapterigoidea ausente = 0; presente = 1. Nuevo.
51. Supraoccipital A: crista occipitalis poco desarrollada = 0; bien desarrollada posteriormente al límite marcado por el foramen magnum = 1.
52. Supraoccipital B: exposición dorsal grande del supraoccipital en el techo craneano ausente = 0; presente = 1.
53. Exoccipital A: contacto medial de los exoccipitales dorsalmente al foramen magnum ausente = 0; presente = 1.
54. Basioccipital A: con un tubérculo basioccipital presente = 0; con un surco limitado por dos crestas laterales que culminan en tubérculos = 1; tubérculos ausentes = 2. [no aditivo]. Modificado de Sterli et al. (2007).
55. Opistótico A: escasamente articulado con el escamoso = 0; fuertemente suturado con el escamoso = 1.
56. Opistótico B: depresiones musculares dorsales ausentes = 0; presentes = 1. De Rougier et al. (1995) y Sterli et al. (2007)

57. Opistótico C: cresta ventral en el opistótico ausente = 0; presente, con una región del oído medio incipientemente cerrada = 1; presente, pero modificada con una región de oído medio cerrada = 2. [no aditivo]. De Gaffney y Kitching (1995) y Sterli et al. (2007).
58. Opistótico D: processus interfenestralis presente, robusto, no alcanzando el piso del cavum acustico-jugulare = 0; presente, robusto, alcanzando el piso del cavum acustico-jugulare = 1; presente, pequeño, alcanzando el piso del cavum acustico-jugulare = 2. [no aditivo]. Nuevo basado en Sterli y Joyce (2007).
59. Basiesfenoides A: rostrum basiesfenoidale plano = 0; en forma de cilindro grueso y redondeado = 1.
60. Basiesfenoides B: inserciones musculares pares en la superficie ventral ausentes = 0; presentes = 1.
61. Nervio hiomandibular A: rama hiomandibular del nervio facial corriendo en forma paralela a la vena capitis lateralis a través del espacio cráneocuadrado = 0; rama hiomandibular del nervio facial corriendo en forma independiente de la vena capitis lateralis = 1.
62. Arteria estapedial A: foramen stapedio-temporale posterior a la fenestra ovalis entre el proceso paraoccipital del opistótico y el cuadrado = 0; foramen stapedio-temporale anterior a la fenestra ovalis = 1.
63. Arteria estapedial B: foramen stapedio-temporale relativamente grande = 0; significativamente reducido en tamaño = 1; ausente = 2. [no aditivo].
64. Foramen jugular A: foramen jugulare posterius ausente = 0; presente = 1.

65. Canalis caroticum B: la arteria palatina entra al cráneo a través de la vacuidad interpterigoidea mientras que la arteria cerebralis lo hace mediante el foramen caroticum basisphenoidale formado por el basiesfenoides = 0; foramen caroticum laterale formado entre el basiesfenoides y el pterigoides mientras que la arteria cerebralis lo hace mediante el foramen caroticum basisphenoidale formado enteramente por el basiesfenoides = 1; foramen caroticum laterale entre el basiesfenoides y el pterigoides, arteria cerebralis entrando al cráneo mediante el foramen caroticum basisphenoidale, foramen posterius canalis carotici interni formado por el pterigoides o por el pterigoides más el basiesfenoides = 2; arteria palatina se bifurca de la cerebral por adentro del cráneo, foramen posterius canalis carotici interni formado por el pterigoides = 3; arteria palatina se bifurca de la cerebral por adentro del cráneo, foramen posterius canalis carotici interni formado por el pterigoides y proótico = 4; foramen caroticum laterale ausente = 5; arteria palatina se bifurca de la cerebral por adentro del cráneo, foramen posterius canalis carotici interni formado por el basiesfenoides y pterigoides = 6. [no aditivo]. Nuevo.
66. Canalis caroticum C: Patrón A = 0; Patrón B = 1; Patrón C = 2. [no aditivo].
67. Fenestra perilymphatica A: grande = 0; relativamente pequeña = 1.
68. Dentario A: dentarios fusionados = 0; suturados solamente = 1.
69. Esplénial: presente = 0; ausente = 1.
70. Dientes A: dientes presentes en premaxilar, maxilar, y dentario = 0; dientes ausentes en premaxilar, maxilar y dentario = 1. Nuevo.
71. Fosa temporal superior: presente = 0; ausente = 1. Nuevo.

72. Caparazón A: escudos presentes = 0; parcialmente presentes = 1; ausentes = 2. [no aditivo].
73. Caparazón B: tricarenado ausente = 0; presente, pero sólo poco visible = 1; presente y pronunciado = 2. [no aditivo].
74. Caparazón C: ausente = 0; presente = 1. Nuevo.
75. Nucal A: cervical articulando con la nucal a través de una faceta roma = 0; articulación ausente = 1; cervical articulando con la nucal a través de un pedestal alto = 2. [no aditivo].
76. Nucal B: proceso costiforme de la nucal ausente = 0; presente, el proceso cruza la periférica 1 para contactar a la periférica 2 y 3 = 1.
77. Neural A: fórmula neural $6 > 4 < 6 < 6 < 6 < 6$ ausente = 0; presente = 1.
78. Periférica A: más de 11 pares = 0; 11 pares = 1; 10 pares = 2; menos de 10 pares = 3. [no aditivo].
79. Periférica B: periférica anterior perforada por conductos para las glándulas de musk ausente = 0; presente = 1.
80. Costal A: contacto medial de la costal 1 ausente = 0; presente = 1.
81. Costal B: contacto medial de las costales posteriores ausente = 0; contacto medial de las tres costales presente = 1; contacto medial de todas las costales presente = 2. [no aditivo].
82. Costal C: fontanelas costo-periféricas reducidas o ausentes, costales completamente o casi completamente osificadas = 0; fontanelas costo-periféricas presentes = 1.
83. Cervical A: una cervical presente = 0; cervicales ausente, pero otras placas presentes = 1; más de una cervical presente = 2. [no aditivo].

84. Supramarginal A: fila completa de escudos supramarginales presente = 0; fila parcial de escudos supramarginales presente = 1; escudos supramarginales ausentes = 2. [no aditivo].
85. Vertebral A: 4 escudos vertebrales = 0; 5 escudos vertebrales = 1.
86. Vertebral B: vertebrales II-IV más anchos que los pleurales = 0; vertebrales II-IV más angostos o tan angostos como los pleurales = 1.
87. Vertebral C: surco entre el escudo vertebral III y IV en la neural 6 = 0; surco entre el escudo vertebral III y IV en la neural 5 = 1.
88. Plastrón A: conexión entre el caparazón y el plastrón ósea = 0; ligamentosa = 1.
89. Plastrón B: fontanela central ausente = 0; presente = 1.
90. Plastrón C: kinesis plastral ausente = 0; kinesis plastral anterior presente = 1.
91. Entoplastrón A: proceso entoplastral anterior presente = 0; ausente = 1.
92. Entoplastrón B: proceso entoplastral posterior largo = 0; corto = 1.
93. Entoplastrón C: proceso entoplastral posterolateral distintivo presente = 0; ausente = 1.
94. Entoplastrón D: entoplastrón con forma de V ausente = 0; presente = 1.
95. Entoplastrón E: presente = 0; ausente = 1.
96. EpiPlastrón A: epiplastra y entoplastrón angosto y elongado ausente = 0; presente = 1.
97. Hioplastrón A: pilares axilares contactando solamente a las periféricas = 0; pilares axilares contactando a las periféricas y a la primera costal = 1.
98. Mesoplastrón A: 1 o 2 pares de mesoplastra con contacto medial = 0; sólo un par y reducido = 1; ausente = 2. [no aditivo].
99. Hipoplastrón A: pilar inguinal contactando solamente a las periféricas = 0; pilar inguinal contactando a las periféricas y a la costal 5 = 1.

100. Xifiplastrón A: muesca anal ausente = 0; presente = 1.
101. Xifiplastrón B: xifiplastra angostos ausentes = 0; presentes = 1.
102. Escudos plastrales A: presentes = 0; ausentes = 1.
103. Escudos plastrales B: surco ubicado en la línea media sinuoso ausente = 0; presente = 1.
104. Gular A: un par = 0; sólo un escudo = 1.
105. Extragular A: presente = 0; ausente = 1.
106. Extragular B: contacto medial de los extragulares ausente = 0; presente, contactando uno con otro por delante de los gulares = 1; presente, contactando uno con otro por detrás de los gulares = 2. [no aditivo].
107. Extragular C: tuberosidades plastrales anteriores presentes = 0; ausentes = 1.
108. Intergular A: ausente = 0; presente = 1.
109. Humeral A: 1 par = 0; 2 pares subdivididos por una articulación plastral = 1.
110. Pectoral A: presente = 0; ausente = 1.
111. Abdominal A: presente, con contacto medial = 0; presente, con contacto medial ausente = 1; ausente = 2. [no aditivo].
112. Anal A: solamente cubriendo parte de los xifiplastra = 0; llega a cubrir parte de los hipoplastra = 1.
113. Inframarginal A: más de dos pares presentes = 0; dos pares presentes = 1; ausente = 2. [no aditivo].
114. Costilla cervical A: costillas cervicales largas presentes = 0; costillas cervicales reducidas o ausentes = 1.

115. Vértebra cervical A: procesos transversos ubicados en una posición medial en el cuerpo vertebral = 0; procesos transversos ubicados en la parte anterior del cuerpo vertebral = 1.
116. Vértebra cervical B: quilla ventral en las últimas cervicales ausentes = 0; presentes = 1.
117. Vértebra cervical C: centro cervical $8 < 7$ ausente = 0; presente = 1.
118. Articulación cervical A: no formadas = 0; formed = 1.
119. Articulación cervical B: $2(3 = 0; 2)3 = 1$.
120. Articulación cervical C: $3(4 = 0; 3)4 = 1$.
121. Articulación cervical D: $4(5 = 0; 4)5 = 1$.
122. Articulación cervical E: $5(6 = 0; 5)6 = 1$.
123. Articulación cervical F: $6(7 = 0; 6)7 = 1$.
124. Articulación cervical G: $7(8 = 0; 7)8 = 1$.
125. Articulación cervical H: $8(\text{primera vértebra dorsal} = 0; 8)$ primera vértebra dorsal = 1; ninguno, las vértebras sólo articulan en las zigapófisis = 2. [no aditivo].
126. Costilla dorsal A: primera costilla torácica larga extendiéndose todo el largo de la primera costal y a veces contacta a las periféricas = 0; largo intermedio, en contacto con los pilares axilares = 1; largo intermedio a corta = 2. [no aditivo].
127. Costilla dorsal B: contacto de las costillas dorsales 9-10 con costales presente = 0; ausente = 1.
128. Costilla dorsal C: Costilla dorsal 10 larga, contactando a las periféricas = 0; costilla dorsal 10 corta = 1.
129. Vértebra dorsal A: articulación anterior de la primera dorsal un poco inclinada anteroventralmente = 0; fuertemente inclinada anteroventralmente = 1.

130. Chevron A: presentes en casi todas las vértebras caudales = 0; ausentes o pobremente desarrollados en las vértebras caudales posteriores = 1.
131. Caudal A: tubo caudal presente = 0; ausente = 1.
132. Caudal B: todos los centros caudales anficélicos = 0; centros caudales formados = 1. Modificado de Joyce (2007).
133. Cintura pectoral A: placa horizontal con un proceso dorsal, no trirradiada = 0; trirradiada = 1. De Gaffney (1990) y Sterli et al. (2007).
134. Cintura pectoral B: cintura pectoral por fuera de las costillas = 0; cintura pectoral por dentro de las costillas = 1. Nuevo.
135. Cleitro A: presente y en contacto con el caparazón = 0; presente, contacto óseo con e caparazón ausente = 1; ausente = 2. [no aditivo].
136. Escápula A: acromion más corto que la mitad del proceso escapular = 0; más de la mitad del largo del proceso escapular = 1.
137. Escápula B: contacto de la cresta acromial con la fosa glenoidea = 0; ausente = 1.
138. Escápula C: cuello glenoideo ausente = 0; presente = 1.
139. Coracoides A: foramen coracoideo presente = 0; ausente = 1.
140. Pelvis A: pelvis en contacto con el caparazón y plastrón mediante ligamentos = 0; isquion y plastrón relacionados a través de una sutura ancha = 1; isquion relacionado con el plastrón sólo a través de una sutura medial = 2. [no aditivo]. Modificado de Joyce (2007) y de Sterli et al. (2007).
141. Íleon A: cuello ilíaco elongado ausente = 0; presente = 1.
142. Íleon B: cicatriz ilíaca abarcando costales, periféricas y pigal = 0; cicatriz ilíaca abarcando sólo costales = 1.

143. Íleon C: zona articular angosta y punteaguda posteriormente = 0; oval = 1.
144. Íleon D: muesca posterior en el acetábulo ausente = 0; presente = 1.
145. Ísquion A: contacto con el plastrón mediante un gran tubérculo central = 0; contacto con el plastrón mediante dos procesos isquiádicos separados = 1.
146. Hipoískuion A: presente = 0; ausente = 1.
147. Manos A: la mayoría de los dígitos con dos falanges cortas = 0; la mayoría de los dígitos con tres falanges elongadas = 1.
148. Manos B: 'paddles' ausentes = 0; 'paddles' cortas presentes = 1; 'paddles' largas presente = 2. [no aditivo].
149. Manos C: 'flippers' ausentes = 0; 'flippers' cortas presentes = 1; 'flippers' largas presentes = 2. [no aditivo].
150. Pies A: garra en el quinto dígito presente = 0; ausente = 1.
151. Pies B: metatarsal 5 funcionando como un verdadero metatarsal = 0; metatarsal 5 funcionando como un tarsal = 1.

Apéndice 4.3. Matriz morfológica

TABLA 1. Caracteres 0 - 49

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
Sphenodon punctatus	000010010100	-0-0-00	-000100	?00000000	----	00120000000				
Simosaurus gaillardoti	0110?0111100	-0-1000	-010100	?00001000	----	021211020	-0			
Owenetta kitchingorum	00010001012??	0-000000	?0000000000	?000000?0000000000						
Anthodon serrarius	0000??000020	-0-000000	00000000000000000000	?000200000000						
Proganochelys quenstedti	0000?0000000	-0-000000	00000000000000000000	?0000000000000000						
Proterochersis robusta	????????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
Palaeochersis talampayensis	0000?0010000	-1-100000	000000?000?1?0	110000?110000000						
Australochelys africanus	????????10?0	?1-?00?00	???0?0??0?0??	110000??10000000						
Kayentachelys aprix	001000111100	-0-100000	00?20?00101001	201100010000000						
Condorchelys antiqua	????????????	?0????????	????????????	????????????	120?10?11000?0?0					
Heckerochelys romani	0??00??110?	?0?1???	?0??2???	?1?1??12??1??	11000?0?1					
Indochelys spatulata	????????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
Siamochelys peninsularis	????????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
Niolamia argentina	????????0???	?00?0???	?0???	?0?11?001?10?	?20???	?121?0???	?0			
Meiolania platyceps	000000011001	-0010001	010101A00001	01010022023101211000	B0					
Mongolochelys efremovi	001000011001	?001000001	0120000101001	202110121000000						
Kallokibotion bajazidi	00?0??011?0	10?0?00000	??110?00111?	022023111211?	?0?0					
Platychelys oberndorferi	????????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
Caribemys oxfordiensis	????????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
Notoemys laticentralis	????????????	????????	????????	????????	????????	3202?0??2?0???	?????			
Elseya dentata	011011111011	00101--	201120000101003	202302121010000						
Elseya latisternum	011011111011	00101--	201120000101003	202302121010000						
Chelodina oblonga	011011111111	100101--	201120000101003	202302121010000						
Chelodina longicollis	011011111111	100101--	201120000101003	202302121010000						
Phrynops geoffroanus	011011111011	00101--	201120000101103	202302121010000						
Chelus fimbriatus	1--010111101	100101--	201121000101003	202302121010000						
Erymnochelys madagascariensis	1--111011111	100100001	0112000021110321	2302121010000						
Pelomedusa subrufa	1--111011111	100100003011	2000021110321	2302121010000						
Podocnemis expansa	1--111011111	100100001	0112000021100321	2302121010010						
Chubutemys copelloi	??100011001	100?000?00?	1????1110?	120211?121000000						
Dorsetochelys delairi	001000111101	?0?100000?	120?001010?	2202111121100001						
Pleurosternon bullockii	0110??111111	100100000?	1200001?10022021	11121?00101						
Glyptops plicatulus	01100?1111?1?	?0100?0???	120?011?1?022021	11111100101						
Dinochelys whitei	0?10??1111???	?010000???	20?01???????	20?11?????????						
Neurankylus eximius	??0??1?1?1?	?0?????001?	???????????	220?11212110?0??						
Trinitichelys hiatti	001000211111	10010000001	20000101?022021	112121100001						
Plesiobaena antiqua	001000211111	10010000001	200001010022021	112121100001						
Boremys pulchra	001000211111	10010000001	20000101?022021	11212110001?						
Baena arenosa	??1000211101	10010000001	200001010022021	112121100001						
Chisternon undatum	001000211101	10010000001	200001010022021	1112121100011						
Portlandemys macdowellii	0011000111?1001	???????	01200001010022021	111121100001						
Plesiochelys solodurensis	0011000111B1001	100000001	200001010022021	111121101001						
Solnhofia parsonsi	0011000111B1000	1000?001	200001110022021	111121100001						
Thalassemys moseri	00100011110110	-10000001	200001110022021	1111211010-1						
Santanachelys gaffneyi	001000011111000	10000001	20?001110022021	1?1211010-1						
Xinjiangchelys latimarginalis	????????????	????????	????????	????????	2?????????1???????					
Hangaemys hoburensis	001100011101100	10000001	200001010022?211?	121100101						
Judithemys sukhanovi	??1?0111?1100	1000?0012???	0101??220211?	121100001						
Dracochelys bicuspis	??10?011111100	1000?0?120000	1010?220?111121100001							
Sinemys lens	0010??111111100	1000030?12???	00?1??220221?	121000001						
Ordosemys leios	0010000111?1100	10000001	200001010022021	11111100001						
Toxochelys latiremym	001100011111?001	10000001	200001010022021	1?121100001						
Caretta caretta	1--100011B012001	10000001	20100101102201	1111211020-0						
Chelonia mydas	1--1?00111012001	10000001	20101101102201	1111211020-0						
Mesodermochelys undulatus	????????????	????????	????????	????????	1???????????					
Dermochelys coriacea	1--1010111000	-0000000001	20000101002201	1021211020-0						

<i>Protochelydra zangerli</i>	1--10?01101110010000000120000101??220?21?12110001?
<i>Macrochelys temminckii</i>	1--10001101110010000000120001101002202211121100?11
<i>Chelydra serpentina</i>	1--10001101110010000000120001101002202211121100011
<i>Platysternon megacephalum</i>	1--10001101110010010000120001101002202211121100011
<i>Mongolemys elegans</i>	1--B0001111110010000000120000101002202111121100001
<i>Gopherus polyphemus</i>	1--10001111110010000300120000101002202211121100011
<i>Chelonoidis chilensis</i>	1--10001111110010000300120000101002202211121100010
<i>Chrysemys picta</i>	1--10001111110010000300120000101002202111121000011
<i>Trachemys scripta</i>	1--10001110110010000300120000101002202111121100011
<i>Geochelone hamiltonii</i>	1--10001101110011000300120000101002202111121100011
<i>Emarginachelys cretacea</i>	1--10001111110010000300120000101012202111121100011
<i>Batemys wyomingensis</i>	1--100011111100100003001200001010122021111211000B1
<i>Dermatemys mawii</i>	1--100011B1110010000300120000101012202111121100011
<i>Hoplochelys crassa</i>	??
<i>Staurotypus triporcatus</i>	1--10001101110011010300120001101012202111121100010
<i>Sternotherus odoratus</i>	1--10001101110010010300120000101012202111121100010
<i>Kinosternon flavescens</i>	1--10001101110010010300120000101012202111121100010
<i>Zangerlia neimongolensis</i>	1--10?0110?1?001?0003001200001?1??220?21?12110000?
<i>Basilemys variolosa</i>	1--1??01111??0010000300120?00??1????20?21?121?0????
<i>Adocus beatus</i>	1--1000111111001?000300120000101012202111121100011
<i>Peltochelys durlstonensis</i>	??
<i>Sandownia harrisi</i>	1--1000111011001000000012B?001110122022121211010-0
<i>Apalone spinifera</i>	1--10101111110011000300121210111112202211121100110
<i>Lissemys punctata</i>	1--10101111110011000300121210111112202211121100110
<i>Anosteira ornata</i>	1--1??01111??001000030012?2001111?220221?1211001B0
<i>Carettochelys insculpta</i>	1--10101111110010010300121200111112202211121100110

TABLA 2. Caracteres 50 - 99

	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
Sphenodon punctatus	00002000	-10	???	0???	0000	--0	-----	-----	-----	-----
Simosaurus gaillardoti	00102	????	????	????	0000	--0	-----	-----	-----	-----
Owenetta kitchingorum	000?	-000000	???	0???	0001	--0	-----	-----	-----	-----
Anthodon serrarius	000020000000	????	0001	--0	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Proganochelys quenstedti	00000000000000	00?	0001100100?	00000	-000	-000000000000				
Proterochersis robusta	????	????	????	????	001	???	00???	0?110?	00000	1000000
Palaeochersis talampayensis	000011110?	0???	00???	0011001?	0???	0???	-???	00000	1000000	
Australochelys africanus	00???	1110?	0???	00???	11???	????	????	????	????	????
Kayentachelys aprix	00001101101?	1000?	01011001000	B00000210010000	1000000	1000000				
Condorchelys antiqua	0???	11011?	1???	00???	1001?	????	00???	00?1000	100???	???
Heckerochelys romani	00???	10120???	00???	001000?	00?00?	10?	11011000	1000		
Indochelys spatulata	????	????	????	????	001?	0?	000?	100?	00?	000?
Siamochelys peninsularis	????	????	????	????	001?	00100000	21111001?	1000?	00	
Niolamia argentina	11???	101???	????	0???	110?	1???	????	????	????	????
Meiolania platyceps	11102102200110B2?	0001100100?	100000210?	1101010010?	0					
Mongolochelys efremovi	011011012?	0?1011?	00011001000	1000002101110101001000						
Kallokibotion bajazidi	010?	11?1?	00?1001?	0?0?11001000?	0000?	100?	001?	1000?	1?	
Platychelys oberndorferi	????	????	????	????	001100100000	1100010111000111				
Caribemys oxfordiensis	????	????	????	????	001100?	0???	0???	01011?	000111	
Notoemys laticentralis	0???	021?	02?	0?100?	0???	001100100000	210001011?	00011?		
Elseya dentata	0100210020011014?	00011001100101201211	-000111000121							
Elseya latisternum	0100210020111014?	00011001100101201211	-000111000121							
Chelodina oblonga	0001210020011014?	01011001100101200211	-000111000120							
Chelodina longicollis	0001210020011014?	01011001100101200211	-000111000120							
Phrynops geoffroanus	0001210020011014?	010110011001001002111000	111000111000121							
Chelus fimbriatus	0001210020011014?	010110211001000102111000	111000111000121							
Erymnochelys madagascariensis	0100210020011014?	001110011001001012111000	111000111000111							
Pelomedusa subrufa	0100210020011015?	001110011001001012111000	111000111000111							
Podocnemis expansa	0100210020011014?	001110011001001012111000	111000111000111							
Chubutemys copelloi	01???	1101200???	????	110?	1???	0???	????	????	????	????
Dorsetochelys delairi	000011012?	1?100?	????	11???	????	????	????	????	????	????
Pleurosternon bullockii	0?00?	101200?	10?	1?1???	11001?	0010000?	21010001?	??000?	01	
Glyptops plicatulus	00???	11?22000	1001???	0011001100100000	2111000111000101					
Dinochelys whitei	0???	???	0???	10???	0?11001???	01000002101000	111000?	0?		
Neurankylus eximius	000021?	2200010?	6?1?	0?11001100100000	2111000111000101					
Trinitichelys hiatti	000021022000100???	10011001100?00?	002111000111000101							
Plesiobaena antiqua	000021022000100???	100110011001000002111000	111000111000101							
Boremys pulchra	0000210220001006?	100110011001000022111000	111000111000101							
Baena arenosa	0000210220001006?	101110011001000022111000	111000111000111							
Chisternon undatum	0000210220001006?	10111001100100002211	-000111000101							
Portlandemys macdowelli	0???	0210120001003?	00011???	????	????	????	????	????	????	????
Plesiochelys solodurensis	0100210120001003?	0001100110010000221010B0	111000121							
Solnhofia parsonsi	0100210220001002?	00011001???	0100002101110???	000020						
Thalassemys moseri	0000210220001003?	0???	11001100?00?	0?2?0???	10???	???	12?			
Santanachelys gaffneyi	01002102???	0010???	0?11001?	0010001?	2100110111000020					
Xinjiangchelys latimarginalis	????	2???	1???	????	001100100000	2111100111000020				
Hangaiemys hoburensis	010021022?	101002???	11001100100000	2111100111001020						
Judithemys sukhanovi	01002102201010?	2???	0?11001100100000	2111100111001020						
Dracochelys bicuspis	010021022???	010?2???	011100110010000?	111110???	01020					
Sinemys lens	010021022?	1010?2?	00?1100110010000	121111B?	11100-020					
Ordosemys leios	01001102201010?	2???	11001100100000	211111???	00?020					
Toxochelys latiremys	0100210220001003???	01110012001000102111110111001020								
Caretta caretta	0100210221001003?	001110012000000102111110111001020								
Chelonia mydas	0100210221001003?	001110012001000102111110111001020								
Mesodermodochelys undulatus	?10???	????	01???	10120010001?	2???	110111001020				
Dermochelys coriacea	0100210221001003?	001112012003-0-1-2	--11-111001020							
Protochelydra zangerli	0100?	10???	00101???	0???	11???	1???	0???	100111001020		

<i>Macroclmys temminckii</i>	01002102200010130001110011101000001111110111001020
<i>Chelydra serpentina</i>	01002102200010130001110011101000002111110111001020
<i>Platysternon megacephalum</i>	01002102200010130001110011001000002111100111000020
<i>Mongolomys elegans</i>	010?110220001012?001110011001000002111000111000121
<i>Gopherus polyphemus</i>	01002102200010130001110011001000002111000111000121
<i>Chelonoidis chilensis</i>	01002102200010130001110011001000002110000111000021
<i>Chrysemys picta</i>	01002102200010130001110011001000002111000111000121
<i>Trachemys scripta</i>	01002102200010130001110011001000002111000111000121
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	01002102200010130001110111001000002111000111000121
<i>Emarginachelys cretacea</i>	0100210220001013????1101111010000?2111100111000020
<i>Baptemys wyomingensis</i>	010021022?00-213?001110111001000002111000111000121
<i>Dermatemys mawii</i>	010021022000-213?001110011B01001002111000111000120
<i>Hoplochelys crassa</i>	?????????????????????0211101000002111000111000020
<i>Staurotypus triporcatus</i>	0100210220001113100111021110210B002111001111000020
<i>Sternotherus odoratus</i>	01002102200011131001110111102111002111001111?10020
<i>Kinosternon flavescens</i>	01002102200011131001110111102111002111001111?10020
<i>Zangerlia neimongolensis</i>	0100?10???00101???0111001??11??00?211?000111000020
<i>Basilemys variolosa</i>	?????10?????????????0111001101100B002111000111000020
<i>Adocus beatus</i>	0100010220001012?00111001101100B002111000111000020
<i>Peltochelys durlstonensis</i>	?????????????????????00110020010?2110000111000020
<i>Sandownia harrisi</i>	0000010220001012?00111?????????????????????????????
<i>Apalone spinifera</i>	01000102200010132001112011003-01--2---11-11110-020
<i>Lissemys punctata</i>	01000102200010132001112011003-01--2---11-11110-020
<i>Anosteira ornata</i>	010001022?001013?0??11101100200100211?10-111000020
<i>Carettochelys insculpta</i>	0100010220001013?0011110110020010-2---10-111000020

TABLA 4. Caracteres 150 - 151

	150
<i>Sphenodon punctatus</i>	01
<i>Simosaurus gaillardoti</i>	??
<i>Owenetta kitchingorum</i>	??
<i>Anthodon serrarius</i>	??
<i>Proganochelys quenstedti</i>	00
<i>Proterochersis robusta</i>	??
<i>Palaeochersis talampayensis</i>	??
<i>Australochelys africanus</i>	??
<i>Kayentachelys aprix</i>	??
<i>Condorchelys antiqua</i>	??
<i>Heckerochelys romani</i>	??
<i>Indochelys spatulata</i>	??
<i>Siamochelys peninsularis</i>	??
<i>Niolamia argentina</i>	??
<i>Meiolania platyceps</i>	?0
<i>Mongolochelys efremovi</i>	11
<i>Kallokibotion bajazidi</i>	??
<i>Platychelys oberndorferi</i>	??
<i>Caribemys oxfordiensis</i>	??
<i>Notoemys laticentralis</i>	?1
<i>Elseya dentata</i>	11
<i>Elseya latisternum</i>	11
<i>Chelodina oblonga</i>	11
<i>Chelodina longicollis</i>	11
<i>Phrynops geoffroanus</i>	11
<i>Chelus fimbriatus</i>	11
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	11
<i>Pelomedusa subrufa</i>	11
<i>Podocnemis expansa</i>	11
<i>Chubutemys copelloi</i>	??
<i>Dorsetochelys delairi</i>	??
<i>Pleurosternon bullockii</i>	??
<i>Glyptops plicatulus</i>	??
<i>Dinochelys whitei</i>	11
<i>Neurankylus eximius</i>	??
<i>Trinitichelys hiatti</i>	??
<i>Plesiobaena antiqua</i>	11
<i>Boremys pulchra</i>	??
<i>Baena arenosa</i>	??
<i>Chisternon undatum</i>	??
<i>Portlandemys macdowellii</i>	??
<i>Plesiochelys solodurensis</i>	11
<i>Solnhofia parsonsi</i>	11
<i>Thalassemys moseri</i>	??
<i>Santanachelys gaffneyi</i>	11
<i>Xinjiangchelys latimarginalis</i>	??
<i>Hangaiemys hoburensis</i>	??
<i>Judithemys sukhanovi</i>	11
<i>Dracochelys bicuspis</i>	-?
<i>Sinemys lens</i>	11
<i>Ordosemys leios</i>	??
<i>Toxochelys latiremymys</i>	11
<i>Caretta caretta</i>	11
<i>Chelonia mydas</i>	11
<i>Mesodermochelys undulatus</i>	??
<i>Dermochochelys coriacea</i>	11
<i>Protochelydra zangerli</i>	??

<i>Macrolemys temminckii</i>	11
<i>Chelydra serpentina</i>	11
<i>Platysternon megacephalum</i>	11
<i>Mongolemys elegans</i>	??
<i>Gopherus polyphemus</i>	11
<i>Chelonoidis chilensis</i>	11
<i>Chrysemys picta</i>	11
<i>Trachemys scripta</i>	--
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	11
<i>Emarginachelys cretacea</i>	11
<i>Baptemys wyomingensis</i>	11
<i>Dermatemys mawii</i>	11
<i>Hoplochelys crassa</i>	??
<i>Staurotypus triporcatus</i>	11
<i>Sternotherus odoratus</i>	11
<i>Kinosternon flavescens</i>	11
<i>Zangerlia neimongolensis</i>	?1
<i>Basilemys variolosa</i>	??
<i>Adocus beatus</i>	11
<i>Peltochelys durlstonensis</i>	??
<i>Sandownia harrisi</i>	??
<i>Apalone spinifera</i>	11
<i>Lissemys punctata</i>	11
<i>Anosteira ornata</i>	11
<i>Carettochelys insculpta</i>	11

Clave polimorfismos

A = 0 2.

B = 0 1.

Apéndice 4.4: Lista de taxones con las referencias de dónde fueron obtenidos los datos para realizar la matriz morfológica.

Materiales:

Abreviaturas: **AMNH**, American Museum of Natural History (EUA); **AS**, Alte Sammlung Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayern (Alemania); **BMNH**, British Museum of Natural History (Inglaterra); **CUMZ-T**, Cambridge University, Museum of Zoology (Inglaterra); **DCM-G**, Dorset County Museum (Inglaterra); **JM SCHA**, Jura Museum (Alemania); **MB**, Universität-Humboldt Museum für Naturkunde (Alemania); **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University (EUA); **MH**, Naturhistorisches Museum Basel (Suiza); **MHNSR**, Museo de Historia Natural de San Rafael (Argentina); **MLP**, Museo de La Plata (Argentina); **MNA**, Museum of Northern Arizona (EUA); **MPEF-PV**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Paleontología Vertebrados (Argentina); **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade São Paulo, (Brasil); **USNM**, United States National Museum (EUA); **NMS (=SM)**, Naturmuseum Solothurn (Suiza); **PIN**, Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences (Rusia); **PU**, Princeton University (actualmente en el YPM, EUA); **PULR**, Paleontología, Universidad Nacional de La Rioja (Argentina); **SMF**, Senckenberg Museum Frankfurt (Alemania); **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Alemania); **TMM**, Texas Memorial Museum, University of Texas (EUA); **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, (EUA); **USNM**, United States National Museum, (EUA); **YPM**, Yale Peabody

Museum (EUA), **ZMB**, Zoologie, Universität-Humboldt Museum für Naturkunde (Alemania).

Sphenodon punctatus: MLP, Herpetología s/n.

Simosaurus gaillardoti: Rieppel (1994).

Owenetta kitchingorum: Reisz y Laurin (1991) y Reisz y Scott (2002).

Anthodon serrarius: Boonstra (1932; 1934) y Lee (1993; 1997).

Proganochelys quenstedti: SMNS 10012, SMNS 15759, SMNA 16980, SMNS 17203, SMNS 17204, SMNS 51600, MB R 1854.1.1-3, MB R 3543.1 y 2.

Proterochersis robusta: SMNS 12777 (Holotipo), SMNS 15479, SMNS 16442, SMNS 16603, SMNS 17561, SMNS 17755, SMNS 17757, SMNS 17930, SMNS 18440, SMNS 50917 y SMNS 56606.

Palaeochersis talampayensis: PULR 68 (Holotipo), PULR 69 y PULR 72.

Australochelys africanus: Copia del cráneo (holotipo) donada al MHNSR por el Dr. Gaffney (AMNH).

Kayentachelys aprix: MCZ 8675, MCZ 8913 (Holotipo, también catalogado como MNA V1558), MCZ 8914, MCZ 8915, MCZ 8916, MCZ 8917, MCZ 8974, MCZ 8979, MCZ 8983, MCZ 8984, MCZ 8985, MCZ 8986, MCZ 8988R, MCZ 8989, MCZ 8990, MCZ 8992, MCZ 8999, MCZ 9000, MNA V1559, MNA V1560, MNA V1563, MNA 2664, TMM 43647-1, TMM 43651-1, TMM 43653-1, TMM 43669-2, TMM 43670-2, TMM 43687-27, UCMP 130077, UCMP 130390, UCMP130578, UCMP130407 y UCMP130408.

Condorchelys antiqua: ver Apéndice parte descripción.

Heckerochelys romani: Sukhanov (2006).

Indochelys spatulata: Datta et al. (2000).

Siamochelys peninsularis: Tong et al. (2002).

Niolamia argentina: MLP 26-40/41/42 y 44.

Meiolania platyceps: BMNH R675, BMNH R682, USNM 206, USNM 207, USNM 208 y Gaffney (1983; 1996).

Mongolochelys efremovi: Fotografías cedidas por Joyce de los especímenes PIN 100-7, PIN 551-459-1, PIN 551-459, PIN 552-276-1, PIN 552-325, PIN 552-390-85, PIN 552-459, PIN 552-923, y 4 especímenes sin numerar.

Kallokibotion bajazidi: BMNH R4916, BMNH R4921, BMNH R4922, BMNH R4919 (Lectotipo), BMNH R4923, BMNH R9382, BMNH R4926, BMNH R4927, BMNH R4931, BMNH R11178, BMNH R5815, BMNH R4920, BMNH R4924, BMNH R4930, BMNH R4917, BMNH R4918 y BMNH R4925.

Platycheilus oberndorferi: NMS 8685 (=SM 55), NMS 8686 (=SM 56), NMS 8687 (=SM 56), NMS 8688 (=SM 56), NMS 8689 (=SM 56), NMS 8690 (=SM 56), NMS 8691 (=SM 57), NMS 8692 (=SM 58), MH s/nº y AS I 1438.

Caribemys oxfordiensis: de la Fuente e Iturralde-Vinent (2001).

Notoemys laticentralis: MHNSR s/nº, de la Fuente y Fernández (1989), Fernández y de la Fuente (1993), Lapparent de Broin et al. (2007).

Elseya dentata: BMNH 76.5.19.27.0.

Elseya latisternum: BMNH 71.9.25.8 y MZUSP 3315.

Chelodina oblonga: BMNH 64.12.22.6. y Burbidge et al. (1974).

Chelodina longicollis: MNHN-AC-1911-181, NMNH 8894, NMNH 61091 y

MNHN-AC-1911-181.

Phrynops geoffroanus: USNM 65116, USNM 306646 y Pritchard y Trebbau (1984).

Chelus fimbriatus: NMNH64154, NMNH117455, MZUSP 2619 y MZUSP 2133.

Erymnochelys madagascariensis: AMNH 843-20, AMNH 2518-0, SMF 7979, ZMB

37501, ZMB 37632, ZMB 46556, ZMB 53493.

Pelomedusa subrufa: SMF 7953, USNM 40248, USNM 63099, USNM 85021,

USNM 222469, USNM 279862.

Podocnemis expansa: SMF 32937, USNM 65113, USNM 222470, ZMB 38142.

Chubutemys copelloi: MPEF-PV 1236 y MPEF-PV 1940-1943.

Dorsetochelys delairi: DCM-G 23 (Holotipo).

Pleurosternon bullockii: BMNH 28618, BMNH R3727, BMNH 28433, BMNH

R4317, BMNH R1889, BMNH R911 (Holotipo), BMNH R3413 y CUMZ-

T1041.

Glyptops plicatulus: AMNH 336, AMNH 6099 (Holotipo), USNM 5458, YPM

1687, YPM 1784, YPM 6060 y Gaffney (1979).

Dinochelys whitei: YPM 6057, YPM 6069 y Gaffney (Gaffney, 1979).

Neurankylus eximius: USNM 8344 y Gaffney (1972; 1982).

Trinitichelys hiatti: Gaffney (1972, 1982).

Plesiobaena antiqua: Gaffney (1972, 1982) y Brinkman (2003).

Boremys pulchra: Gaffney (1972, 1982) y Brinkman y Nicholls (1991).

Baena arenosa: USNM 103 (Holotipo), USNM 974, AMNH 5977 y Gaffney (1972,

1982).

Chisternon undatum: AMNH 5961, USNM 12839, YPM 3930 y Gaffney (1972, 1982).

Portlandemys macdowellii: BMNH R2914 (Holotipo), BMNH R3163, BMNH R3164 y Gaffney (1975a; 1976).

Plesiochelys solodurensis: MH 435, SM 134, SM 136, SM 594 y Gaffney (1975a, 1976).

Solnhofia parsonsi: JM SCHA 70, Gaffney (Gaffney, 1975b) y Joyce (2000).

Thalassemys moseri: Rieppel (1980).

Santanachelys gaffneyi: Hirayama (1998).

Xinjiangchelys latimarginalis: Peng y Brinkman (1993), Kaznyshkin et al. (1990), Sukhanov (2000) y Matzke et. al (2004; 2005).

Hangaiemys hoburensis: Sukhanov y Narmandakh (1974) y Sukhanov (2000).

Judithemys sukhanovi: Parham y Hutchison (2003).

Dracochelys bicuspis: Gaffney y Yeh (1992) y Brinkman (2001).

Sinemys lens: Brinkman y Peng (1993b).

Ordosemys leios: Brinkman y Peng (1993a).

Toxochelys latiremys: AMNH 1042, AMNH 1496, AMNH 1497, Zangerl (1953; 1980)(1953, 1980) y Nicholls (1988).

Caretta caretta: MHNSR s/nº, MLP s/nº, ZMB 46511 y Wyneken (2001).

Chelonia mydas: MLP s/nº, ZMB 46557 y Wyneken (2001).

Mesodermochelys undulatus: Hirayama y Chitoku (1996).

Dermochelys coriacea: MLP s/nº y Wyneken (2001).

Protochelydra zangerli: Erickson (1973).

Macrolemys temminckii: USNM 220840 y USNM 266207.

Chelydra serpentina: USNM 51076, USNM 71724, USNM 246935.

Platysternon megacephalum: Pritchard y Trebbau (1984)

Mongolemys elegans: Sukhanov (2000).

Gopherus polyphemus: USNM 61059 y USNM 167526.

Chelonoidis chilensis: MHNSR s/n°.

Chrysemys picta: USNM 63078.

Trachemys scripta: MACN 30471, MACN 36671 y MACN 36780.

Geoclemys hamiltonii: Pritchard y Trebbau (1984)

Emarginachelys cretacea: Whetstone (1978).

Baptemys wyomingensis: PU 10074, Hay (1908) y Meylan y Gaffney (1989).

Dermatemys mawii: SMF 59462, USNM 6522, USNM 66666, USNM 222510 y
ZMB 32035.

Hoplochelys crassa: Hay (1908).

Staurotypus triporcatus: USNM 51073, USNM 60050, USNM 62212 y USNM
102884.

Sternotherus odoratus: USNM 22650, USNM 35421, USNM 35422, USNM 35423,
USNM 35555, USNM 64175 y USNM 521251.

Kinosternon flavescens: USNM100551, USNM 100554, USNM 100557, USNM
100560, USNM 103677 y USNM 138882.

Zangerlia neimongolensis: Brinkman y Peng (1996) y Joyce y Norell (2005).

Basilemys variolosa: Brinkman (1998).

Adocus beatus: Meylan y Gaffney (1989).

Peltochelys durlstonensis: Meylan (1987) y Meylan y Gaffney (1989).

Sandownia harrisi: Meylan et. al (2000).

Apalone spinifera: USNM 26426 y USNM83985.

Lissemys punctata: USNM 61093 y USNM 293690.

Pelodiuscus sinensis: USNM 68476, USNM 539334 y USNM 539335.

Anosteira ornata: Leidy (1871).

Carettochelys insculpta: Pritchard y Trebbau (1984)

Boonstra, L. D. 1932. Pareiasaurian Studies: Part VII.- On the hind limb of the two little known pareiasaurian genera: *Anthodon* and *Pareiasaurus*. Annals of the South African Museum 28:429- 503.

Boonstra, L. D. 1934. Pareiasaurian Studies: Part IX.- The cranial osteology. Annals of the South African Museum 31:1-38.

Brinkman, D. 1998. The skull and neck of the Cretaceous turtle *Basilemys* (Trionychoidea, Nanhsiungchelyidae), and the relationships of the genus. Paludicola 1:150-174.

Brinkman, D. 2003. Anatomy and Systematics of *Plesiobaena antiqua* (Testudines: Baenidae) from the Mid-Campanian Judith River Group of Alberta, Canada. Journal of Vertebrate Paleontology 23:146-155.

Brinkman, D. y J. H. Peng. 1996. A new species of *Zangerlia* (Testudines: Nanhsiungchelyidae) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Madahu, Inner Mongolia, and the relationships of the genus. Canadian Journal of Earth Sciences 33:526-540.

- Brinkman, D. B. 2001. New material of *Dracochelys* (Eucryptodira: Sinemyidae) from the Jugaar Basin, Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 38:1645- 1651.
- Brinkman, D. B. y E. L. Nicholls. 1991. Anatomy and relationships of the turtle *Boremys pulchra* (Testudines: Baenidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11:302- 315.
- Brinkman, D. B. y J. H. Peng. 1993a. *Ordosemys leios* n.gen., n.sp., a new turtle from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2128- 2138.
- Brinkman, D. B. y J. H. Peng. 1993b. New material of *Sinemys* (Testudines, Sinemydidae) from the Early Cretaceous of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2139- 2152.
- Burbidge, A. A., J. A. W. Kirsch y A. R. Main. 1974. Relationships within the Chelidae (Testudines: Pleurodira) of Australia and New Guinea. *Copeia* 1974:392-409.
- Datta, P. M., P. Manna, S. C. Ghosh y D. P. Das. 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* 43:99- 109.
- de la Fuente, M. y M. S. Fernández. 1989. *Notoemys laticentralis* Cattoi y Freiberg, 1961 from the Upper Jurassic of Argentina: A member of the Infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Studia Geologica Salmaticensia, Studia Palaeocheloniologica* 3:25- 32.
- de la Fuente, M. S. y M. Iturralde- Vinent. 2001. A new Pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology* 75:860- 869.

- Erickson, B. R. 1973. A new chelydrid turtle *Protochelydra zangerli* from the late Paleocene of North Dakota. Scientific Publications of the Science Museum of Minnesota 2:1-16.
- Fernández, M. S. y M. S. de la Fuente. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. Ameghiniana 30:283- 295.
- Gaffney, E. S. 1972. The systematics of the North America family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). Bulletin of the American Museum of Natural History 147:243- 319.
- Gaffney, E. S. 1975a. A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. American Museum Novitates:1- 19.
- Gaffney, E. S. 1975b. *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. American Museum Novitates:1- 25.
- Gaffney, E. S. 1976. Cranial morphology of the European Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 157:491- 543.
- Gaffney, E. S. 1979. The Jurassic turtles from North America. Bulletin of the American Museum of Natural History 162:93- 135.
- Gaffney, E. S. 1982. Cranial Morphology of the Baenid Turtles. American Museum Novitates:1- 22.
- Gaffney, E. S. 1983. The cranial morphology of the extinct horned turtle *Meiolania platyceps*, from the Pleistocene of Lord Howe Island, Australia. Bulletin of the American Museum of Natural History 175:361- 480.
- Gaffney, E. S. 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 229:1- 166.

- Gaffney, E. S. y X. Ye. 1992. *Dracochelys*, a New Cryptodiran Turtle from the Early Cretaceous of China. *American Museum Novitates*:1- 13.
- Hay, J. M. 1908. The fossil turtles of North America, Volúmen 75. Carnegie Institution Washington Publisher, 568 pp.
- Hirayama, R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392:705- 708.
- Hirayama, R. y T. Chitoku. 1996. Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan* 184:597-622.
- Joyce, W. G. 2000. The first complete skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) from the Upper Jurassic of Germany and its taxonomic implications. *Journal of Paleontology* 74:684- 700.
- Joyce, W. G. y M. A. Norell. 2005. *Zangerlia ukhaachelys*, new species, a Nanhsiungchelyid turtle from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia. *American Museum Novitates* 3481:1-19.
- Kaznyshkin, M. N., L. A. Nalbandyan y L. A. Nessov. 1990. Middle and Late Jurassic turtles from Fergana (Kirghiz SSR). *Yezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva* 33:185- 204.
- Lapparent de Broin, F. d., M. S. de la Fuente y M. S. Fernández. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination on the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paléobiologie* 26.
- Lee, M. S. Y. 1993. The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science* 261:1716-1720.
- Lee, M. S. Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120:197-280.

- Leidy, J. 1871. Remarks on extinct turtles from Wyoming Territory, *Anosteira ornata* and *Hybemys arenarius*. Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia 1871:102-103.
- Matzke, A. T., M. W. Maisch, G. Sun, H.-U. Pfretzschner y H. Stöhr. 2004. A new xinjiangchelyd turtle (Testudines, Eucryptodira) from the Jurassic Qigu Formation of the Southern Junggar Basin, Xinjiang, North-West China. *Palaeontology* 47:1267- 1299.
- Matzke, A. T., M. W. Maisch, G. Sun, H.-U. Pfretzschner y H. Stöhr. 2005. A new Middle Jurassic Xinjiangchelyid turtle (Testudines; Eucryptodira) from China (Xinjiang, Junggar Basin). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:63- 70.
- Meylan, P. A. 1987. The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (Family Trionychidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 186:1-101.
- Meylan, P. A. y E. S. Gaffney. 1989. The skeletal morphology of the Cretaceous turtle, *Adocus*, and the relationships among the Trionychoidea. *American Museum Novitates* 2941:1-60.
- Meylan, P. A., R. T. J. Moody, C. A. Walker y S. D. Chapman. 2000. **Sondownia harrisi**, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the Early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:522-532.
- Nicholls, E. L. 1988. New material of *Toxochelys latiremys* Cope, and a revision of the genus *Toxochelys* (Testudines, Chelonioidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:181-187.
- Parham, J. F. y J. H. Hutchison. 2003. A new eucryptodiran turtle from the Late Cretaceous of North America (Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:783-798.

- Peng, J. H. y D. B. Brinkman. 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:2013- 2026.
- Pritchard, P. C. H. y Trebbau. 1984. Turtles of Venezuela (Contributions to Herpetology). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, 414 pp.
- Reisz, R. R. y M. Laurin. 1991. *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature* 349:324-326.
- Reisz, R. R. y D. Scott. 2002. *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:244-256.
- Rieppel, O. 1980. The skull of the Upper Jurassic cryptodire turtle, *Thalassemys*, with a reconsideration of the chalonian braincase. *Palaeontographica Abteilung A* 171:105- 140.
- Rieppel, O. 1994. Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the relationships of stem-group Sauropterygia. *Fieldiana (Geology) New Series* 28:1- 85.
- Sukhanov, V. B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia; pp. 309- 367 en M. J. Benton, M. A. Shishikin, D. M. Unwin y E. N. Kurochkin (eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sukhanov, V. B. 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia; pp. 104-111 en I. G. Danilov y J. F. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research*. Russian Journal of Herpetology.
- Sukhanov, V. B. y P. Narmadach. 1974. A new Early Cretaceous turtle of the Northern Gobi. 192-220.

Tong, H., E. Buffetaut y V. Suteethorn. 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* 139:687-697.

Wyneken, J. 2001. The anatomy of sea turtles. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC 470, 172 pp.

Zangerl, R. 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part III. The turtles of the family Protostegidae. *Fieldiana (Geology)* 3:63-133.

Zangerl, R. 1980. Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and cheloniid sea turtles. *American Zoologist* 20:585-596.

Apéndice 4.5: Lista de sinapomorfías comunes a los 19440 árboles de la matriz morfológica de taxones actuales y fósiles.

Nodo 85: Testudinata

Todos los árboles: Caracteres 70 (0 --> 1), 74 (0 --> 1) y 134 (0 --> 1)

Nodo 86:

Todos los árboles: Carácter 141 (0 --> 1)

Nodo 87:

Todos los árboles: Caracteres: 15 (0 --> 1), 31 (0 --> 1), 34 (0 --> 1), 55 (0 --> 1)
y 57 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 41 (0 --> 1) y 42 (0 --> 1)

Nodo 88: Australochelyidae

Todos los árboles: Caracteres 13 (0 --> 1) y 56 (0 --> 1)

Nodo 89:

Todos los árboles: Carácter 107 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 88 (0 --> 1), 89 (0 --> 1), 135 (0 --> 1) y 145 (0 --> 1)

Nodo 90: Testudines

Todos los árboles: Caracteres 86 (0 --> 1) y 126 (0 --> 2)

Nodo 91:

Todos los árboles: Carácter 30 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 132 (0 --> 1)

Nodo 92:

Todos los árboles: Caracteres 3 (0 --> 1) y 87 (0 --> 1)

Nodo 93:

Todos los árboles: Caracteres 10 (0 --> 1), 49 (0 --> 1), 54 (1 --> 2), 57 (1 --> 2),
115 (0 --> 1) y 137 (0 --> 1)

Nodo 94:

Todos los árboles: Caracteres 34 (1 --> 2) y 44 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 40 (0 --> 1)

Nodo 95:

Algunos árboles: Caracteres 11 (0 --> 1), 39 (0 --> 1), 42 (1 --> 2), 43 (0 --> 1),
51 (0 --> 1), 65 (0 --> 1, 2) y 91 (0 --> 1)

Nodo 96: Meiolaniidae

Todos los árboles: Caracteres 50 (0 --> 1) y 131 (1 --> 0)

Nodo 97:

Todos los árboles: Carácter 21 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 52 (0 --> 1), 96 (0 --> 1), 118 (0 --> 1) y 132 (0 --> 1)

Nodo 98: Panpleurodira

Todos los árboles: Caracteres 88 (1 --> 0), 99 (0 --> 1), 100 (0 --> 1), 104 (0 --> 1) y 113 (0 --> 2).

Algunos árboles: Caracteres 34 (2 --> 3), 39 (1 --> 0), 44 (1 --> 0), 57 (2 --> 0), 97 (0 --> 1), 98 (2 --> 1) y 140 (0 --> 1).

Nodo 99: Chelidae

Todos los árboles: Caracteres 3 (1 --> 0), 6 (0 --> 1), 17 (0 --> 1) y 124 (1 --> 0)

Algunos árboles: Caracteres 10 (1 --> 0), 80 (0 --> 1) y 98 (1 --> 2)

Nodo 100: Pleurodira

Algunos árboles: Caracteres 64 (0 --> 1), 83 (0 --> 1), 89 (1 --> 0) y 115 (1 --> 0)

Nodo 101:

Todos los árboles: Carácter 99 (1 --> 0)

Algunos árboles: Caracteres 10 (0 --> 1), 80 (0 --> 1) y 106 (0 --> 1)

Nodo 102:

Todos los árboles: Caracteres 51 (1 --> 0), 53 (0 --> 1) y 68 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 83 (1 --> 0)

Nodo 103:

Todos los árboles: Caracteres 32 (0 --> 1) y 138 (1 --> 0)

Nodo 104: Pelomedusoides

Todos los árboles: Caracteres 0 (0 --> 1), 29 (1 --> 2), 30 (0 --> 1), 36 (0 --> 1),
119 (0 --> 1) y 120 (0 --> 1).

Nodo 105:

Todos los árboles: Caracteres 3 (1 --> 0), 6 (0 --> 1) y 51 (1 --> 0)

Nodo 106:

Todos los árboles: Caracteres 88 (1 --> 0), 97 (0 --> 1) y 99 (0 --> 1)

Nodo 107: Pleurosternidae

Todos los árboles: Caracteres 1 (0 --> 1) y 47 (0 --> 1)

Nodo 108:

Todos los árboles: Carácter 28 (0 --> 1)

Nodo 109: Baenidae

Todos los árboles: Caracteres 40 (1 --> 2) y 86 (0 --> 1)

Nodo 110:

Todos los árboles: Carácter 6 (1 --> 2)

Nodo 111:

Todos los árboles: Carácter 106 (0 --> 2)

Nodo 112:

Todos los árboles: Caracteres 10 (1 --> 0) y 69 (0 --> 1)

Nodo 113:

Todos los árboles: Caracteres 14 (0 --> 1) y 57 (2 --> 1)

Nodo 114:

Todos los árboles: Caracteres 60 (0 --> 1) y 65 (3 --> 2)

Nodo 115:

Todos los árboles: Carácter 96 (0 --> 1)

Nodo 116: Cryptodira

Todos los árboles: Carácter 105 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 116 (0 --> 1) y 117 (0 --> 1)

Nodo 117:

Todos los árboles: Caracteres 124 (1 --> 0) y 126 (2 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 89 (0 --> 1)

Nodo 118:

Todos los árboles: Carácter 3 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 117 (1 --> 0)

Nodo 119: Panchelonioidea

Todos los árboles: Caracteres 75 (1 --> 2), 82 (0 --> 1) y 101 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 89 (0 --> 1)

Nodo 120: Chelonidae

Todos los árboles: Carácter 129 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 26 (0 --> 1) y 32 (0 --> 1)

Nodo 121:

Todos los árboles: Caracteres 96 (0 --> 1), 111 (0 --> 1) y 112 (0 --> 1)

Nodo 122:

Todos los árboles: Caracteres 9 (1 --> 0), 38 (1 --> 2) y 130 (1 --> 0)

Nodo 123:

Todos los árboles: Caracteres 0 (0 --> 1), 48 (0 --> 1), 64 (0 --> 1), 129 (0 --> 1)
y 138 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 89 (1 --> 0)

Nodo 124: Chelydridae

Todos los árboles: Carácter 89 (0 --> 1)

Nodo 125: Pantestudinoidea

Todos los árboles: Caracteres 33 (1 --> 0) y 99 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 97 (0 --> 1) y 100 (0 --> 1)

Nodo 126:

Todos los árboles: Carácter 88 (1 --> 0)

Nodo 127:

Todos los árboles: Caracteres 20 (0 --> 3) y 33 (0 --> 1)

Nodo 128:

Todos los árboles: Carácter 38 (1 --> 2)

Algunos árboles: Carácter 147 (1 --> 0)

Nodo 129: Testudinoidea

Todos los árboles: Carácter 113 (0 --> 1)

Nodo 130: Pankinosternoidea

Todos los árboles: Caracteres 110 (0 --> 1) y 120 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 63 (0 --> 2)

Nodo 131: Pankinosternidae

Todos los árboles: Carácter 76 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 73 (0 --> 2) y 97 (1 --> 0)

Nodo 132: Kinosternidae

Todos los árboles: Caracteres 78 (1 --> 2), 79 (0 --> 1), 90 (0 --> 1) y 127 (0 --> 1)

Nodo 133:

Todos los árboles: Caracteres 80 (0 --> 1), 95 (0 --> 1), 108 (0 --> 1) y 109 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 73 (2 --> 1)

Nodo 134:

Todos los árboles: Carácter 147 (1 --> 0)

Nodo 135:

Todos los árboles: Caracteres 77 (0 --> 1) y 103 (0 --> 1)

Nodo 136: Pantrionychia

Todos los árboles: Caracteres 54 (2 --> 0), 105 (1 --> 0), 121 (1 --> 0), 122 (1 --> 0) y 123 (1 --> 0)

Nodo 137:

Algunos árboles: Caracteres 30 (0 --> 1), 49 (1 --> 0), 78 (1 --> 2) y 81 (0 --> 1)

Nodo 138: Trionychidae

Todos los árboles: Caracteres 16 (0 --> 1), 27 (0 --> 1), 78 (2 --> 3), 89 (0 --> 1) y 94 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 72 (1 --> 2), 125 (1 --> 2) y 149 (2 --> 1)

Nodo 139:

Algunos árboles: Caracteres 5 (0 --> 1), 32 (0 --> 1), 47 (0 --> 1), 72 (0 --> 1), 88 (0 --> 1) y 102 (0 --> 1).

Sphenodon punctatus:

Todos los árboles: Sin autapomorfías:

Simosaurus gaillardoti:

Todos los árboles: Caracteres 1 (0 --> 1), 2 (0 --> 1), 6 (0 --> 1), 8 (0 --> 1), 15 (0 --> 1), 21 (0 --> 1), 31 (0 --> 1), 40 (0 --> 2), 43 (0 --> 1), 44 (0 --> 1), 46 (0 --> 2), 52 (0 --> 1) y 141 (0 --> 1)

Owenetta kitchingorum:

Todos los árboles: Carácter 3 (0 --> 1)

Anthodon serrarius:

Algunos árboles: Carácter 7 (1 --> 0)

Proganochelys quenstedti:

Todos los árboles: Caracteres 131 (1 --> 0) y 151 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 7 (1 --> 0)

Proterochersis robusta:

Todos los árboles: Caracteres 100 (0 --> 1) y 140 (0 --> 1)

Palaeochersis talampayensis:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Australochelys africanus:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Kayentachelys aprix:

Algunos árboles: Caracteres 6 (0 --> 1), 41 (1 --> 0), 68 (0 --> 1) y 89 (1 --> 0)

Condorchelys antiqua:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Heckerochelys romani:

Algunos árboles: Caracteres 49 (0 --> 1), 91 (0 --> 1), 92 (0 --> 1), 93 (1 --> 0) y 96 (0 --> 1).

Indochelys spatulata:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Siamochelys peninsularis:

Algunos árboles: Carácter 98 (2 --> 0)

Niolamia argentina:

Todos los árboles: Caracteres 7 (1 --> 0), 24 (2 --> 1) y 25 (0 --> 1)

Meiolania platyceps:

Todos los árboles: Carácter 57 (1 --> 2)

Mongolochelys efremovi:

Todos los árboles: Caracteres 120 (0 --> 1), 123 (1 --> 0) y 124 (1 --> 0)

Kallokibotion bajazidi:

Todos los árboles: Caracteres 24 (2 --> 1), 38 (1 --> 3) y 89 (1 --> 0)

Platychelys oberndorferi:

Todos los árboles: Caracteres 84 (2 --> 1) y 142 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 126 (2 --> 0)

Caribemys oxfordiensis:

Algunos árboles: Carácter 115 (1 --> 0)

Notoemys laticentralis :

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Eseya dentata:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Eseya latisternum:

Todos los árboles: Carácter 60 (0 --> 1)

Chelodina oblonga:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Chelodina longicollis:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Phrynops Geoffroanus:

Todos los árboles: Carácter 32 (0 --> 1)

Chelus fimbriatus:

Todos los árboles: Caracteres 0 (0 --> 1), 5 (1 --> 0), 25 (0 --> 1), 73 (0 --> 2), 82 (0 --> 1), 101 (0 --> 1), 107 (1 --> 0), 116 (0 --> 1) y 117 (0 --> 1).

Algunos árboles: Carácter 106 (0 --> 2)

Erymnochelys madagascariensis:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Pelomedusa subrufa:

Todos los árboles: Caracteres 20 (1 --> 3) y 65 (4 --> 5)

Podocnemis expansa:

Todos los árboles: Carácter 48 (0 --> 1)

Chubutemys copelloi:

Todos los árboles: Carácter 3 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 138 (0 --> 1)

Dorsetochelys delairi:

Todos los árboles: Carácter 60 (0 --> 1)

Algunos árboles: Caracteres 10 (1 --> 0), 54 (2 --> 1) y 57 (2 --> 1)

Pleurosternon bullockii:

Todos los árboles: Carácter 104 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 57 (2 --> 1)

Glyptops plicatulus:

Todos los árboles: Carácter 86 (0 --> 1)

Dinochelys whitei:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Neurankylus eximius:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Trinitichelys hiatti:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Plesiobaena antiqua:

Algunos árboles: Carácter 132 (1 --> 0)

Boremys pulchra:

Algunos árboles: Carácter 48 (0 --> 1)

Baena arenosa:

Todos los árboles: Carácter 98 (0 --> 1)

Chisternon undatum:

Algunos árboles: Carácter 48 (0 --> 1)

Portlandemys macdowellii:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Plesiochelys solodurensis:

Todos los árboles: Carácter 46 (0 --> 1)

Solnhofia parsonsi:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Thalassemys moseri:

Todos los árboles: Caracteres 30:(0 --> 1) y 46 (0 --> 1),

Algunos árboles: Carácter 10 (1 --> 0)

Santanachelys gaffneyi:

Todos los árboles: Caracteres 46 (0 --> 1), 82 (0 --> 1) y 148 (0 --> 1)

Xinjiangchelys latimarginalis:

Todos los árboles: Carácter 11 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 60 (0 --> 1)

Hangaiemys hoburensis:

Todos los árboles: Carácter 47 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 10 (1 --> 0)

Judithemys sukhanovi:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Dracochelys bicuspis:

Todos los árboles: Carácter 121 (1 --> 0)

Sinemys lens:

Todos los árboles: Caracteres 6 (0 --> 1), 20 (0 --> 3), 38 (1 --> 2), 44 (1 --> 0) y

83 (0 --> 1)

Ordosemys leios:

Todos los árboles: Caracteres 42 (2 --> 1) y 54 (2 --> 1)

Toxochelys latiremys:

Todos los árboles: Carácter 130 (1 --> 0)

Caretta caretta:

Todos los árboles: Carácter 78 (1 --> 0)

Chelonia mydas:

Todos los árboles: Carácter 28 (0 --> 1)

Mesodermochelys undulatus:

Algunos árboles: Caracteres 72 (0 --> 1) y 117 (1 --> 0)

Dermochelys coriacea:

Todos los árboles: Caracteres 39 (1 --> 0) y 78 (1 --> 3)

Algunos árboles: Carácter 5 (0 --> 1), 9 (1 --> 0), 11 (1 --> 0), 15 (1 --> 0), 40 (1 --> 2), 72 (0 --> 2) y 102 (0 --> 1).

Protochelydra zangerl :

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Macrolemys temminckii:

Todos los árboles: Carácter 84 (2 --> 1)

Chelydra serpentina:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Platysternon megacephalum:

Todos los árboles: Caracteres 18 (0 --> 1), 100 (0 --> 1) y 124 (1 --> 0)

Mongolemys elegans:

Todos los árboles: Caracteres 20 (3 --> 0), 48 (1 --> 0), 54 (2 --> 1) y 130 (1 --> 0)

Algunos árboles: Carácter 65 (3 --> 2)

Gopherus polyphemus:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Chelonoidis chilensis:

Todos los árboles: Caracteres 49 (1 --> 0), 87 (1 --> 0), 97 (1 --> 0), 116 (1 --> 0) y 120 (0 --> 1)

Chrysemys picta:

Todos los árboles: Carácter 44 (1 --> 0)

Trachemys scripta:

Todos los árboles: Carácter 10 (1 --> 0)

Geoclemys hamiltonii:

Todos los árboles: Caracteres 9 (1 --> 0), 16 (0 --> 1) y 73 (0 --> 1)

Emarginachelys cretacea:

Todos los árboles: Caracteres 73 (0 --> 1) y 76 (0 --> 1)

Baptemys wyomingensis:

Todos los árboles: Carácter 99 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 73 (0 --> 1)

Dermatemys mawii:

Todos los árboles: Caracteres 81 (0 --> 1), 108 (0 --> 1) y 119 (0 --> 1)

Algunos árboles: Carácter 100 (0 --> 1)

Hoplochelys crassa:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Staurotypus triporcatus:

Todos los árboles: Caracteres 16 (0 --> 1) y 28 (0 --> 1)

Sternotherus odoratus:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Kinosternon flavescens:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Zangerlia neimongolensis:

Todos los árboles: Carácter 9 (1 --> 0)

Basilemys variolosa:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Adocus beatus:

Todos los árboles: Carácter 125 (1 --> 0)

Peltochelys durlstonensis:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Sandownia harrisi:

Algunos árboles: Caracteres 10 (1 --> 0), 20 (3 --> 0), 40 (1 --> 2), 46 (0 --> 1) y

51 (1 --> 0)

Apalone spinifera:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Lissemys punctata:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Anosteira ornata:

Todos los árboles: Sin autapomorfías

Carettochelys insculpta:

Todos los árboles: Carácter 18 (0 --> 1)

Apéndice 4.6 Números acceso GenBank gen 12S

Familia	Especie	Número de acceso	Trabajo
Chelidae	<i>Elseya dadata</i>	U40637	Seddon Tesis y Seddon et al 1997
Chelidae	<i>Elseya latisternum</i>	U40638	Seddon et al. 1997
Chelidae	<i>Chelodina oblonga</i>	U40634	Seddon Tesis y Seddon et al 1997
Chelidae	<i>Chelodina longicollis</i>	U40633	Seddon et al. 1997
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelus fimbriatus</i>	U40636	Seddon et al. 1997
Pelomedusoides	<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	U40641	Seddon Tesis y Seddon et al 1997
Pelomedusoides	<i>Pelomedusa subrufa</i>	U40642	Seddon Tesis y Seddon et al 1997
Pelomedusoides	<i>Podocnemis expansa</i>	U40649	Seddon Tesis y Seddon et al 1997
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	AY770537	Oakey et al no publicado
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	U81329	Shaffer et al. 1997
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	U81340	Shaffer et al. 1997
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	AF020879	Caccone et al. 1999
Testudinidae	<i>Geochelone chilensis</i>	No disponible	
Emydidae	<i>Chrysemys picta</i>	AF069423	Mindell et al. (1999)
Emydidae	<i>Trachemys scripta</i>	AB090022	Honda et al. 2002
Emydidae	<i>Geoclemys hamiltonii</i>	AY434632	Spinks et al. 2004
Chelydridae	<i>Macrolemys temminckii</i>	EF071948	Nie and Yan no publicado
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	DQ283320	Frost et al. 2006
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	U81338	Shaffer et al. 1997
Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i>	U81341	Shaffer et al. 1997
Kinosternidae	<i>Staurotypus triporcatus</i>	AB090018	Honda et al. 2002
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	U81327	Shaffer et al. 1997
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	No hay	
Trionychidae	<i>Apalone spinifera</i>	U81319	Shaffer et al. 1997
Trionychidae	<i>Lissemys punctata</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Pelodiscus sinensis</i>	AY743421	Cheng y Zhang no publicado
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	U81334	Shaffer et al. 1997

Secuencias complementarias reversas

Apéndice 4.7 Números acceso GenBank gen 16S

Familia	Especie	Número de acceso	Trabajo
Chelidae	<i>Elseya dendata</i>	AF113626	Georges et al.1998
Chelidae	<i>Elseya latisternum</i>	AF113625	Georges et al.1998
Chelidae	<i>Chelodina oblonga</i>	AF113630	Georges et al.1998
Chelidae	<i>Chelodina longicollis</i>	AF113629	Georges et al.1998
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	AY283253	Moral et al. no publicado
Chelidae	<i>Chelus fimbriatus</i>	AF113632	Georges et al.1998
Pelomedusoides	<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	AF113640	Georges et al.1998
Pelomedusoides	<i>Pelomedusa subrufa</i>	AF113639	Georges et al.1998
Pelomedusoides	<i>Podocnemis expansa</i>	AF113642	Georges et al.1998
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	AY770545	Oakey et al. no publicado
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	AY770544	Oakey et al. no publicado
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	No disponible	
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	AF020886	Caccone et al. 1999
Testudinidae	<i>Geochelone chilensis</i>	AF192924	Caccone et al. 1999
Emydidae	<i>Chrysemys picta</i>	AF069423	Mindell et al. 1999
Emydidae	<i>Trachemys scripta elegans</i>	AB090050	Honda et al. 2002
Emydidae	<i>Geoclemys hamiltonii</i>	No disponible	
Chelydridae	<i>Macrolemys temminckii</i>	EF071948	Nie y Yan no publicado
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	DQ283320	Frost et al. 2006
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	DQ016387	Peng et al. 2006
Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i>	No disponible	
Kinosternidae	<i>Staurotypus triporcatus</i>	AB090046	Honda et al. 2002
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	No disponible	
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Apalone spinifera</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Lissemys punctata</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Pelodiscus sinensis</i>	AY583695	Chen y Zhang no publicado
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	No disponible	

Apéndice 4.8 Números acceso GenBank gen citocromo b

Familia	Especie	Número de acceso	Trabajo
Chelidae	<i>Elseya dendata</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Elseya latisternum</i>	U81354	Shaffer et al. 1997
Chelidae	<i>Chelodina oblonga</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelodina longicolis</i>	U81356	Shaffer et al. 1997
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelus fimbriatus</i>	U81343	Shaffer et al. 1997
Pelomedusoides	<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	No disponible	
Pelomedusoides	<i>Pelomedusa subrufa</i>	U81346	Shaffer et al. 1997
Pelomedusoides	<i>Podocnemis expansa</i>	U81360	Shaffer et al. 1997
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	AY770552	Oakey et al. no publicado
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	U81352	Shaffer et al. 1997
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	U81363	Shaffer et al. 1997
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	AF020893	Caccone et al. 1999
Testudinidae	<i>Geochelone chilensis</i>	DQ497297	Le et al. 2006
Emydidae	<i>Chrysemys picta</i>	NC_002073	Mindell et al. 1999
Emydidae	<i>Trachemys inscripta</i>	U81351	Shaffer et al. 1997
Emydidae	<i>Geoclemys hamiltonii</i>	AY434573	Spinks et al. 2004
Chelydridae	<i>Macrolemys temminckii</i>	AF385680	Moore et al. 2003
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	No disponible	
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	U81361	Shaffer et al. 1997
Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i>	U81364	Shaffer et al. 1997
Kinosternidae	<i>Staurotypus triporcatus</i>	U81349	Shaffer et al. 1997
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	U81350	Shaffer et al. 1997
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Apalone spinifera aspera</i>	AY259557	Engstrom et al 2004
Trionychidae	<i>Lissemys punctata</i>	AY259568	Engstrom et al 2004
Trionychidae	<i>Pelodiscus sinensis</i>	AY583693	Chen y Zhang no publicado
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	AY259546	Engstrom et al 2004

Apéndice 4.9 Números acceso GenBank gen RAG-1

Familia	Especie	Número de acceso	Trabajo
Chelidae	<i>Elseya dadata</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Elseya latisternum</i>	AY687920	Near et al. 2005
Chelidae	<i>Chelodina oblonga</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelodina longicollis</i>	AY687921	Near et al. 2005
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelus fimbriatus</i>	AY687918	Near et al. 2005
Pelomedusoides	<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	AY988099	Noan y Chippindale no publicado
Pelomedusoides	<i>Pelomedusa subrufa</i>	AY988102	Noan y Chippindale no publicado
Pelomedusoides	<i>Podocnemis expansa</i>	AY988100	Noan y Chippindale no publicado
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	No disponible	
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	AY687907	Near et al. 2005
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	AY687908	Near et al. 2005
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	No disponible	
Testudinidae	<i>Geochelone chilensis</i>	No disponible	
Emydidae	<i>Chrysemys picta</i>	No disponible	
Emydidae	<i>Trachemys scripta</i>	AY687915	Near et al. 2005
Emydidae	<i>Geoclemys hamiltonii</i>	No disponible	
Chelydridae	<i>Macrolemys temminckii</i>	No disponible	
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	AY687906	Near et al. 2005
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	AY687905	Near et al. 2005
Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i>	AY687910	Near et al. 2005
Kinosternidae	<i>Staurotypus triporcatus</i>	AY687909	Near et al. 2005
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	AY687911	Near et al. 2005
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Apalone spinifera</i>	AY687901	Near et al. 2005
Trionychidae	<i>Lissemys punctata</i>	AY687902	Near et al. 2005
Trionychidae	<i>Pelodiscus sinensis</i>	No disponible	
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	AY687904	Near et al. 2005

Apéndice 4.10 Números acceso GenBank gen R35

Familia	Especie	Número de acceso	Trabajo
Chelidae	<i>Elseya dendata</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Elseya latisternum</i>	AY339643	Fujita et al. 2004
Chelidae	<i>Chelodina oblonga</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelodina longicollis</i>	AY339636	Fujita et al. 2004
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	No disponible	
Chelidae	<i>Chelus fimbriatus</i>	AY339640	Fujita et al. 2004
Pelomedusoides	<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	No disponible	
Pelomedusoides	<i>Pelomedusa subrufa</i>	AY339639	Fujita et al. 2004
Pelomedusoides	<i>Podocnemis expansa</i>	AY742456	Near et al. 2005
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	No disponible	
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	AY339635	Fujita et al. 2004
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	AY742460	Near et al. 2005
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	No disponible	
Testudinidae	<i>Geochelone chilensis</i>	No disponible	
Emydidae	<i>Chrysemys picta</i>	DQ649454	Stephens y Weins no publicado
Emydidae	<i>Trachemys scripta</i>	AY742458	Near et al. 2005
Emydidae	<i>Geoclemys hamiltonii</i>	AY434651	Spinks et al 2004
Chelydridae	<i>Macrochelys temminckii</i>	No disponible	
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	AY742461	Near et al. 2005
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	AY742462	Near et al. 2005
Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i>	AY339638	Fujita et al. 2004
Kinosternidae	<i>Staurotypus triporcatus</i>	AY339633	Fujita et al. 2004
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	AY742463	Near et al. 2005
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	No disponible	
Trionychidae	<i>Apalone spinifera</i>	AY259582	Engstrom et al 2004
Trionychidae	<i>Lissemys punctata</i>	AY259593	Engstrom et al 2004
Trionychidae	<i>Pelodiscus sinensis</i>	No disponible	
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	AY259571	Fujita et al. 2004

Apéndice 4.11. Matriz molecular gen 12S (350x24)

TABLA 1. Caracteres 0 - 49

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	????cgccagaaaact-acgagcaaaa--cgcttaaaaactccaaggactt									
Elseya dentata	tatccgcccagaaaact-acgagcaaaa--cgcttaaaaactccaaggactt									
Elseya latisternum	aattggccagagtagacttacaacccaaa--tgtttgaaaactcaagggactt									
Chelodina oblonga	aatttgccagagaact-acaacccaaa--cgtttanaactcaagggactt									
Chelodina longicollis	aatccgcccagagaact-acaacccaaa--cgtttanaactcaagggactt									
Chelus fimbriatus	aatccgcccagagaact-accaaccctg--aattagaaaactcaaggactt									
Erymnochelys madagascariensis	tatccgcccagagaact-acaagcaaaa--tgctcgaaaactcaagggactt									
Podocnemis expansa	tatccgcccagagaact-acaagccaaa--tgcttaaaaactcaagggactt									
Pelomedusa subrufa	tatccgcccagagaact-acgagcctac--agcttaaaaacttaagggactt									
Chrysemys picta	tatccgcccagagaact-acgagcaaaa--cgcttaaaaactcctaaggactt									
Trachemys scripta	tatccgcccagagaact-acgagcaaaa--cgcttaaaaactcctaaggactt									
Staurotypus triporcatus	tatccgcccagagaact-acgagctatatatgcttaaaaactcctaaggactt									
Sternotherus odoratus	tatccgcccagagaact-acgagctaaacatgcttaaaaactcctaaggactt									
Dermatemys mawii	tatccgcccagaggact-acaagccaaa--tgcttgaaaactcctaaggactt									
Caretta caretta	tatccgcccagagaact-acgagcataa-acgcttaaaaactcctaaggactt									
Chelonia mydas	????cgccagagaact-acgagcataa--cgcttaaaaactcctaaggactt									
Platysternon megacephalum	tatccgcccagagaact-acgagcccaa-acgcttaaaaactcctaaggactt									
Chelydra serpentina	tatccgcccagagaact-acgagca-at-acgcttaaaaactcctaaggactt									
Dermochelys coriacea	????cgccagagaact-acgagca-aa-acgcttgaaaactcctaaggactt									
Gopherus polyphemus	tattcgccagagaact-acgagca-aa-acgcttaaaaactcctaaggactt									
Geoclemys hamiltonii	tgtccgcccagagaact-acgagca-ag-acgcttaaaaacttaaggactt									
Macrolemys temminckii	tatccgcccagagaact-acgagcatag-acgcttaaaaactcctaaggactt									
Carettochelys insculpta	taccgcccagagaact-acgagcaaaa--agcttaaaaactcctaaggactt									

TABLA 2. Caracteres 50 - 99

	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	ggcggtagcttcaaatccccctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Elseya dentata	ggcggtagcttcaaatccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Elseya latisternum	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chelodina oblonga	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chelodina longicollis	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chelus fimbriatus	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Erymnochelys madagascariensis	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Podocnemis expansa	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Pelomedusa subrufa	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chrysemys picta	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Trachemys scripta	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Staurotypus triporcatus	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Sternotherus odoratus	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Dermatemys mawii	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Caretta caretta	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chelonia mydas	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Platysternon megacephalum	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Chelydra serpentina	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Dermochelys coriacea	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Gopherus polyphemus	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Geoclemys hamiltonii	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Macrolemys temminckii	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									
Carettochelys insculpta	ggcggtagcttcaaacccacctagaggagcctgttctataatcgataatcc									

TABLA 3. Caracteres 100 - 149

	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	acgctaaacctcaccatccttttgcc	-aacccagcctatataaccaccgtca								
Elseya dentata	acgataaacctcaccatccttttgcc	-aacccagcctatataaccaccgtca								
Elseya latisternum	acganctacctcaccacctctcgcc	-ca--cagcctatataacctccgtcc								
Chelodina oblonga	acgattcacctcaccacctctcgcc	-ca--cagcctatataacctccgtcc								
Chelodina longicollis	acgatttgccctcaccatctctagcc	-ca--cagcctatataacctccgnct								
Chelus fimbriatus	acgatacacctcaccatctctagcc	-ca--cagcctatataacctccgtct								
Erymnochelys madagascariensis	acgataaaccttaccacctcttgcc	-cat-cagcctatataaccgccgtct								
Podocnemis expansa	acgataaaccttaccatccttttgcc	-ccc-cagcctatataaccgccgtct								
Pelomedusa subrufa	acgatcaaccttaccacccttttgcc	-atc-cagcctatataaccgccgtct								
Chrysemys picta	acgatacacctcaccatctcttgct	-aac-cagcctatataaccaccgtca								
Trachemys scripta	acgatctacctcaccatctcttgcc	-aac-cagcctatataaccaccgtcg								
Staurotypus triporcatus	acgattcacctcaccatctcttgcc	-aactccgcctatataaccgccgtaa								
Sternotherus odoratus	acgattcacctcaccatctcttgcc	-aactccgcctatataaccgccgtca								
Dermatemys mawii	acgattcacctcaccatctcttgcc	-aataccgcctatataaccgccgtca								
Caretta caretta	acgatctacctcaccatcccttgcc	-aaaccgcctatataaccaccgtca								
Chelonia mydas	acgatctacctcaccatctcttgcc	-aaaccagcttatataaccaccgtca								
Platysternon megacephalum	acgatctacctcaccatcccttgct	-aattcagcctatataaccaccgtca								
Chelydra serpentina	acgatctacctcaccatcccttgcc	-aattccgcctatataaccaccgtca								
Dermochelys coriacea	acgattcacctcaccatctcttgcc	-aatccgcctatataaccaccgtca								
Gopherus polyphemus	acgatccaccaaccatctcttgcc	-aataccgcctatataaccaccgtca								
Geoclemys hamiltonii	acgatacaccttaccatctcttgcc	-aatccgcctatataaccgccgtcg								
Macrolemys temminckii	acgatctacctcaccatctcttgcc	-gattccgcctatataaccaccgtca								
Carettochelys insculpta	acgattcacctcaccatcctttgcca	-aatacagcctatataaccgccgtca								

TABLA 4. Caracteres 150 - 199

	150	155	160	165	170	175	180	185	190	195
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	-cagctt-accttgtgaaagaaa	-aaaagtaagctaaacagttaa	-aaca							
Elseya dentata	-cagcct-accttatgaaagtca	-aaaagtaagctcaatagccac	-aaca							
Elseya latisternum	acagctt-accctactaaggaac	-aaaagtaagcacaatagttaa	-caca							
Chelodina oblonga	acagctt-accctaccacggaga	-aaaagtaagcacaatagtcta	-caca							
Chelodina longicollis	ccagctt-accctatgaaggaac	-aaaagcaagcataaccagttat	-caca							
Chelus fimbriatus	acagctt-accctgtgaaagaa	-aaaagtaagcataaacagttaa	-caca							
Erymnochelys madagascariensis	ccagcct-accttatgaaagta	-aaaagtaggcacaacagttaa	-c-ca							
Podocnemis expansa	ctagcct-accttgtgaaagatc	-aaaagttagcacaatagtccactaca								
Pelomedusa subrufa	ccagcct-accttgtgagaggaa	-agaagtaagcacaatagtcca	-taca							
Chrysemys picta	aaagctc-accttatgaaagcta	-aaaagtaagcaaaatag-ctactaca								
Trachemys scripta	ccagctt-accctatgaagggtac	-aaaagtaagcaaaacaatata	-aacc							
Staurotypus triporcatus	ccagctt-accccgtga	-ggatacaaaagtaagcaagataatata	-aacc							
Sternotherus odoratus	--agctt-accttatgaaagacg	-aaaagtaggcaaaataatcta	-aaca							
Dermatemys mawii	t-agctt-accttatgaaagata	-aaaagtaagcaaaataatcta	-aaca							
Caretta caretta	ccagctg-accttatgaaaggaa	-aaaagtaagcaaaataatcta	-aaca							
Chelonia mydas	ccagctt-accatgaggggtac	-aaaagtaagcaaaataaccta	-aaca							
Platysternon megacephalum	ccagcct-accatgagggccac	-aaaagtaagcaaaataaccta	-aaca							
Chelydra serpentina	tcagcttgaccctgtgaaaggtac	-aa--gtaagcaaaataatcta	-aata							
Dermochelys coriacea	ccagctt-accctatgagggacac	-aaaagtaagcaaaaaagccta	-aaca							
Gopherus polyphemus	ccagctt-accatgagggatgtaa	-gtaagcaaaacaaccaaca	-aaca							
Geoclemys hamiltonii	ccagctt-accatgagggatgtaa	-gtaagcaaaacaaccaaca	-aaca							
Macrolemys temminckii	ccagctt-accatgagggatgtaa	-gtaagcaaaacaaccaaca	-aaca							
Carettochelys insculpta	ccagctt-accatgagggatgtaa	-gtaagcaaaacaaccaaca	-aaca							

TABLA 5. Caracteres 200 - 249

	200	205	210	215	220	225	230	235	240	245
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	actagaaagtcagggtcaaggtgtagccaattaagatggaagaaatgggct									
Elseya dentata	gctaacaagtcagggtcaaggtgtagtcaattaagatggaagaaatgggct									
Elseya latisternum	actaataagtcagggtcaaggnntagccaactggggtggnagaaatggcct									
Chelodina oblonga	actaacaagtcagggtcaaggtgtatccaactgaggtggaagaaatgggct									
Chelodina longicollis	gctagcaagtcagggtcaaggtgtagccaactgagatggaagaaatgggct									
Chelus fimbriatus	gctaacaagtcagggtcaaggtgtagccanctgagatggaagaaatgggct									
Erymnochelys madagascariensis	actaaaaagtcagggtccaggtgtagccaa-tgaggtggaagaaatgggct									
Podocnemis expansa	actagaacgtcagggtccagggcgtagccaa-tgagatggaagaaatgggct									
Pelomedusa subrufa	gctagaaagtcagggtccaggtgtagccaa-taggggtggatgtaatgggct									
Chrysemys picta	attaacaagtcagggtcaaggtgtagctaatgagatggaagaaatgggct									
Trachemys scripta	attaacaagtcagggtcaaggtgtagctaaactgagatggaagaaatgggct									
Staurotypus triporcatus	-ttaataaatcagggtcaaggtgtagcttattgagatggaagaaatgggct									
Sternotherus odoratus	attaacaaatcagggtcaaggtgtagcttactgagatggaagaaatgggct									
Dermatemys mawii	attaataagtcagggtcaaggtgtagcttactgagatggaagaaatgggct									
Caretta caretta	gtaataagtcagggtcaaggtgtagctaaactgagatggaagaaatgggct									
Chelonia mydas	attaataagtcagggtcaaggtgtagctaaactgagatggaacaaatgggct									
Platysternon megacephalum	actagcaagtcagggtcaaggtgtagctaaactgagatggaagaaatgggct									
Chelydra serpentina	actaacaagtcagggtcaaggtgtagctaatgagatggaagaaatgggct									
Dermochelys coriacea	actagcaattcagggtcaaggtgtagctaatgagatggaagaaatgggct									
Gopherus polyphemus	gctaataagtcagggtcaaggtgtagctaatgagatggaagaaatgggct									
Geoclemys hamiltonii	gctagtaagtcagggtcaaggtgtagctaaactgagatgggtgaaatgggct									
Macrolemys temminckii	gctaacaagtcagggtcaaggtgtagctaatgagatggaagaaatgggct									
Carettochelys insculpta	gctaaaaagtcagggtcaaggtgtagcttactagatggaagaaatgggct									

TABLA 6. Caracteres 250 - 299

	250	255	260	265	270	275	280	285	290	295
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	acattttct-aaaatagaaataa-----ccacgaaacaga-accatga									
Elseya dentata	acattttct-atagtagaaataaa-----ccacggaacaga-actatga									
Elseya latisternum	acattttct-acactagaaatatt-----aacggaagaa--ccctga									
Chelodina oblonga	acattttct-acactagaaatatt-----cacggaagag--ctctga									
Chelodina longicollis	acattttct-atattagaactactt-----a-cggaagag--ccttga									
Chelus fimbriatus	acattttct-atactagaattatatt-----aacggaagag--ccttga									
Erymnochelys madagascariensis	acattttct-acaatagaaacatttactaacagaacgga--ttttga									
Podocnemis expansa	acattttct-aacatagatatagt-----cacggaagaa--ccctga									
Pelomedusa subrufa	acattttct-aatatagaaatagt-----cacggagagag--ccctga									
Chrysemys picta	acattttct-aaaatagaaatatt-----cacggacagac--ccttga									
Trachemys scripta	acattttct-acactagaaataaact----cacggaag-a-actatga									
Staurotypus triporcatus	acattttct-atactagaaataaact----cacggaagga-accatga									
Sternotherus odoratus	acattttct-atattagaatt--aac----cacggaagac-accttga									
Dermatemys mawii	acattttct-ataatagaaat--aac----cacggaaggaa-accatga									
Caretta caretta	acattttct-actttagaaataa-cc-----acggaagaat-accatga									
Chelonia mydas	acattttct-attctagaaataa-cc-----acggaaggag-accatga									
Platysternon megacephalum	acattttct-ttattaggaatca-ct-----taacagaaagg-accatga									
Chelydra serpentina	acattttct-acattagaaataa-tt-----cacggaagga-accatga									
Dermochelys coriacea	acattttct-atattagaaatca-gta----cacaggaaggagactatga									
Gopherus polyphemus	acattttct-acactagaaatta-act----aacagaagggaatctatga									
Geoclemys hamiltonii	acattttct-acattagaaatatt-tt-----acggaaggaa-gctatga									
Macrolemys temminckii	acattttct-acattagaaataa--tt----cacggaagga-accatga									
Carettochelys insculpta	acattttcttaccaaagaaatacc-----aacggatatga-actttga									

TABLA 7. Caracteres 300 - 349

	300	305	310	315	320	325	330	335	340	345
Apalone spinifera										
Trionyx axenaria	aacacggtctaaac	-aagaaggatttagtagta	aaactgagaacagagggc							
Elseya dentata	aacatagcctagatta	aagaaggatttagcagta	aaattgagaacagagagc							
Elseya latisternum	aa-tatggactt-aaa	agtaggatttagcagta	aatgtgaaagcagagagc							
Chelodina oblonga	aa-tatagacct-aaa	agcaggatttagcagta	aatgtgaaagcagagagc							
Chelodina longicollis	aaacattgctct-taa	agcaggatttagcagta	aatatgagaacagagagc							
Chelus fimbriatus	aa-taaaccgga-aaa	agaaggatttagcagta	aatgtgagaatagagagc							
Erymnochelys madagascariensis	aa-caaggtcta-aga	agctgaatttagcagta	aatgtgaaacagagagt							
Podocnemis expansa	at-aaaggcctc-aaa	agcagaatttagcagta	aatgtggaatagtgagc							
Pelomedusa subrufa	aa-cagggacta-ata	agttggatttagcagta	aatctaagaatagaaagc							
Chrysemys picta	aa-tag--ttca-gca	agtaggatttagcagta	aaactgggaacagagagc							
Trachemys scripta	aactag--tcca-gca	agtaggatttagcagta	aaactgggaacagagagc							
Staurotypus triporcatus	aacagg-ttcta-ata	agtaggatttagcagta	aaactgggaagagagagc							
Sternotherus odoratus	aataggattctacgc	caggatggattt????????????????????								
Dermatemys mawii	aacagg-ttcca--ca	agtaggatttagcagta	aaactgg-aacagagagc							
Caretta caretta	aatagg-ttcca--ca	agcaggatttagcagta	aaactgggaacagagagc							
Chelonia mydas	aatagg-tccca--ca	agcaggatttagcag	-aaactggaaa????????							
Platysternon megacephalum	aataag-tccca--ta	agtaggatttagcagta	aaactgggaacagagagc							
Chelydra serpentina	aatggg-tccca--ca	agtaggatttagcagta	aaactgggaatagagtg							
Dermochelys coriacea	aacaag-tccca--ca	agtaggatttagcagta	aaactggg????????????							
Gopherus polyphemus	aaccag-tccca--ca	agtaggatttagcagta	aaactgggatcaaaacgc							
Geoclemys hamiltonii	aactag-ttcca--ca	agtaggatttagcagta	aaactgggattagaatgc							
Macrochelys temminckii	aatagg-tccca--ta	agtcggatttagcagta	aaactgggaatagagagc							
Carettochelys insculpta	aacaag-tcttaaca	aaagccggatttagcagta	aaattgaaagcagagagt							

Apéndice 4.12. Matriz molecular del gen 16S (489x20)

TABLA 1. Caracteres 0 - 49

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
Caretta caretta										
Chelonia mydas	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Platysternon megacephalum	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Chrysemys picta	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Trachemys scripta	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????
Macroclemys temminckii	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Gopherus polyphemus	taaccg	tgcaa	aggtag	cgcaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Chelonoidis chilensis	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Chelydra serpentina	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Staurotypus triporcatus	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????
Trionyx axenaria	taaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Elseya dentata	tgaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cactcg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Elseya latisternum	tgaccg	tgcaa	aggtag	cgtaata	aactcg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Chelodina oblonga	tgaccg	tgcaa	aggtag	cataat	cactcg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Chelodina longicollis	tgaccg	tgcaa	aggtag	cataat	cactcg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Phrynops geoffroanus	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????
Chelus fimbriatus	tgaccg	tgcaa	aggtag	cgtaat	cgctcg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Erymnochelys madagascariensis	tgaccg	tgcaa	aggtag	cataat	cacttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Podocnemis expansa	tgaccg	tgcaa	aggtag	cataat	cgcttg	tctctt	taataa	agacta	gaa	
Pelomedusa subrufa	tgaccg	ngcga	rggnag	catart	cacttg	tctctt	taagta	gagacta	gaa	

TABLA 2. Caracteres 50 - 99

	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
Caretta caretta										
Chelonia mydas	tgaatg	gccaa	acgagg	ttccac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Platysternon megacephalum	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Chrysemys picta	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	agataat	cagtga	aat	
Trachemys scripta	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	agataat	cagtga	aat	
Macroclemys temminckii	tgaatg	gccaa	acgagg	ttttac	ctgtct	ctttaca	agataat	cagtga	aat	
Gopherus polyphemus	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Chelonoidis chilensis	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaataat	cagtga	aat	
Chelydra serpentina	tgaatg	gccaa	acgagg	ttttac	ctgtct	ctttaca	aaataat	cagtga	aat	
Staurotypus triporcatus	tgaatg	gccaa	acgagg	ttcaac	ctgtct	ctttac	agataat	cagtga	aat	
Trionyx axenaria	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	agataat	cagtga	aat	
Elseya dentata	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Elseya latisternum	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaataat	cagtga	aat	
Chelodina oblonga	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaattat	cagtga	aat	
Chelodina longicollis	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaactat	cagtga	aat	
Phrynops geoffroanus	tgaatg	actaa	acgagg	ctctac	ctgtct	ctttaca	ggcgat	cagtga	aat	
Chelus fimbriatus	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	ggataat	caatga	aat	
Erymnochelys madagascariensis	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctcc	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Podocnemis expansa	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	
Pelomedusa subrufa	tgaatg	gccaa	acgagg	ttctac	ctgtct	ctttaca	aaacaat	cagtga	aat	

TABLA 3. Caracteres 100 - 149

	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145					
<i>Caretta caretta</i>															
<i>Chelonia mydas</i>	tg	gt	ct	tt	cc	cg	tg	caaaa	gc	gggaataaacactataagacgagaagaccct					
<i>Platysternon megacephalum</i>	tg	at	ct	cccc	cg	tg	caaaa	gc	gggaataaacactataagacgagaagaccct						
<i>Chrysemys picta</i>	tg	gt	ct	tt	cc	cg	tg	caaaa	gc	gggataaaaa-tataagacgagaagaccct					
<i>Trachemys scripta</i>	tg	at	ct	cccc	cg	tg	caaaa	gc	ggggataaacatataagacgagaagaccct						
<i>Macroclemys temminckii</i>	tg	gt	ct	tt	cc	cg	tg	caaaa	gc	gaggataaatcctataagacgagaagaccct					
<i>Gopherus polyphemus</i>	tg	gt	ct	tt	cc	cg	tg	caaaa	gc	gagaataaacattataagacgagaagaccct					
<i>Chelonoidis chilensis</i>	tg	at	ct	t	c	ct	gt	g	caaaa	gc	caggaataaacactataagacgagaagaccct				
<i>Chelydra serpentina</i>	tg	at	ct	tt	cc	cg	tg	caaaa	tc	cgagaatgacattataagacgagaagaccct					
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tg	at	ct	t	c	ct	gt	g	caaaa	gc	caggaataaacagtataagacgagaagaccct				
<i>Trionyx axenaria</i>	tg	at	ct	cccc	cg	tg	caaaa	gc	aggggt	t	caaatataagacgagaagaccct				
<i>Elseya dentata</i>	tg	at	ct	cccc	cg	tg	caaaa	gc	gggaata	a	accccataagacgagaagaccct				
<i>Elseya latisternum</i>	tg	at	cccc	cccc	cg	tg	caaaa	gc	gagaataat	ccc	cataagacgagaagaccct				
<i>Chelodina oblonga</i>	tg	at	at	c	ct	cg	tg	caaaa	gc	gagaataat	ccc	cataagacgagaagaccct			
<i>Chelodina longicollis</i>	tg	at	at	c	ct	cg	tg	caaaa	gc	gagaataat	ccc	cataagacgagaagaccct			
<i>Phrynops geoffroanus</i>	tg	at	ct	c	ct	cg	tg	caaaa	gc	gagaat	gg	taacataagacgagaagaccct			
<i>Chelus fimbriatus</i>	tg	at	ct	a	ct	cg	tg	caaaa	gc	gagaat	g	ataacataagacgagaagaccct			
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	tg	at	tt	t	a	ct	gt	g	caaaa	gc	cagtaatat	ccc	cataagacgagaagaccct		
<i>Podocnemis expansa</i>	tg	at	ct	a	ct	cg	tg	caaaa	gc	gag	t	tt	tt	ccc	cataagacgagaagaccct
<i>Pelomedusa subrufa</i>	tg	at	ct	c	ct	cg	tg	caaw	rg	cgagaat	m	ccc	c	a	taagacgagaagaccct

TABLA 4. Caracteres 150 - 199

	150	155	160	165	170	175	180	185	190	195											
<i>Caretta caretta</i>																					
<i>Chelonia mydas</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	taa	at	caa	-----	ct	at	ta	-	at	tt	ta	-	ca	ccc	
<i>Platysternon megacephalum</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ca	ga	t	caa	-----	ct	at	ca	-	at	cc	ca	ct	ca	ct
<i>Chrysemys picta</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ca	aa	t	ca	-----	ct	at	ta	-	ta	ca	cc	ca	cc	ca
<i>Trachemys scripta</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ca	aa	t	ca	-----	ct	ac	ca	-	ta	ta	cc	ca	cc	ca
<i>Macroclemys temminckii</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ca	aa	t	ca	-----	ct	ac	ta	-	ca	ta	ta	ta	ta	ta
<i>Gopherus polyphemus</i>	gt	ggaact	tt	ca	aa	ta	ca	aa	aa	t	ca	-----	ct	at	-	ca	ta	ac	ca	ac	ct
<i>Chelonoidis chilensis</i>	gt	ggaact	tt	aa	ac	ata	aa	aa	aa	t	ca	-----	ct	at	-	ca	ca	ta	ca	cc	cc
<i>Chelydra serpentina</i>	gt	ggaact	tt	ca	aa	ta	-	tt	ta	ta	ca	-----	gt	ac	-	ta	ca	-	ca	at	tt
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gt	ggaact	tt	ca	aa	ta	-	aa	ca	ta	ca	-----	ct	aa	-	ca	ca	-	ca	ac	ta
<i>Trionyx axenaria</i>	gt	ggaact	tt	ca	aa	ta	-	aa	ca	ta	ca	-----	ct	aa	-	ca	ca	-	ca	ac	ta
<i>Elseya dentata</i>	gt	ggaact	tt	aa	g	ta	-	ta	gg	t	ca	-----	aa	-	ca	ta	ca	-	ca	ca	ca
<i>Elseya latisternum</i>	gt	ggaact	tt	aa	g	ta	-	ta	gg	t	ca	-----	ca	-	ca	ca	ta	-	ca	ca	ca
<i>Chelodina oblonga</i>	gt	ggaact	tt	aa	g	ta	-	ta	gg	t	ca	-----	ac	-	ta	ca	ta	-	ca	ca	ca
<i>Chelodina longicollis</i>	gt	ggaact	tt	aa	g	ta	-	ta	gg	t	ca	-----	ac	-	ta	ca	ta	-	ca	ca	ca
<i>Phrynops geoffroanus</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ac	ag	t	aa	-	ag	cc	ata	-	aa	cc	-	ca	aa	cc
<i>Chelus fimbriatus</i>	gt	ggaact	tt	aa	ata	-	ac	ag	t	aa	-	gg	at	g	ta	aa	ta	-	ca	aa	cc
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	gt	ggra	act	tt	aa	gaa	-	ct	aa	t	ca	g	ag	ca	g	cc	aa	at	tt	aa	act
<i>Podocnemis expansa</i>	gt	ggaact	tt	aa	gaa	-	ct	aa	t	ca	g	-	ct	ta	g	ta	aa	-	ct	ac	cc
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gt	ggaact	tt	ca	ag	t	-	tt	aa	ca	ca	ta	ct	ta	ca	aa	g	ac	cc	ca	-

TABLA 5. Caracteres 200 - 249

	200	205	210	215	220	225	230	235	240	245
<i>Caretta caretta</i>										
<i>Chelonia mydas</i>	-taa-agactt--ataattaactagttc-t-gatccat-att--tttggt									
<i>Platysternon megacephalum</i>	-taa-ggacct--ataactaattagttac-ttgacctat-att--tttggt									
<i>Chrysemys picta</i>	acga-tggttt--atcaccaattagcacattgatccat-att--ttcggt									
<i>Trachemys scripta</i>	--aa-ggattt--ataatcaaccagtacat-gatctac-gtt--ttcggt									
<i>Macrolemys temminckii</i>	--aa-ggattt--atgaccaactagtatat-gatccac-gtt--ttcggt									
<i>Gopherus polyphemus</i>	ctac-ggattt--a-aacaaacgtaatttttgatcc-t-att--tttggt									
<i>Chelonoidis chilensis</i>	aaccaggcct--atca--aaatagcatat-gatttct-att--ttcggt									
<i>Chelydra serpentina</i>	aac---ggcct--ataaccaaatagtatct-gattttt-att--ttcggt									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aag---ggattaaacaaactagtacttctt-gatcctt-att--tttggt									
<i>Trionyx axenaria</i>	acg---ggct--aacaaaccta-tacacact-gattaat-act--ttgggt									
<i>Elseya dentata</i>	taat---ggcct--ataaacaaattaataactgatacat-att--tttggt									
<i>Elseya latisternum</i>	aacag-aa-aacac--cctgta-aaacacctgacttaaaact--ttcggt									
<i>Chelodina oblonga</i>	aacag-aataatactactcata-accctcctgactttcaact--ttcggt									
<i>Chelodina longicollis</i>	aactctactgaaacaccacataaaaattacttgacctt--act--ttcggt									
<i>Phrynops geoffroanus</i>	aactctaatagaaacaccacatacagttacttgacctt--act--ttcggt									
<i>Chelus fimbriatus</i>	gataggaccacta----ctatagccactcttagctct--att--ttcggt									
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	aacaggaacacaag---ctacaacc-catttaaccct--att--tttggt									
<i>Podocnemis expansa</i>	ccatgggtccacattaaca----ttcccctgattatt-act--ttcggt									
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ccacgggaccacatcaaat----ttcccctgattatt-act--ttcggt									
	gtrgggaaaggaaataaacacagtwtcccatgggtatc-act--tgggggt									

TABLA 6. Caracteres 250 - 299

	250	255	260	265	270	275	280	285	290	295
<i>Caretta caretta</i>										
<i>Chelonia mydas</i>	tggggtgacctcggagtaaaaacaaaacctccgaaaaaaagaacatatttt									
<i>Platysternon megacephalum</i>	tggggcgacctcggagtaaaaacaaaacctccgaaaaaa-gaatacactt-									
<i>Chrysemys picta</i>	tgggatgacctcagagtaaaaattaaacctctgaacaaa-gaacacacct-									
<i>Trachemys scripta</i>	tggggcgacctcggagcaaaaacaaaacctccgaaaaaa-gaacatacttc									
<i>Macrolemys temminckii</i>	tggggcgacctcggagtaaaagcacaacctccgaaaaaa-gagcatacttc									
<i>Gopherus polyphemus</i>	tggggcgacctcggagaaaacaaaacctccgaaaaaa-agaacttttct									
<i>Chelonoidis chilensis</i>	tggggcgacctcggagcaaaaacaaaacctccgaaaaat-aaagaaactct									
<i>Chelydra serpentina</i>	tggggtgacctcggagaaatagcaaaaacctccgaaaaaa-gaacatacttc									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tggggcaacctcggagaaacaataaaaacctccgaaaaaa-gaacatagttc									
<i>Trionyx axenaria</i>	tggggcgacctcggagcaaaaacaaaacctccgaaaaaa-gaacacaacc									
<i>Elseya dentata</i>	tggggcgacctcggaggataataaaaacccccgaa-----aattact-									
<i>Elseya latisternum</i>	tggggcgacctcggagaaaaataaaaacctccgaa-----aattact-									
<i>Chelodina oblonga</i>	tggggtgaccttggagaacaataaaaacctccaaa-----aaaatat-									
<i>Chelodina longicollis</i>	tggggtgaccttggagaacaataaaaacctccaaa-----aatatat-									
<i>Phrynops geoffroanus</i>	tggggtgacctcggagaaaaacgaaacctccgaa-----gacctat-									
<i>Chelus fimbriatus</i>	tggggtgacctcggagaaaaacgaaacctccgaa-----aacttat-									
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	tggggcgacctcggagaaacaataaaaacctccgaaagatagggtattttctc									
<i>Podocnemis expansa</i>	tggggcgacctcggagtacaagaaacctccgaaagataggacaaaatcca									
<i>Pelomedusa subrufa</i>	kggggcgacctcggaga--aaacactcctccgaa--argagtacatctc									

TABLA 7. Caracteres 300 - 349

	300	305	310	315	320	325	330	335	340	345
<i>Caretta caretta</i>										
<i>Chelonia mydas</i>	ctt--aacctagattt-acaactcaaagtgccaacggca---aaatgatc									
<i>Platysternon megacephalum</i>	ctt--aacctagacc-acaattcaaagtgccaacggca---aaatgatc									
<i>Chrysemys picta</i>	cca--aacctagacc-accattcaaagtgcttacagca---aaatgatc									
<i>Trachemys scripta</i>	ttttaaactagactt-acaattcaaagtgctaacagta---aaaagatc									
<i>Macroclemys temminckii</i>	tct-aaactagactt-acaactcaaagtgctaacagca---aaaagatc									
<i>Gopherus polyphemus</i>	ttcaatacctagactt-acaattcaaagtgctacggca---aaatgatc									
<i>Chelonoidis chilensis</i>	tttt-aacctagacta-acaactcaaagtgctattagcat--aacgatc									
<i>Chelydra serpentina</i>	tta--aacctagaaca-acagtccaaagtgcttccagca---aacgatc									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tat---acttagatct-acagttcaaagtgctgcgga---aaatgatc									
<i>Trionyx axenaria</i>	ctt---acttagatct-actattcaaagtgctacggta---aagagatc									
<i>Elseya dentata</i>	ttt---acttagccaa-acaactcaaagtgctcacaaca---aaatgatc									
<i>Elseya latisternum</i>	-----accaagatagcacaatctaagtgtc-tacgaca--aacgatc									
<i>Chelodina oblonga</i>	-----actaagatagtacaaacctaagtgcc-tacggca--aacgatc									
<i>Chelodina longicollis</i>	-----accaagatta-acagcccaaagtgcc-taaggca--aacgatc									
<i>Phrynops geoffroanus</i>	-----actangaaca-acaaccaaagtgctccgg-gt--aacgatc									
<i>Chelus fimbriatus</i>	-----gccaagaaca-acaggccaaagcaccatagatgt--aacgatc									
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	cta---attaagaatg-acatttcaaataaccactaggtcccaaagatc									
<i>Podocnemis expansa</i>	c-----accaagaatc-acacctcaaagtaactagcaagtaa--aacgatc									
<i>Pelomedusa subrufa</i>	at----acctaga-tt-acacctcar-gtgctttaagca--aacgatc									

TABLA 8. Caracteres 350 - 399

	350	355	360	365	370	375	380	385	390	395
<i>Caretta caretta</i>										
<i>Chelonia mydas</i>	caatatatttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Platysternon megacephalum</i>	caatatatttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Chrysemys picta</i>	caatacacttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Trachemys scripta</i>	caatatatttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Macroclemys temminckii</i>	caatatacttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Gopherus polyphemus</i>	caatatacttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Chelonoidis chilensis</i>	caatacacttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Chelydra serpentina</i>	caatatatttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	caatacaattgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Trionyx axenaria</i>	caatctatttgatc-aacgaacaaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Elseya dentata</i>	caatatacatgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Elseya latisternum</i>	caatatacttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Chelodina oblonga</i>	caatacatttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Chelodina longicollis</i>	caatactcttgatc-aacgaaccaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Phrynops geoffroanus</i>	caatatattngatctaatagaaccaagctaccccagggataaacag?????									
<i>Chelus fimbriatus</i>	caatatatttgatc-aatgaacaaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	caatatttttgatc-aacgaacaaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Podocnemis expansa</i>	caataaatttgatc-aacgaacaaagctaccccagggataaacagcgcaat									
<i>Pelomedusa subrufa</i>	caatwtatttgrtc-aacgaacaaagctaccccagggataaacagcgcaat									

TABLA 9. Caracteres 400 - 449

	400	405	410	415	420	425	430	435	440	445
<i>Caretta caretta</i>										
<i>Chelonia mydas</i>	ccc	atc	ctag	agtt	cctat	-cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccc	atc	ctag	agtt	cctat	-cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Chrysemys picta</i>	ccc	atc	ctag	agcc	cttat	-ca	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Trachemys scripta</i>	ccc	atc	ctag	agcc	cttat	-cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Macrolemys temminckii</i>	ccc	atc	ctag	agtc	ccttata	cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Gopherus polyphemus</i>	ccc	atc	atag	agtc	ccctat	-cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Chelonoidis chilensis</i>	ccc	atc	ctag	agtc	ccctat	-cg	acga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Chelydra serpentina</i>	ccc	ac	cta	agag	tccttat	-cg	acgg	-tgg	ggttt	acgac
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cct	atc	ttag	agcc	cttat	-ca	atga	-tgg	ggttt	acgac
<i>Trionyx axenaria</i>	ccc	gtc	acag	agtc	cttat	-cg	acga	-cgg	ggttt	acgac
<i>Elseya dentata</i>	ccc	ctc	ttag	agtc	ccatat	-ca	atgac	-ggg	ggttt	acgac
<i>Elseya latisternum</i>	ccc	ctc	ttag	agtc	ccatat	-ca	atgac	-ggg	ggttt	acgac
<i>Chelodina oblonga</i>	ccc	ctc	ttag	agtc	ccatat	-ca	acgat	-ggg	ggttt	acgac
<i>Chelodina longicollis</i>	ccc	ctc	ttag	agtc	ccatat	-ca	acgat	-ggg	ggttt	acgac
<i>Phrynops geoffroanus</i>	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccc	ctc	ttag	agtc	ccctat	-ca	acgat	-ggg	ggttt	acgac
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	ccc	ctt	cag	agtt	ccatat	-ca	acag	-ggg	ggttt	acgac
<i>Podocnemis expansa</i>	ccc	ctt	cag	agtt	ccatat	-ca	acaa	-ggg	ggttt	acgac
<i>Pelomedusa subrufa</i>	cc	ttt	ctc	aa	agtc	ccctat	-tan	tgat	ggg	ggttt

TABLA 10. Caracteres 450 - 488

	450	455	460	465	470	475	480	485
<i>Caretta caretta</i>								
<i>Chelonia mydas</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gca	accg	ctat
<i>Platysternon megacephalum</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gta	accg	ctat
<i>Chrysemys picta</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gaa	accg	ctat
<i>Trachemys scripta</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gaa	accg	ctat
<i>Macrolemys temminckii</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gca	accg	ctat
<i>Gopherus polyphemus</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gtag	ccg	at
<i>Chelonoidis chilensis</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gtag	ccg	ctat
<i>Chelydra serpentina</i>	gat	cagg	acat	cctg	atggt	gca	accg	ctat
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gcag	ccg	ctat
<i>Trionyx axenaria</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gca	accg	ctat
<i>Elseya dentata</i>	gat	cagg	acac	ccta	atggt	gca	accg	ctat
<i>Elseya latisternum</i>	gat	cagg	acac	ccta	atggt	gcag	ccg	ctat
<i>Chelodina oblonga</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gcag	ccg	ctat
<i>Chelodina longicollis</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gcag	ccg	ctat
<i>Phrynops geoffroanus</i>	????	????	????	????	????	????	????	????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gcag	ccg	ctat
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	gat	cagr	acat	ccta	????	????	????	????
<i>Podocnemis expansa</i>	gat	cagg	acat	ccta	atggt	gcat	cag	ctat
<i>Pelomedusa subrufa</i>	g	????	????	????	????	????	????	????

Apéndice 4.13. Matriz molecular gen citocromo b (892x22)

TABLA 1. Caracteres 0 - 53

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	atctccgctttatgaaacttcgggatcattactaggagcatgcctcattctacaa										
<i>Chelus fimbriatus</i>	atctcagcatgatgaaactttgggctcactactaggaacatgcctagccctacaa										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	atctccgctgatgaaacttcgggctcctactctctactgggagcctgtctcgtactacag										
<i>Podocnemis expansa</i>	atctccatctgatgaanttttggatccctattaggcgttgccctagccatccaa										
<i>Apalone spinifera</i>	atctccatctgatgaaacttcgggatcactattaggagccttgccctagccatccaa										
<i>Trionyx axenaria</i>	atctccatctgatgaaacttcgggatcactattaggagccttgccctagccatccaa										
<i>Lissemys punctata</i>	atctcaacatgatgaaacttcgggatcctttactggggcctgtctcatcctacaa										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	atctcagcctgatggaattttggatcacttcttggcatctgcttaatcctacaa										
<i>Sternotherus odoratus</i>	atctcagcctgatgaaacttcgggatcattactcggcatctgcttaatcctgcaa										
<i>Platysternon megacephalum</i>	atctctgcttgatgaaacttcgggatcactactaggtatctgcctaatcttatacaa										
<i>Dermatemys mawii</i>	atctctgcttgatgaaacttcgggatcactattaggcgttgccctagccatccaa										
<i>Chrysemys picta</i>	atctctgcttgatgaaacttcgggatccttactaggtacctgcttaattctacaa										
<i>Trachemys scripta</i>	atctctgcttgatggaactttgggatccttattagggtacttgccctaatcctacaa										
<i>Caretta caretta</i>	atctcagcatgatgaaacttcgggatcactactagccacctgttagcactacaa										
<i>Chelonia mydas</i>	atctctgcatgatgaaacttcgggatcactactagccacctgcctagcactacaa										
<i>Dermochelys coriacea</i>	atctctgcatgatgaaactttgggctcactactaggtgcctgtctagtagtactacaa										
<i>Carettochelys insculpta</i>	atctccatctgatgaaacttcgggatcactcctaggagcctgcctaatcctacag										
<i>Gopherus polyphemus</i>	atctcagcctgatgaaacttcgggatcactactgggcatctgcttaatcctacaa										
<i>Macrolemys temminckii</i>	atctctgcttgatgaaattttgggatcattactagggcacatgcctaatatacaa										
<i>Chelonoidis chilensis</i>	atctctgcttgatgaaattttgggatcactactagggcatctgcctaatatacaa										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	atctcctcctgatgaaattttgggctcctcctaggcgcctgcttaattctacaa										

TABLA 2. Caracteres 54 - 107

	54	59	64	69	74	79	84	89	94	99	104
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ttagccacaggaatccttcttagctatacactactcatctgacatctccacagca										
<i>Chelus fimbriatus</i>	ctagctacaggcctatcttcttctatacactactcaccgacatctccctagca										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ctaactacaggcatcttcttagccatacattattcatcagacatttccctagca										
<i>Podocnemis expansa</i>	atcaccacaggtatcttcttagctatacactacacaccaaacatcaccaccgcc										
<i>Apalone spinifera</i>	atcataacaggcatcttcttagcaatacactattcaccaaacatccacttagca										
<i>Trionyx axenaria</i>	atcatcacagggttattccttagccatacattactcaccaaacatctaacagca										
<i>Lissemys punctata</i>	atcattacaggtttattccttagccatacactattcaccaaacatctaacagcc										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	atcaccacaggactatcttcttagctatacactactcaccaaatactataacagca										
<i>Sternotherus odoratus</i>	attgccaccggcatcttcttagctatacactactcatccgacatctccctagca										
<i>Platysternon megacephalum</i>	atcactaccggatcttcttagcaatacactattcattctgacatctcactagca										
<i>Dermatemys mawii</i>	atcatcactggaatcttcttagcaatacactactcggcagacgtctccctggca										
<i>Chrysemys picta</i>	atcattactggaatcttcttagcaatacactactcaccagacattctcatcagca										
<i>Trachemys scripta</i>	accattactggaatcttcttagcaatacactactcaccagacattctcactagca										
<i>Caretta caretta</i>	atccttaccggaatcttcttaggctatacactactcaccagacattctcactagca										
<i>Chelonia mydas</i>	atcattaccggaatcttcttagcaatacactactcaccagacatctccatagcc										
<i>Dermochelys coriacea</i>	attatcaccggaatcttcttagcaatacactactcaccagacatctccatagct										
<i>Carettochelys insculpta</i>	atcattaccggaatcttcttagcaatacactattcaccagacatttccctcgcc										
<i>Gopherus polyphemus</i>	actattacaggcttattccttagcaatacactactcatcagacatctcactagcc										
<i>Chrysemys picta</i>	atcatcacagggatcttcttagcaatacattactcaccaaacatctcactggca										
<i>Macrolemys temminckii</i>	acaatcaccggaatcttcttagcaatacactattcaccagacatctcaatagca										
<i>Chelonoidis chilensis</i>	atcattaccggaatcttcttagcaatacactactcaccaaacatctcactagca										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	atcaccaccgggatattccttagcaatacactattcaccggacatctcactggca										

TABLA 3. Caracteres 108 - 161

	108	113	118	123	128	133	138	143	148	153	158
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ttctcatcaatctcccacatccaacgagacggttcaatatgggtgactgattcga										
<i>Chelus fimbriatus</i>	ttctcatcaaactctcccacttcaccgagatggttcaatatggatgattaatccga										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ttctcatcaatctcccacattcaacgagacggtgcaatacggatgattaatccga										
<i>Podocnemis expansa</i>	ttctcatcagtcgctcacatcactcgtgacgtccaatacgggtgactcctccga										
<i>Apalone spinifera</i>	ttctcatcagtcgccccatcacacgagatgtacaatacgggtgactaatccgc										
<i>Trionyx axenaria</i>	ttctcatcaatcgccccacattacccgagatgtacaatacgggtgactaatccgc										
<i>Lissemys punctata</i>	ttctcctcaatctcccacatcaccgagacgtacaatacgggtgactaatccga										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ttctcaacagtagccccacactactcgagacgtacaatacgggtgacttatccgc										
<i>Sternotherus odoratus</i>	ttctcatcagttaccatacaattcgagacgtacaatacgggtgactcattcga										
<i>Platysternon megacephalum</i>	ttttcatcaattacacacatctctcgagatgtacaatacggatgacttattcgc										
<i>Dermatemys mawii</i>	ttctcatcaatcacacacatcaccgagacgtccaatacggatgactcattcga										
<i>Chrysemys picta</i>	ttctcatcagtagccccatcacaccgagacgtacaatacggatgactcatccgt										
<i>Trachemys scripta</i>	ttctcatcagtagccccacatcaccgagacgtacaatacggatgacttattcgt										
<i>Caretta caretta</i>	ttttcatcaattaccacatcaccgagatgtacaatacggatgactcatccgc										
<i>Chelonia mydas</i>	ttttcatcaattgctcacatcaccgagatgtacaatacgggtgacttatccgc										
<i>Dermochelys coriacea</i>	ttctcatcagttgctcacatcaccgagacgtacaatacggatgactaatccga										
<i>Carettochelys insculpta</i>	ttctcctcagtaaccacatcaccgaaacgtacaatacggatgactaatccgc										
<i>Gopherus polyphemus</i>	ttctcatcagtagccccatcacaccgagacgtacagtagggtgactcatccgt										
<i>Macroclmemy temminckii</i>	ttctcatcaatcaccatattacccgagatgtacaatacggatgacttatccga										
<i>Chelonoidis chilensis</i>	ttctcatcagtagccccatcactcgagacgtacagtagggtgactcatccga										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	ttctcatcagtagccccatcacaccgagacgtacaatacgggtgactcatccgc										

TABLA 4. Caracteres 162 - 215

	162	167	172	177	182	187	192	197	202	207	212
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	aacatacacgcccaacgggcttcaactattctttatgatctacttccatatt										
<i>Chelus fimbriatus</i>	aacgtacatgcccaacgggagcctcactattcttcatatgatctacctacacatt										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	aatatgacgcaaacgggagcctcactatttttcatctgtatatacctgcacatc										
<i>Podocnemis expansa</i>	ggcttacacgcccaatgggagcctccatcttttcatctgtctatattttcatatt										
<i>Apalone spinifera</i>	aacatacactcaaacgggcttccatrttcttcatctgtctatattttacacatt										
<i>Trionyx axenaria</i>	aatatacacgcccaatggggcctcactattcttcatgtgtatattacctacatatt										
<i>Lissemys punctata</i>	aacatacatgctaatacgggagcctcactattcttcatatgtatatttactacacatt										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aacttacatgcccaacgggagcctcactattcttcatctgcatattacttacatatt										
<i>Sternotherus odoratus</i>	aacctacacgcccaacgggagccttcaatattcttcatctgcatatttatatgcacatc										
<i>Platysternon megacephalum</i>	aacctccatgcccaacgggagccttctctattctttatgatgtatctacatgcacatt										
<i>Dermatemys mawii</i>	aacatacacgctaacgggtgctccttattcttcatgtacatctatatccacatc										
<i>Chrysemys picta</i>	aacatacacgcccaacgggagcctccctattcttcatatgatctacctacacatc										
<i>Trachemys scripta</i>	aatatacatgctaacgggagcctccctcttcttcatatgcacatctacctccacatc										
<i>Caretta caretta</i>	aacatacacgccaacgggagcctccctattcttcatatgtatctacctccatatt										
<i>Chelonia mydas</i>	aacatacacgcccaatgggagcctccctattcttcatatgtatctacctccatatt										
<i>Dermochelys coriacea</i>	aacatacacgcccaatgggagcctccctattcttcatatgtatattacctccacatc										
<i>Carettochelys insculpta</i>	aacatacacgcccaacgggagcctctctatttttcatatgatctaccttccacatt										
<i>Gopherus polyphemus</i>	aacatacacgcccaacgggagcctctctattctttatgatgcatatttcttccacatc										
<i>Macroclmemy temminckii</i>	aacatacacgcccaacgggagcctcactcttcttcatctgcatattactccatatt										
<i>Chelonoidis chilensis</i>	aacatacacgcccaacggggcctccatcttcttcatgtgcatattacttccatatt										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	aatatacatgctaacgggagcctctgtcttcttcatatgtatattactccacatc										

TABLA 5. Caracteres 216 - 269

	216	221	226	231	236	241	246	251	256	261	266
<i>Eleya latisternum</i>	g	g	a	c	a	c	a	a	a	a	a
<i>Chelodina longicollis</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Podocnemis expansa</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trionyx axenaria</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chrysemys picta</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Caretta caretta</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelonia mydas</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Macroclmemy temminckii</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelonoidis chilensis</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	g	g	a	c	a	a	a	a	a	a	a

TABLA 6. Caracteres 270 - 323

	270	275	280	285	290	295	300	305	310	315	320
<i>Eleya latisternum</i>	g	t	a	a	t	t	a	c	t	t	a
<i>Chelodina longicollis</i>	g	t	a	a	t	t	a	c	t	t	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	t	a	a	t	t	a	c	t	t	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	a	t	c	a	t	c	t	a	a	c	a
<i>Podocnemis expansa</i>	a	t	t	c	t	a	a	c	a	t	a
<i>Apalone spinifera</i>	g	t	a	a	c	a	a	c	a	a	a
<i>Trionyx axenaria</i>	g	t	a	a	c	a	a	c	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	g	t	a	a	c	a	a	c	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	t	t	c	t	a	a	a	a	c	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	a	t	t	a	c	a	a	c	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	a	t	c	t	t	a	c	a	a	c	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	t	t	c	t	a	c	a	a	c	a
<i>Chrysemys picta</i>	a	t	t	c	t	a	c	a	a	c	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	t	t	c	t	a	c	a	a	c	a
<i>Caretta caretta</i>	a	t	c	t	t	a	c	a	a	c	a
<i>Chelonia mydas</i>	a	t	c	t	t	a	c	a	a	c	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	t	t	c	t	a	c	a	a	c	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	t	t	c	t	t	a	c	a	a	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	a	t	c	t	t	a	c	a	a	c	a
<i>Macroclmemy temminckii</i>	g	t	c	t	c	t	a	c	a	a	a
<i>Chelonoidis chilensis</i>	a	t	t	c	t	t	a	c	a	a	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	g	t	c	t	c	t	a	c	a	a	a

TABLA 7. Caracteres 324 - 377

	324	329	334	339	344	349	354	359	364	369	374
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	tgaggccaaat	atcattctg	agggggct	acagtaat	caccaac	ctcctat	cagcc				
<i>Chelus fimbriatus</i>	tgaggacaaat	atcattctg	agggggct	acagtaat	taccaat	cttcttt	cagct				
<i>Pelomedusa subrufa</i>	tgaggccaaat	atcattttg	agggcgca	actgtaat	caccaat	ctacttt	cagcc				
<i>Podocnemis expansa</i>	tgaggacaaat	atcctttct	gagggcgc	acggtaat	cactaac	ctcctat	ctgcc				
<i>Apalone spinifera</i>	tgaggacaaat	atcctttct	gaggggct	acagtcatt	accaac	ctcctat	cagcc				
<i>Trionyx axenaria</i>	tgaggacaaat	atcattttg	agggcgcc	acagttat	tacaaat	ttacttt	cagct				
<i>Lissemys punctata</i>	tgaggacaaat	atcctttct	gaggggct	accgtaat	cacaaac	ctattat	ctgcc				
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tgaggccaaat	atcattctg	agggggcc	accgtaat	cactaat	ctcctct	cagcc				
<i>Sternotherus odoratus</i>	tgaggacaaat	atcattttg	agggagct	accgtaat	taccaac	ctcctat	cagct				
<i>Platysternon megacephalum</i>	tggggccaaat	atcattctg	agggcgct	actgtaat	caccaac	ctactct	cagct				
<i>Dermatemys mawii</i>	tgaggccaaat	atcattctg	agggagct	actgtaat	taccaac	ctactct	cagcc				
<i>Chrysemys picta</i>	tggggccaaat	atcctttct	gaggggcc	accggtat	tactaac	ctcctct	cagcc				
<i>Trachemys scripta</i>	tgaggccaaat	atcctttct	gaggggca	accggtat	tactaat	ttactct	cgcc				
<i>Caretta caretta</i>	tgaggacaaat	atca????	????????	????????	????????	????????	????????				
<i>Chelonia mydas</i>	tgaggacaaat	atcattttg	agggggcc	accgctcat	cacaaac	ctactct	cagcc				
<i>Dermochelys coriacea</i>	tgaggacaaat	atcattctg	agggagcc	accgctcat	tactaac	ctactct	cagcc				
<i>Carettochelys insculpta</i>	tgaggacaaat	atcattctg	agggggct	accgtaat	cacaaac	ctattat	cagca				
<i>Gopherus polyphemus</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????				
<i>Macroclmemy temminckii</i>	tggggctcaa	atcattctg	aggggcc	accgctcat	caccaac	ctcctct	cagct				
<i>Chelonoidis chilensis</i>	tgaggccaaat	atcattctg	aggggcca	actgtcat	caccaac	ctacttt	cagcc				
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	tgaggccaaat	atcattttg	agggcgcc	actgtcat	caccaac	ctacttt	ccgcc				

TABLA 8. Caracteres 378 - 431

	378	383	388	393	398	403	408	413	418	423	428
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	atcccatac	gtagggcc	tacacttg	tagagtga	atctgagg	gggattt	ctccgta				
<i>Chelus fimbriatus</i>	atcccata	tgtggacca	acactcgt	acagtgaa	ctgagggt	ggatttt	cagta				
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ctaccata	tactggaca	caactat	agtaacat	gaaatctg	aggaggat	tctcagta				
<i>Podocnemis expansa</i>	atcccctat	ataggaac	caacttag	tccagtgaa	ctgaggagg	attttcagta					
<i>Apalone spinifera</i>	atcccctac	attggaaat	accctcgt	acaatgag	tgtgagggg	gatttctcagta					
<i>Trionyx axenaria</i>	attccctat	attggcacc	acaatagt	tacaatgag	tatgagggg	gattttctgta					
<i>Lissemys punctata</i>	attccatata	tgggtaac	acaatagt	tacaatgaa	tttgaggt	gggttctcagta					
<i>Staurotypus triporcatus</i>	atccccttat	attgggtgt	ctcacttg	tacaatgaa	ctgaggagg	ggttctcagta					
<i>Sternotherus odoratus</i>	atccccttat	attggcac	ctcactagt	tacaatgaa	tttgaggt	gggatttctcagta					
<i>Platysternon megacephalum</i>	attcccatat	atgggcag	caacttag	tacagtgga	tttgaggt	gggttttcagtg					
<i>Dermatemys mawii</i>	atcccatac	ataggtta	atacaat	agtacaat	gaaatctg	aggagggt	tctcagta				
<i>Chrysemys picta</i>	atcccattc	attggtaac	acatttag	tacaatgaa	ctgaggc	gggatttctcagta					
<i>Trachemys scripta</i>	attccatac	attggtaac	acatttag	tacaatgaa	ctgaggc	gggatttctcagta					
<i>Caretta caretta</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????				
<i>Chelonia mydas</i>	atcccatac	atcggaac	acactagt	tacaatgaa	ctgaggagg	ggttttcagta					
<i>Dermochelys coriacea</i>	atcccatac	attggcaat	acgctagt	tacaatgaa	ctgaggggg	gatttctcagta					
<i>Carettochelys insculpta</i>	ataccatac	atcggaac	accctagt	ttcaatgag	tatgaggagg	atttcaatt					
<i>Gopherus polyphemus</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????				
<i>Macroclmemy temminckii</i>	attccttac	atcggcag	caactagt	tacaatgaa	tttgaggagg	gtttttcagta					
<i>Chelonoidis chilensis</i>	atcccatac	atcggtaa	taacttag	tacaatgaa	ctgaggggg	gcttttcagta					
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	atcccgtac	atcggaac	actctggt	tacaatgaa	ctgaggc	gggatttctcagta					

TABLA 9. Caracteres 432 - 485

	432	437	442	447	452	457	462	467	472	477	482
Elseya latisternum											
Chelodina longicollis	gacaacgccaccctgacccgattctttcacattccacttttctaatcccattcgct										
Chelus fimbriatus	gacaatgccaccctaactcgcttctttcacattttcacttactactaccattcata										
Pelomedusa subrufa	gacaatgccactctaaccgattctttcacactacactttcataataacccttcac										
Podocnemis expansa	gacaatgcaaccctaaccgattctttcacctacactttcttaacccattcatc										
Apalone spinifera	gacaatgctaccctaacacgattctttaccctacactttttacttccgttcata										
Trionyx axenaria	gataacgccactctaacacgattctttcaccttgcattttttattaccatttatt										
Lissemys punctata	gataatgcaacattaaccgattctttcaccttccacttttctactccattttta										
Staurotypus triporcatus	gataatccaaccctaaccgattctttcacactccatttctctctcccctttata										
Sternotherus odoratus	gacaatgcaactttaactcgattctttacactccacttcttactaccttttaca										
Platysternon megacephalum	gacaacgcaaccttaaccgattctttaccttccactttctttttaccattcatt										
Dermatemys mawii	gacaatccaactctcactcgattctttcacattccacttttctcttaccattcata										
Chrysemys picta	gacaacgcaaccttaaccgattttttacccttccacttctcttaccatttaca										
Trachemys scripta	gacgacgcaaccctgacccgattctttaccttccactttatctctaccatttgcc										
Caretta caretta	??										
Chelonia mydas	gacaatgcaaccctaaccgattctttcaccttccacttctctattaccatttgcc										
Dermochelys coriacea	gacaatgcaactctaaccgattctttacattccacttctctactccatttacc										
Carettochelys insculpta	gacaatgcaaccctaaccgattctttcacctttacacttctcttaccattctct										
Gopherus polyphemus	??										
Macroclmemy temminckii	gataatgcaaccctaaccgattctttaccttccacttttctactaccattcacc										
Chelonoidis chilensis	gataacgccaccctaaccgattctttcaccttccacttctcttacccttccacc										
Geoclemys hamiltonii	gataatgccacccttactcgattctttcacctttcacttttctactccccttcatt										

TABLA 10. Caracteres 486 - 539

	486	491	496	501	506	511	516	521	526	531	536
Elseya latisternum											
Chelodina longicollis	attctaggaataaccatactacacctcctactactacacgaaacaggatcaa										
Chelus fimbriatus	atcataggaatgacagtagtacacctactatcttctacatgaaacagggtcaa										
Pelomedusa subrufa	atcctagggatgatattagtagtacacctactatctctacatgaaacagggtcaa										
Podocnemis expansa	atctcaagtcttaccacaatccatctattactcctccacgaaaaaggatctaac										
Apalone spinifera	atcctaggtataacaataatccaccttctattcctccacgaaacagggtcaa										
Trionyx axenaria	atcctaggacttgcaataatccacctactcttccctccacgaaacaggatcaa										
Lissemys punctata	atcacaggtctaaccataatccacctgcttttcttacacgaaacaggatcaa										
Staurotypus triporcatus	atcctaggtacaacaatagtcacacctcctatctttctacacgaaactggatcaa										
Sternotherus odoratus	atcgcagggttagcaataacacacctccttttttttacacgaaactgggtcaa										
Platysternon megacephalum	attgcaggcctcgcaataacacacctacttttctccttccacgaaactgggtcaa										
Dermatemys mawii	acttcaggcgtcgcaatagtagtacatcttctatttctayatgagacaggatcaa										
Chrysemys picta	attacaggcctaacaatagtagtacatctactatcttctacacgaaactggatcaa										
Trachemys scripta	atcataggtctaacaatagtagtacacctacttttctacatgaaactggatcaa										
Caretta caretta	attataggtctaacattagtagtacacctacttttctacatgaaactggatcaa										
Chelonia mydas	??										
Dermochelys coriacea	attaccggccttacagcagtagtagtagtagtagtagtagtagtagtagtagtag										
Carettochelys insculpta	atcatagggcctaacaatcggtccacctcatattcctacacgaaacaggatcca										
Gopherus polyphemus	??										
Macroclmemy temminckii	attatagggccttgcaatagtagtacacctactatcttctgcatgaaacagggtcaa										
Chelonoidis chilensis	atcattggactagcaatccgacacctactcttcttccacgaaacaggatcaa										
Geoclemys hamiltonii	atctctggccttagcagctgtccacctactcttcttccatgaaacaggatcaa										

TABLA 11. Caracteres 540 - 593

	540	545	550	555	560	565	570	575	580	585	590
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Podocnemis expansa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trionyx axenaria</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chrysemys picta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macrocllemys temminckii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelonoidis chilensis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

TABLA 12. Caracteres 594 - 647

	594	599	604	609	614	619	624	629	634	639	644
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Chelus fimbriatus</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Pelomedusa subrufa</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Podocnemis expansa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Trionyx axenaria</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Lissemys punctata</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Staurotypus triporcatus</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Sternotherus odoratus</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Platysternon megacephalum</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Dermatemys mawii</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Chrysemys picta</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Trachemys scripta</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Dermochelys coriacea</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Carettochelys insculpta</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macrocllemys temminckii</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Chelonoidis chilensis</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t

TABLA 13. Caracteres 648 - 701

	648	653	658	663	668	673	678	683	688	693	698
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	g	c	c	t	a	t	t	t	t	a	c
<i>Chelus fimbriatus</i>	a	c	a	t	t	a	c	c	c	a	c
<i>Pelomedusa subrufa</i>	a	c	t	t	a	c	c	t	a	a	c
<i>Podocnemis expansa</i>	t	c	c	a	t	t	c	c	a	a	c
<i>Apalone spinifera</i>	g	c	c	a	a	a	c	c	t	a	c
<i>Trionyx axenaria</i>	g	c	c	a	a	a	c	c	t	a	c
<i>Lissemys punctata</i>	a	c	a	a	t	t	c	a	c	c	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	c	a	t	t	a	c	c	c	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	c	a	t	t	c	c	a	a	c	c
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	c	a	t	t	c	c	c	a	a	t
<i>Dermatemys mawii</i>	a	c	a	c	t	t	c	t	c	c	a
<i>Chrysemys picta</i>	a	c	a	t	t	c	t	c	c	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	c	a	t	t	c	t	c	c	a	a
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	a	c	a	t	t	t	c	c	c	c	t
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	c	a	t	t	t	c	c	c	t	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	c	c	t	a	t	t	c	c	c	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macrocllemys temminckii</i>	g	c	a	t	t	c	c	c	a	a	t
<i>Chelonoidis chilensis</i>	a	c	a	t	t	c	c	c	a	a	c
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	a	c	a	t	t	c	t	c	a	a	c

TABLA 14. Caracteres 702 - 755

	702	707	712	717	722	727	732	737	742	747	752
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	c	c	a	c	c	c	c	a	c	a	t
<i>Chelus fimbriatus</i>	c	c	a	c	c	c	c	a	c	a	t
<i>Pelomedusa subrufa</i>	c	c	c	t	a	c	a	c	c	a	c
<i>Podocnemis expansa</i>	c	c	c	t	a	c	a	c	c	a	c
<i>Apalone spinifera</i>	c	c	a	t	t	c	a	c	c	c	a
<i>Trionyx axenaria</i>	c	c	a	t	t	c	a	c	c	c	a
<i>Lissemys punctata</i>	c	c	a	t	t	c	a	c	c	c	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	c	c	t	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	c	c	t	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	c	c	t	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Dermatemys mawii</i>	c	c	c	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Chrysemys picta</i>	c	c	c	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Trachemys scripta</i>	c	c	c	t	a	a	c	c	a	c	a
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	c	c	t	a	c	c	c	a	c	a	c
<i>Dermochelys coriacea</i>	c	c	t	a	c	c	c	a	c	a	c
<i>Carettochelys insculpta</i>	c	c	a	c	c	c	a	c	a	c	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macrocllemys temminckii</i>	c	c	t	a	c	c	c	a	c	a	c
<i>Chelonoidis chilensis</i>	c	c	c	t	a	c	c	c	a	c	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	c	c	t	a	c	c	c	a	c	a	c

TABLA 15. Caracteres 756 - 809

	756	761	766	771	776	781	786	791	796	801	806
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	g	c	a	a	t	c	c	a	a	a	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	t	a	c	c	t	a	c	a	a	a	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Podocnemis expansa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trionyx axenaria</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chrysemys picta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macroclmemy temminckii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonoidis chilensis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

TABLA 16. Caracteres 810 - 863

	810	815	820	825	830	835	840	845	850	855	860
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	c	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Podocnemis expansa</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trionyx axenaria</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chrysemys picta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Caretta caretta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonia mydas</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a
<i>Gopherus polyphemus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Macroclmemy temminckii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelonoidis chilensis</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	t	c	a	a	t	a	c	a	a	a	a

TABLA 17. Caracteres 864 - 891

	864	869	874	879	884	889
Elseya latisternum						
Chelodina longicollis	accacattccgaccaataacc	???????				
Chelus fimbriatus	gctacattccgaccatcacccaaaca					
Pelomedusa subrufa	tccatattccgaccaataacccaaacca					
Podocnemis expansa	gcaaccttccgacctttcacacaaatcc					
Apalone spinifera	ctcacataccgccccatttcacaaaccc					
Trionyx axenaria	ctgacattccgacctatcacccaaacac					
Lissemys punctata	ctaacattccgacctattacccaaacac					
Staurotypus triporcatus	ataacattccgccaataacccaaacac					
Sternotherus odoratus	actatattccgaccacttacccaaatcc					
Platysternon megacephalum	gccatggtccgaccattcacccaaaccc					
Dermatemys mawii	acatcattccgaccactaacccaaatcc					
Chrysemys picta	gccctattccgaccctaacccaaatcc					
Trachemys scripta	acccaattccgaccacttacacaaaccc					
Caretta caretta	acccaattccgaccacttacacaaaccc					
Chelonia mydas	????????????????????????????					
Dermochelys coriacea	gcctcattccgaccactcacccaaatcc					
Carettochelys insculpta	gcctcattccgaccactcacccaaaccc					
Gopherus polyphemus	ataatattccgaccatttcccaataac					
Macroclemys temminckii	????????????????????????????					
Chelonoidis chilensis	????????????????????????????					
Geoclemys hamiltonii	accatattccgacccttaaaccaaatcc					
	gctctattccgaccactaacccaaattg					

Apéndice 4.14 matriz molecular gen RAG-1 (2790x17)

TABLA 1. Caracteres 0 - 49

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Podocnemis expansa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pelomedusa subrufa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	g
<i>Chelodina longicollis</i>	g	t	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Elseya latisternum</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Chelonia mydas</i>	g	a	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Chelydra serpentina</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	t	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	g	c	a	a	t	a	a	a	a	a

TABLA 2. Caracteres 50 - 99

	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Podocnemis expansa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pelomedusa subrufa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	t	t
<i>Chelodina longicollis</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Elseya latisternum</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Chelonia mydas</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Chelydra serpentina</i>	g	g	c	g	c	a	g	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	g	t	a	c	a	g	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	g	g	t	g	c	a	g	a	a	a

TABLA 3. Caracteres 100 - 149

	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Podocnemis expansa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pelomedusa subrufa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelus fimbriatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelodina longicollis</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Elseya latisternum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelonia mydas</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Chelydra serpentina</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

TABLA 4. Caracteres 150 - 199

	150	155	160	165	170	175	180	185	190	195
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Podocnemis expansa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pelomedusa subrufa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chelus fimbriatus</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Chelodina longicollis</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Elseya latisternum</i>	t	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Chelonia mydas</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Dermochelys coriacea</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Chelydra serpentina</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Staurotypus triporcatus</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Sternotherus odoratus</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Dermatemys mawii</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Trachemys scripta</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Platysternon megacephalum</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Carettochelys insculpta</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Apalone spinifera</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g
<i>Lissemys punctata</i>	c	t	g	a	a	a	a	a	t	g

TABLA 5. Caracteres 200 - 249

	200	205	210	215	220	225	230	235	240	245
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	t	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Chelodina longicollis</i>	t	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Elseya latisternum</i>	t	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Chelonia mydas</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Dermochelys coriacea</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Chelydra serpentina</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Staurotypus triporcatus</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Sternotherus odoratus</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Dermatemys mawii</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Trachemys scripta</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Platysternon megacephalum</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Carettochelys insculpta</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Apalone spinifera</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t
<i>Lissemys punctata</i>	c	c	g	c	a	t	c	t	g	t

TABLA 6. Caracteres 250 - 299

	250	255	260	265	270	275	280	285	290	295
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Chelodina longicollis</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Elseya latisternum</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Chelonia mydas</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Chelydra serpentina</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Dermatemys mawii</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Trachemys scripta</i>	c	t	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	c	t	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Apalone spinifera</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a
<i>Lissemys punctata</i>	c	a	g	t	g	c	a	t	g	a

TABLA 7. Caracteres 300 - 349

	300	305	310	315	320	325	330	335	340	345
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Chelodina longicollis</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Elseya latisternum</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Chelonia mydas</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Dermochelys coriacea</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Chelydra serpentina</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Sternotherus odoratus</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Dermatemys mawii</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Trachemys scripta</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Platysternon megacephalum</i>	gagaaaagagcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Carettochelys insculpta</i>	gagaaaagggaacgtcctggccagaacttattgcaaagggtttttaagat									
<i>Apalone spinifera</i>	gagaaaaaggcaacttctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									
<i>Lissemys punctata</i>	gagaaaaaggcaacatcctggccagatcttattgccaagggtttttaagat									

TABLA 8. Caracteres 350 - 399

	350	355	360	365	370	375	380	385	390	395
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Chelodina longicollis</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Elseya latisternum</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Chelonia mydas</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Dermochelys coriacea</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Chelydra serpentina</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Sternotherus odoratus</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Dermatemys mawii</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Trachemys scripta</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgtcaca									
<i>Platysternon megacephalum</i>	tgacgtgcgaggatattgacacaatccaccccactcggttttgttaca									
<i>Carettochelys insculpta</i>	tgatgtgcgagcagatattgacacaatccaccccactagggtttgtcaca									
<i>Apalone spinifera</i>	tgatgtgcgagcagatattgacacaatccatcccactcggttttgtcaca									
<i>Lissemys punctata</i>	tgatgtgagagcagacatcgacacaatccatccaactcgattttgtcaca									

TABLA 9. Caracteres 400 - 449

	400	405	410	415	420	425	430	435	440	445
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	actgctggagcatcatccatagaaagttcagcaatgcaccatgtgaagtg									
<i>Chelodina longicollis</i>	actgctggagcatcatccatagaaagttcagcaatgcaccatgtgaagtg									
<i>Elseya latisternum</i>	attgctggagcatcatccacagaaagttcagcaacgccccatgtgaagtg									
<i>Chelonia mydas</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaacgccccatgtgaagtg									
<i>Dermochelys coriacea</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaatgccccatgtgaagtg									
<i>Chelydra serpentina</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaacgccccatgtgaagtg									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaatgccccatgtgaagtg									
<i>Sternotherus odoratus</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaatgccccatgtgaagtg									
<i>Dermatemys mawii</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaataccccatgtgaagtg									
<i>Trachemys scripta</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaacgccccatgtgaagtg									
<i>Platysternon megacephalum</i>	actgctggagcatcatccagagaaagttcagcaacgctccatgtgaagtg									
<i>Carettochelys insculpta</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagtaacacccccatgtgaagtg									
<i>Apalone spinifera</i>	actgctggagcatcatccacagaaagttcagcaatgccccgtgtgaagtg									
<i>Lissemys punctata</i>	actgctggagcatcattcacagaaagttcagcaataccccatgtgaagtg									

TABLA 10. Caracteres 450 - 499

	450	455	460	465	470	475	480	485	490	495
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Chelodina longicollis</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Elseya latisternum</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Chelonia mydas</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Dermochelys coriacea</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Chelydra serpentina</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Sternotherus odoratus</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Dermatemys mawii</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Trachemys scripta</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Platysternon megacephalum</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Carettochelys insculpta</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Apalone spinifera</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									
<i>Lissemys punctata</i>	tatttcccaggaacagcaccatggagtggcagtcaccattccccgagctg									

TABLA 11. Caracteres 500 - 549

	500	505	510	515	520	525	530	535	540	545	
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	
<i>Chelus fimbriatus</i>	cactg	ttt	gttac	attg	ctcat	cgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat
<i>Chelodina longicollis</i>	cactg	ttt	gttg	cactg	ctcat	cgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat
<i>Elseya latisternum</i>	cactg	ttt	gttg	cactg	ctcat	cgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat
<i>Chelonia mydas</i>	cactg	ttt	gttg	tactg	ctcgt	tgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat
<i>Dermochelys coriacea</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Chelydra serpentina</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgttct	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Sternotherus odoratus</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Dermatemys mawii</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Trachemys scripta</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Platysternon megacephalum</i>	cactg	ttt	gttata	ctgct	cgtcgt	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagccat	
<i>Carettochelys insculpta</i>	cactg	ttt	gttg	cactg	ctcat	cac	ggg	gtca	agaga	aaaga	accagtc
<i>Apalone spinifera</i>	cactg	ttt	gtc	gcactg	ctcct	cat	ggg	gtga	agaga	aaaga	accagccat
<i>Lissemys punctata</i>	cactg	ttt	gttg	cactg	ctcct	cgt	ggg	gtga	agaga	aaaga	accat

TABLA 12. Caracteres 550 - 599

	550	555	560	565	570	575	580	585	590	595
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccaact	tacag	ctcag	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Chelodina longicollis</i>	ccaact	tacat	ctca	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Elseya latisternum</i>	ccaact	tacag	ctcag	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Chelonia mydas</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cgttg	caga	acgtg	cccga
<i>Dermochelys coriacea</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Chelydra serpentina</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Sternotherus odoratus</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Dermatemys mawii</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	taagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Trachemys scripta</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccaat	ttacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	cattg	caga	acgtg	cccga
<i>Carettochelys insculpta</i>	ccaact	tacag	atggg	caaaa	aggct	caagct	catgg	cagag	cgtg	ccc
<i>Apalone spinifera</i>	ccaact	tacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	catgg	caga	acgtg	cccga
<i>Lissemys punctata</i>	ccaact	tacag	ctggg	caaaa	aggct	caagat	catgg	caga	acgtg	cccga

TABLA 13. Caracteres 600 - 649

	600	605	610	615	620	625	630	635	640	645
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	aaaactaaa	aatgtaaaaa	aaacaagc	acaggtaa	acaacaaa	aaccttat				
<i>Chelodina longicollis</i>	aaaactaaa	agtgtaaaaa	aaccaatc	acaggtaa	aaaacaaa	aaccttat				
<i>Elseya latisternum</i>	aaaactaac	aggtgtaaaa	aaacaagc	acaggtaa	aaaacaaa	aaccttat				
<i>Chelonia mydas</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Dermochelys coriacea</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Chelydra serpentina</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aaaactca	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Sternotherus odoratus</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Dermatemys mawii</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agttcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Trachemys scripta</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Platysternon megacephalum</i>	aaaactaa	agggtgtaaa	aaaaaaca	agtagcag	gtgaaca	caaaaaac	cttat			
<i>Carettochelys insculpta</i>	aaaactaaa	agtgtaaaaa	accagc	actggta	--aac	aaaaac	cttat			
<i>Apalone spinifera</i>	aaaacca	agggtgtaaa	aaaaaaca	aatcac	agataaa	caaaaaac	cttat			
<i>Lissemys punctata</i>	aaaacca	aggctgtc	aaaaaaca	agcacag	ataagca	caaaaaac	cttat			

TABLA 14. Caracteres 650 - 699

	650	655	660	665	670	675	680	685	690	695
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aaaaag	atacat	cttagc	actaaa	acttct	tcttg	
<i>Chelodina longicollis</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aaaaag	atacat	cttagc	actaaa	acttct	tcttg	
<i>Elseya latisternum</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aaaaag	atacat	cttagc	actaaa	acttct	tcttg	
<i>Chelonia mydas</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tctag	
<i>Dermochelys coriacea</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tctag	
<i>Chelydra serpentina</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gaaaaag	atcgcca	actgta	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Sternotherus odoratus</i>	gaaaaag	atcgcca	actgta	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Dermatemys mawii</i>	gaaaaag	attgcca	aattgca	aagaag	atacat	cttagc	actaaa	acttct	tcttg	
<i>Trachemys scripta</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	cccaaa	acttct	tcttg	
<i>Platysternon megacephalum</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Carettochelys insculpta</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaac	acacac	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Apalone spinifera</i>	gaaaaag	attgcca	actgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	
<i>Lissemys punctata</i>	gaagaag	attgcca	aattgca	aagaag	atacat	cttagc	accaaa	acttct	tcttg	

TABLA 15. Caracteres 700 - 749

	700	705	710	715	720	725	730	735	740	745
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	cagttgactaccctgcagatttcattaagtccatctcttgccaaatctgt									
<i>Chelodina longicollis</i>	cagttgactaccctgcagatttcattaagtccatctcttgccaaagtctgt									
<i>Elseya latisternum</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaaagtctgt									
<i>Chelonia mydas</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Dermochelys coriacea</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Chelydra serpentina</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cagttgactaccctgcccagattttgtaagtccatctcttgccagatctgt									
<i>Sternotherus odoratus</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcatgccagatctgt									
<i>Dermatemys mawii</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccagatctgt									
<i>Trachemys scripta</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Platysternon megacephalum</i>	cagttgactaccctgcagatttcgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Carettochelys insculpta</i>	cagttgattatcctgcagattttgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Apalone spinifera</i>	cagttgattaccctgcagattttgtaagtccatctcttgccaggctctgt									
<i>Lissemys punctata</i>	cagttgattacccttcagattttgtaagtccatctcttgccaggctctgt									

TABLA 16. Caracteres 750 - 799

	750	755	760	765	770	775	780	785	790	795
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gagcatattctggcagatccagtggaacgacatgtagccacttgttctg									
<i>Chelodina longicollis</i>	gagcatattctggcagatccagtggaacgacatgtagacacttgttctg									
<i>Elseya latisternum</i>	gagcatattctggcagatccagtggaacgacatgtagccacttgttctg									
<i>Chelonia mydas</i>	gaccatattctggcagaccagtggaacgacatgtagccacttattctg									
<i>Dermochelys coriacea</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacaacatgtagccacttattctg									
<i>Chelydra serpentina</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacgacctgtagccacttattctg									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacgacatgtagccacttgttctg									
<i>Sternotherus odoratus</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacgacatgtagccacttattctg									
<i>Dermatemys mawii</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacgacatgtagccacttattctg									
<i>Trachemys scripta</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacaacatgtagtccacttattctg									
<i>Platysternon megacephalum</i>	gagcatattctggcagaccagtggaacgacatgtagccacttattctg									
<i>Carettochelys insculpta</i>	gagcatattttggcagaccagtggaacaacatgtagccacttattctg									
<i>Apalone spinifera</i>	gaacatattctggcagaccagtggaacaacatgtagccacttattctg									
<i>Lissemys punctata</i>	gagcatattctggcagaccagtagaacaacatgtagccacttattctg									

TABLA 17. Caracteres 800 - 849

	800	805	810	815	820	825	830	835	840	845
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	cagaacctgcatcctgaagtgcctcaaagttatgggcagctattgcccct									
<i>Chelodina longicollis</i>	cagaacctgcatcctgaagtgcctcaaagttatgggcagctattgcccct									
<i>Elseya latisternum</i>	cagaacctgcatcctgaagtgcctcaaagttatgggcagctattgcccct									
<i>Chelonia mydas</i>	tagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccca									
<i>Dermochelys coriacea</i>	tagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccca									
<i>Chelydra serpentina</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Sternotherus odoratus</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Dermatemys mawii</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Trachemys scripta</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Platysternon megacephalum</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgtccct									
<i>Carettochelys insculpta</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggcagctattgcccct									
<i>Apalone spinifera</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggaagctattgcaccg									
<i>Lissemys punctata</i>	cagaacctgcatccttaagtgcctcaaagttatgggaagctattgcccct									

TABLA 18. Caracteres 850 - 899

	850	855	860	865	870	875	880	885	890	895
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	cctgccaatacccttgcttcctaccgacttggagagcccagtgaaatcc									
<i>Chelodina longicollis</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacttggagagcccagtgaaatcc									
<i>Elseya latisternum</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacttggagagcccagtgaaatcc									
<i>Chelonia mydas</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Dermochelys coriacea</i>	tctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Chelydra serpentina</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Sternotherus odoratus</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Dermatemys mawii</i>	catgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Trachemys scripta</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Platysternon megacephalum</i>	cctgccgataacccttgcttcctactgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Carettochelys insculpta</i>	cctgccgataacccttgcttcctactgacctgatgagtgccagtgaaatca									
<i>Apalone spinifera</i>	cctgccgataacccttgcttcctaccgacctggtgagtgccagtgaaatcc									
<i>Lissemys punctata</i>	cctgccgataacccttgcttcctactgacctggtgagtgccagtgaaatcc									

TABLA 19. Caracteres 900 - 949

	900	905	910	915	920	925	930	935	940	945
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Chelodina longicollis</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Elseya latisternum</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Chelonia mydas</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Dermochelys coriacea</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Chelydra serpentina</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Sternotherus odoratus</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Dermatemys mawii</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Trachemys scripta</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Platysternon megacephalum</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Carettochelys insculpta</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tcttggct	gtg	cgatgtcc	agtgaa	agaatg			
<i>Apalone spinifera</i>	ttcctgaac	atcctcaat	tccctggct	gtg	cgatgccc	agtgaa	agaatg			
<i>Lissemys punctata</i>	ttcctgaat	atcctcaat	tccctggct	gtg	gagatgtcc	agtgaa	agaatg			

TABLA 20. Caracteres 950 - 999

	950	955	960	965	970	975	980	985	990	995
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	aaaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Chelodina longicollis</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	taaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Elseya latisternum</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	taaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Chelonia mydas</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	tcaca		
<i>Dermochelys coriacea</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Chelydra serpentina</i>	tgatgagg	aggtttt	gctagg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Sternotherus odoratus</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Dermatemys mawii</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Trachemys scripta</i>	tgatgagg	aggtttt	gttggg	caaata	actgcc	acattt	ctccag	ccaca		
<i>Platysternon megacephalum</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	caaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Carettochelys insculpta</i>	tgatgagg	aggtttt	gctggg	aaaata	actgcc	acattt	gtccag	ccaca		
<i>Apalone spinifera</i>	cgatgagg	aggtttt	gctggg	taaata	attgcc	acattt	gtccag	tcaca		
<i>Lissemys punctata</i>	tgatgagg	aggttct	tctggg	taaata	attgcc	acattt	gtccag	tcaca		

TABLA 21. Caracteres 1000 - 1049

	1000	1005	1010	1015	1020	1025	1030	1035
1040 1045								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	aagagctgaaaggtaaagagatttacacacacataaataaaggcggcaga							
<i>Chelodina longicollis</i>	aagagctgaaagggaaagagatttacacacacataaataaaggcggcaga							
<i>Elseya latisternum</i>	aagagctgaaagggaaagagatttacacacacataaataaaggcggcaga							
<i>Chelonia mydas</i>	aagaggtgaaaaggaaagagatttacacgcacgtaataaagggtggccga							
<i>Dermochelys coriacea</i>	aagaggtgaaaaggaaagagatttacatgcatgtaataaagggtggccga							
<i>Chelydra serpentina</i>	aagaggtgaaaaggaaagagatgtacacacatgtaataaagggtggccga							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aagaggtgaagaggaaagagatttacgtgcacgtaataaagggtggccga							
<i>Sternotherus odoratus</i>	aagaggtgaagaggaaagagatttacatgcatgtaataaagggtggccga							
<i>Dermatemys mawii</i>	aagagatgaaaaggaaagagatttacacgcacgtaataaagggtggcaga							
<i>Trachemys scripta</i>	aagaggtgaaaaggaaagagatttacacgcacgtaataaaggcggccga							
<i>Platysternon megacephalum</i>	aagaggtgaaaaggaaagagatttacacgcacgtaataaaggcggcaga							
<i>Carettochelys insculpta</i>	aagagatgaaggggaaagacatttacacacacataaacaaggggggccga							
<i>Apalone spinifera</i>	aagagttgaaaaggaaagagatttacacacacgtaataaaggggggccga							
<i>Lissemys punctata</i>	aagaggtgaaaagacaagagatttacacacatgtaataaaggggggccgg							

TABLA 22. Caracteres 1050 - 1099

	1050	1055	1060	1065	1070	1075	1080	1085
1090 1095								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccaaggcaacatttactgtcattgacgaggagagctcaaaaacatcgtct							
<i>Chelodina longicollis</i>	ccaaggcaacatttactgtcattgactaggagagctcaaaagcatcgtct							
<i>Elseya latisternum</i>	ccaaggcaacacttactgtcattgactaggagagctcaaaagcatcgtct							
<i>Chelonia mydas</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ccaaggcaacatttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Chelydra serpentina</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Dermatemys mawii</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgcct							
<i>Trachemys scripta</i>	ccaaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccgaggcaacacttactctcattgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ccaagacaacacctgctctcgttgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Apalone spinifera</i>	ccgagacaacacctgctgtcactgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							
<i>Lissemys punctata</i>	ccaagacaacacctgctgtcactgaccaggagagcgcaaaagcatcgtct							

TABLA 23. Caracteres 1100 - 1149

	1100	1105	1110	1115	1120	1125	1130	1135
1140 1145								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	aagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Chelodina longicollis</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Elseya latisternum</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Chelonia mydas</i>	gagagaacttaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Chelydra serpentina</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggcg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Dermatemys mawii</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Trachemys scripta</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gagagaactcaaacttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Apalone spinifera</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							
<i>Lissemys punctata</i>	gagagaactcaagcttcaagtcaaagcttttgctgagaaagaagaaggag							

TABLA 24. Caracteres 1150 - 1199

	1150	1155	1160	1165	1170	1175	1180	1185
1190 1195								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Chelodina longicollis</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Elseya latisternum</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Chelonia mydas</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Chelydra serpentina</i>	gtgatataaaggcagtggtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gggatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gggatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Dermatemys mawii</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggcactgagagca							
<i>Trachemys scripta</i>	gtgatataaagctctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggccttgagagca							
<i>Apalone spinifera</i>	gggatataaaggctgtgtgcctaactttgcttcttggctctcagagca							
<i>Lissemys punctata</i>	gtgatataaaggctgtgtgcctcactttgcttcttggctctcagagca							

TABLA 25. Caracteres 1200 - 1249

	1200	1205	1210	1215	1220	1225	1230	1235
1240 1245								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Chelodina longicollis</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Elseya latisternum</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Chelonia mydas</i>	agaaatgaacacagacaggcagatgagttggaagctataatgcaagggaaa							
<i>Dermochelys coriacea</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaaa							
<i>Chelydra serpentina</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cgaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctatgatgcaagggaa							
<i>Sternotherus odoratus</i>	cgaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Dermatemys mawii</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Trachemys scripta</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagcaataatgcaagggaa							
<i>Platysternon megacephalum</i>	agaaatgaacacaggcaagcagatgagttggaagctataatgcaagggaa							
<i>Carettochelys insculpta</i>	agaaatgaacacagacaagcggatgaattggaagctataatgcaagggaa							
<i>Apalone spinifera</i>	agaaatgaacacagacaagcagatgagttggaagctatgatgcaagggaa							
<i>Lissemys punctata</i>	aggaacgaacacagacaagcagatgagttggaagctatgatgcaagggaa							

TABLA 26. Caracteres 1250 - 1299

	1250	1255	1260	1265	1270	1275	1280	1285
1290 1295								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gggatcagggcttcacccggctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Chelodina longicollis</i>	gggatcagggcttcacccggctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Elseya latisternum</i>	gggatcagggcttcacccggctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Chelonia mydas</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Chelydra serpentina</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Dermatemys mawii</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Trachemys scripta</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatacagagtcaaacacct							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gggatcagggcttcacccagctgtttgctggcaatccgagtgaatactt							
<i>Apalone spinifera</i>	ggggtcagggcttcacccagcagtttgctggcaatccgagtcaaacacct							
<i>Lissemys punctata</i>	agggtcagggcttcacccagcagtttgctggcaatccgagttaaacacct							

TABLA 27. Caracteres 1300 - 1349

	1300	1305	1310	1315	1320	1325	1330	1335
1340 1345								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Chelodina longicollis</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Elseya latisternum</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Chelonia mydas</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Chelydra serpentina</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ttctcagctgtagctcagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ttctcagctgtagctcagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Dermatemys mawii</i>	ttctcagctgtagctcagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Trachemys scripta</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Platysternon megacephalum</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Apalone spinifera</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							
<i>Lissemys punctata</i>	ttctcagctgtagccagtagccataaaaatgtacagaactgtaaaagccata							

TABLA 28. Caracteres 1350 - 1399

	1350	1355	1360	1365	1370	1375	1380	1385
1390 1395								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	?????????????atcctcc?gccactgcatgcccctccgactgctgaaaa							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	?????????????atcctcc?gccactgcatgctctccgactgctgaaaa							
<i>Chelus fimbriatus</i>	actgggagggcagatcctccagccactccatgctctccgactgctgaaaa							
<i>Chelodina longicollis</i>	actgggagggcagatcctccagccactgcatgctctccgactgctgaaaa							
<i>Elseya latisternum</i>	actgggagggcagatcctccagccactgcatgctctccgactgctgaaaa							
<i>Chelonia mydas</i>	actgggagggcagatcctccaaccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Dermochelys coriacea</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Chelydra serpentina</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgcccctccgactgctgagaa							
<i>Sternotherus odoratus</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgcccctccgactgctgagaa							
<i>Dermatemys mawii</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Trachemys scripta</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Platysternon megacephalum</i>	actgggagggcagatcctccagccattgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Carettochelys insculpta</i>	actgggagggcagatcctccagccactgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Apalone spinifera</i>	actgggagggcagatcctccagccgctgcatgctctccgactgctgagaa							
<i>Lissemys punctata</i>	actgggagggcagatcctccagccactgcatgctctccgactgctgagaa							

TABLA 29. Caracteres 1400 - 1449

	1400	1405	1410	1415	1420	1425	1430	1435
1440	1445							
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	ggccctcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacctcctttgaaaa							
<i>Podocnemis expansa</i>	ggccctcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ggccctcttgccaggttatcatccrctttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ggccctcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Chelodina longicollis</i>	ggccctcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Elseya latisternum</i>	ggccctccttccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Chelonia mydas</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Chelydra serpentina</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Dermatemys mawii</i>	ggcactcttaccaggttatcatccgtttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Trachemys scripta</i>	ggcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Platysternon megacephalum</i>	agcactcttgccaggttatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ggccctcttgccaggctatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Apalone spinifera</i>	agccctcttgccaggctatcatccatttgagtggaaacccccctttgaaaa							
<i>Lissemys punctata</i>	ggccctcttgccaggttatcacccatttgagtggaaaccgcctttgaaaa							

TABLA 30. Caracteres 1450 - 1499

	1450	1455	1460	1465	1470	1475	1480	1485
1490	1495							
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	atgtgtccactaacacagaagtaggaattattgatgggctgtcagggctg							
<i>Podocnemis expansa</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	atgtatccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Chelus fimbriatus</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Chelodina longicollis</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctttcagggctg							
<i>Elseya latisternum</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Chelonia mydas</i>	atgtgtccactaatacagaggtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Dermochelys coriacea</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Chelydra serpentina</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtccgggctg							
<i>Sternotherus odoratus</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcggggctg							
<i>Dermatemys mawii</i>	acgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Trachemys scripta</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Platysternon megacephalum</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Carettochelys insculpta</i>	atgtgtctgctaatacagaagtggaatcattgatggactgtcagggctg							
<i>Apalone spinifera</i>	atgtgtccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							
<i>Lissemys punctata</i>	atgtatccactaatacagaagtggaattatagatgggctgtcagggctg							

TABLA 31. Caracteres 1500 - 1549

	1500	1505	1510	1515	1520	1525	1530	1535
1540 1545								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	ccacagtcagttgatgattacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ccatactcagttgatgactacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Chelodina longicollis</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							
<i>Elseya latisternum</i>	ccacattcagttgatgactacccagtagacacaatttccaagaggtttcg							
<i>Chelonia mydas</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Chelydra serpentina</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ccactctcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Dermatemys mawii</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							
<i>Trachemys scripta</i>	ccacactcagttgatgactacccagtagacacgattgccaagaggtttcg							
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccacattcagttgatgactacccagtagacacgatttccaagaggtttcg							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ccacactcagttgatgactatccagtagatacgattgccaaaaggtttcg							
<i>Apalone spinifera</i>	ccactctcagttgatgactacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							
<i>Lissemys punctata</i>	cccttctcagttgatgactacccagtagacacaattgccaagaggtttcg							

TABLA 32. Caracteres 1550 - 1599

	1550	1555	1560	1565	1570	1575	1580	1585
1590 1595								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	atatgacgcagccttagtttctgccttaatggatttagaggaagacatct							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	atatgatgcagccttagtttctgccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtatgatgcagccttagtttctaccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Chelodina longicollis</i>	atatgatgcagccttagtttctgccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Elseya latisternum</i>	atatgatgcagccttagtttctgccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Chelonia mydas</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggactggaggaagacattt							
<i>Dermochelys coriacea</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Chelydra serpentina</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	atatgatgcagccttggtttgtgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Sternotherus odoratus</i>	atatgatgcagccttggtttgtgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Dermatemys mawii</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Trachemys scripta</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Platysternon megacephalum</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacattt							
<i>Carettochelys insculpta</i>	atatgatgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Apalone spinifera</i>	atatgatgcagccttggtttctaccttaatggacatggaggaagacatct							
<i>Lissemys punctata</i>	atatgacgcagccttggtttctgccttaatggacatggaggaagacatct							

TABLA 33. Caracteres 1600 - 1649

	1600	1605	1610	1615	1620	1625	1630	1635
1640 1645								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	tggaagggatgaaggccaaagacctggatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	tggaagggatgaaggccaaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Chelus fimbriatus</i>	tggaaggaatgaaggcccaagacctggatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Chelodina longicollis</i>	tggaagggatgaaagcccaagacctggatgactacttgaatgggccccttc							
<i>Elseya latisternum</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Chelonia mydas</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Dermochelys coriacea</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Chelydra serpentina</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Sternotherus odoratus</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Dermatemys mawii</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Trachemys scripta</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Platysternon megacephalum</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Carettochelys insculpta</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Apalone spinifera</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							
<i>Lissemys punctata</i>	tggaagggatgaaagcccaagaccttagatgactacttgaatgggtcccttc							

TABLA 34. Caracteres 1650 - 1699

	1650	1655	1660	1665	1670	1675	1680	1685
1690 1695								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Podocnemis expansa</i>	actgtggtggtgaaggaatctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Pelomedusa subrufa</i>	actgtggtggtgaaggaatctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Chelus fimbriatus</i>	actgtggtggtgaaggaatctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Chelodina longicollis</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Elseya latisternum</i>	actgttgtagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Chelonia mydas</i>	actgttgtagtgaaggaatctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Dermochelys coriacea</i>	actgttgtagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Chelydra serpentina</i>	actgtagttagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Staurotypus triporcatus</i>	actgttgtagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Sternotherus odoratus</i>	actgtagttagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Dermatemys mawii</i>	actgtagttagtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Trachemys scripta</i>	actgtagtgggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Platysternon megacephalum</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Carettochelys insculpta</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagtgagaa					
<i>Apalone spinifera</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					
<i>Lissemys punctata</i>	actgtggtggtgaaggagtctt	gtgatgggatggg	gatgtcagcgagaa					

TABLA 35. Caracteres 1700 - 1749

	1700	1705	1710	1715	1720	1725	1730	1735
1740 1745								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	acatggaagtgggccacctgttc	ctgagaaggccgttcgattttc	tttca					
<i>Podocnemis expansa</i>	acatggaagtgggccaaactgttc	ctgagaaggccgttcgattttc	tttca					
<i>Pelomedusa subrufa</i>	acatggaagtgggccggctgttc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Chelus fimbriatus</i>	gcatggaagtggaccgctgttc	ccgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Chelodina longicollis</i>	gcatggaagtggaccacctgttc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Elseya latisternum</i>	gcatggaagtggaccggctgttc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Chelonia mydas</i>	gcatggaagtggaccagctgtcc	ctgaaaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Dermochelys coriacea</i>	gcatggaagtggaccagttgtcc	ctgaaaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Chelydra serpentina</i>	gcatggaagtggaccacctgtcc	ctgaaaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gcatggaagtggcccagctgtcc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Sternotherus odoratus</i>	gcatggaagtggaccagctgtcc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Dermatemys mawii</i>	gcatggaagtggaccggctgtcc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Trachemys scripta</i>	gcatggaagtggaccagctgtcc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Platysternon megacephalum</i>	gcatggaagtggaccagctgtcc	ctgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Carettochelys insculpta</i>	gcatggaaatggaccagctgttc	ccgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Apalone spinifera</i>	gcatggaagtggaccagctgttc	ccgagaaggcagttcgattttc	tttca					
<i>Lissemys punctata</i>	gcatggctgtggaccagctgttc	ccagagaaagcagttcgattttc	tttca					

TABLA 36. Caracteres 1750 - 1799

	1750	1755	1760	1765	1770	1775	1780	1785
1790 1795								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	caytcatgagcatcactgtagctcatggcaatgaaaacataaggatcttt							
<i>Podocnemis expansa</i>	cacttatgaccatcgctgtagctcatagcaatgaaaacgtgagaatcttt							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	cactcatgagcatcactataactcatgacaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Chelus fimbriatus</i>	cgctcatgagcatcacaatagctcatggcaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Chelodina longicollis</i>	cacttatgagcatcactatagctcatggcaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Elseya latisternum</i>	cactcatgagcatcactatagctcatggcaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Chelonia mydas</i>	cactcatgaacatcactatagctcatggtaagaaaacataaggctcttt							
<i>Dermochelys coriacea</i>	cactcatgaacatcactatagctcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Chelydra serpentina</i>	cactcatgaacatcactatagctcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cactcatgaacatcacgatagttcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Sternotherus odoratus</i>	cactcatgaacatcacgatagctcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Dermatemys mawii</i>	cactcatgaacatcactatagctcatggtaatgaaaatgtaaggctcttt							
<i>Trachemys scripta</i>	cgctcatgaacatcagtatagctcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Platysternon megacephalum</i>	cactcatgaacatcagtatagctcatggtaatgaaaatgtaaggatcttt							
<i>Carettochelys insculpta</i>	cacttatgagcatcagtataactcatggtaatgaaaatgtaagaatcttt							
<i>Apalone spinifera</i>	cactcatgagcatcagtatagctcatgggaatgaaaacataagggtcttt							
<i>Lissemys punctata</i>	cactcatgagcatcagtatagctcatggtaatgaaaatataaggatcttt							

TABLA 37. Caracteres 1800 - 1849

	1800	1805	1810	1815	1820	1825	1830	1835
1840 1845								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	gaagaaacaaaacctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Podocnemis expansa</i>	gaagaaacaaaacctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gaagaaacaaaacctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gaagaagccaagcctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Chelodina longicollis</i>	gaagaagtcaagcctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Elseya latisternum</i>	gaagaagccaagcctaattcagagctgtggttgcaaacacctgtgtctttat							
<i>Chelonia mydas</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Chelydra serpentina</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgtaagcccttgtgccttat							
<i>Dermatemys mawii</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgtaagcccttgtgccttat							
<i>Trachemys scripta</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gaagaagtcaagccaattcggagctgtggttgcaaaccttgtgccttat							
<i>Apalone spinifera</i>	gaagaaggcaagccaattcagagctgtggttgcaagcccttgtgccttat							
<i>Lissemys punctata</i>	gaagaagtcaagccaattcagagctgtggttgcaaaccttggagccttat							

TABLA 38. Caracteres 1850 - 1899

	1850	1855	1860	1865	1870	1875	1880	1885
1890 1895								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	gctggctgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcttgagccctc							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gctggctgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcttgagccctc							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gctggctgatgaatcagaccatgagactctcacagctatcttgagccctg							
<i>Chelodina longicollis</i>	gctagctgatgaatcggaccatgagacactgacagccatcctgagtcctc							
<i>Elseya latisternum</i>	gctggctgatgaatcggaccatgagacgctgacagccattctgagccctc							
<i>Chelonia mydas</i>	gctggctgatgaatcggatcatgagactctgacagccatcctgagccctc							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gctggctgatgaatcggaccacgagactctgacagccatcctgagccctc							
<i>Chelydra serpentina</i>	gctggctgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcctgagtcctc							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gctggccgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcctgagccctc							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gctggccgatgagtcagaccatgagactctgacagccattctgagccctc							
<i>Dermatemys mawii</i>	gctggccgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcctaagccctc							
<i>Trachemys scripta</i>	gctggccgatgaatcggaccatgagactctgacagccatcctgagccctc							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gctggccgatgaatcagaccatgagactctgacagccatcctgagccctc							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gctggctgatgaatcggaccatgagactctaacagccattctgagccctc							
<i>Apalone spinifera</i>	gctggctgatgaatctgaccatgagactctaactgccattctgagccctc							
<i>Lissemys punctata</i>	gctggctgatgaatctgaccatgagactctaactgccatcctgagccctc							

TABLA 39. Caracteres 1900 - 1949

	1900	1905	1910	1915	1920	1925	1930	1935
1940 1945								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	tcatagcagaaagggagaccatgaaaacagtggttctgcttcttgaaatg							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	tcatagctgaaagagagggccatgaaaaacagtggttctgcttcttgaaatg							
<i>Chelus fimbriatus</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaaacagtgctcctgcttcttgaaatg							
<i>Chelodina longicollis</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaaacagtgctcctgctgcttgaaatg							
<i>Elseya latisternum</i>	tcatagcagaaagacagacaatgaaaaatagcaacctgcttcttgaaatg							
<i>Chelonia mydas</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaagcagcgttctgcttcttgaaatg							
<i>Dermochelys coriacea</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaagcagcattctgcttcttgaaatg							
<i>Chelydra serpentina</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaagcagcattctgcttcttgaaatg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tcatagcagagagagagagacatgaaaagcagcgttctgcttcttgaaatg							
<i>Sternotherus odoratus</i>	tcatagcagagagagagagacatgaaaagcagcgttctgcttcttgaaatg							
<i>Dermatemys mawii</i>	tcatagcagaaagagagagacatgaaaagcagcgttctgcttctcgaaatg							
<i>Trachemys scripta</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaagcagcgttctgcttcttgaaatg							
<i>Platysternon megacephalum</i>	tcatagcagaaagagagaccatgaaaagcagcgttctgcttcttgaaatg							
<i>Carettochelys insculpta</i>	tcatagcagaaagggagaccatgaaaaacagtgcttctgcttcttgaaatg							
<i>Apalone spinifera</i>	tgatagcagaaagggagaccatgaaaaacagcgtcctgcttcttgaaatg							
<i>Lissemys punctata</i>	tgatagcagaaagagaagcagatgaaaacagtgctcctccttcttgaaatg							

TABLA 40. Caracteres 1950 - 1999

	1950	1955	1960	1965	1970	1975	1980	1985
1990								
1995								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Podocnemis expansa</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Pelomedusa subrufa</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Chelodina longicollis</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Elseya latisternum</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Chelonia mydas</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Dermochelys coriacea</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Chelydra serpentina</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Dermatemys mawii</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Trachemys scripta</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Carettochelys insculpta</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Apalone spinifera</i>	g	g	g	g	g	g	g	g
<i>Lissemys punctata</i>	g	g	g	g	g	g	g	g

TABLA 41. Caracteres 2000 - 2049

	2000	2005	2010	2015	2020	2025	2030	2035
2040								
2045								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Podocnemis expansa</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Chelodina longicollis</i>	c	g	a	a	a	a	a	a
<i>Elseya latisternum</i>	c	g	a	a	a	a	a	a
<i>Chelonia mydas</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Chelydra serpentina</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Dermatemys mawii</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Trachemys scripta</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Apalone spinifera</i>	t	g	a	a	a	a	a	a
<i>Lissemys punctata</i>	t	g	a	a	a	a	a	a

TABLA 42. Caracteres 2050 - 2099

	2050	2055	2060	2065	2070	2075	2080	2085
2090 2095								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	atatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	atatctgcacactttgtgatgcaacccgcctggaagcctcacagaacttg							
<i>Chelus fimbriatus</i>	acatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Chelodina longicollis</i>	acatctgtaccctttgtgatgcaacccgcctggaagcctctcaaaacttg							
<i>Elseya latisternum</i>	acatctgcaccctctgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Chelonia mydas</i>	acatatgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Dermochelys coriacea</i>	acatatgtacgctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Chelydra serpentina</i>	acatatgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	acatatgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Sternotherus odoratus</i>	acatatgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Dermatemys mawii</i>	acatatgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Trachemys scripta</i>	acatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Platysternon megacephalum</i>	acatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Carettochelys insculpta</i>	acatctgcaccctgtgtgatgcaacccgcctggaagcgcctcaaaatttg							
<i>Apalone spinifera</i>	acatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							
<i>Lissemys punctata</i>	atatctgcaccctttgtgatgcaacccgcctggaagccttcagaacttg							

TABLA 43. Caracteres 2100 - 2149

	2100	2105	2110	2115	2120	2125	2130	2135
2140 2145								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>								
<i>Podocnemis expansa</i>	gtccttycactccataacaagaagccatgctgaaaatctagaacgggatga							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggaacgggatga							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Chelodina longicollis</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtacga							
<i>Elseya latisternum</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Chelonia mydas</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Chelydra serpentina</i>	gtcctccactccataactagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Dermatemys mawii</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Trachemys scripta</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Apalone spinifera</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							
<i>Lissemys punctata</i>	gtcctccactccataacaagaagtcgatgctgaaaacctggagcggtatga							

TABLA 44. Caracteres 2150 - 2199

	2150	2155	2160	2165	2170	2175	2180	2185
2190 2195								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Podocnemis expansa</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Pelomedusa subrufa</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Chelodina longicollis</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Elseya latisternum</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Chelonia mydas</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Dermochelys coriacea</i>	a	g	t	a	t	g	g	a
<i>Chelydra serpentina</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Dermatemys mawii</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Trachemys scripta</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Carettochelys insculpta</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Apalone spinifera</i>	g	g	t	a	t	g	g	a
<i>Lissemys punctata</i>	g	g	t	a	t	g	g	a

TABLA 45. Caracteres 2200 - 2249

	2200	2205	2210	2215	2220	2225	2230	2235
2240 2245								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Podocnemis expansa</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Pelomedusa subrufa</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Chelus fimbriatus</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Chelodina longicollis</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Elseya latisternum</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Chelonia mydas</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Dermochelys coriacea</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Chelydra serpentina</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Staurotypus triporcatus</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Sternotherus odoratus</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Dermatemys mawii</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Trachemys scripta</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Platysternon megacephalum</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Carettochelys insculpta</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Apalone spinifera</i>	g	a	g	t	a	a	g	g
<i>Lissemys punctata</i>	g	a	g	t	a	a	g	g

TABLA 46. Caracteres 2250 - 2299

	2250	2255	2260	2265	2270	2275	2280	2285
2290 2295								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gatgcattgcattgtgacattggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Chelodina longicollis</i>	gatgcattgcattgtgacattggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Elseya latisternum</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Chelonia mydas</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Chelydra serpentina</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gatgcattgcattgtgacatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Dermatemys mawii</i>	gatgcattgcattgtgacattggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Trachemys scripta</i>	gatgcattgcattgtgacattggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gatgcattgcattgtgatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gatgcattgcattgtgatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Apalone spinifera</i>	gatgcattgcattgtgatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							
<i>Lissemys punctata</i>	gatgcattgcattgtgatcggcaatgcagctgagttctacaagatatt							

TABLA 47. Caracteres 2300 - 2349

	2300	2305	2310	2315	2320	2325	2330	2335
2340 2345								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccctaacacatctaaagaag							
<i>Chelodina longicollis</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccctaactcatctaaagaag							
<i>Elseya latisternum</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaatcctaacacatctaaagaag							
<i>Chelonia mydas</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccctgacatatctaaagaag							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaataaccctgacatatctaaagaag							
<i>Chelydra serpentina</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccagacatatctaaagaag							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccocgacatatctaaagaag							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccoccaacatatctaaagaag							
<i>Dermatemys mawii</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccoccaacatatctaaagaag							
<i>Trachemys scripta</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccctgacatatctaaagaag							
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccctgacatatctaaagaag							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccoccaatgcctccaaggagg							
<i>Apalone spinifera</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtacaagaaccocgacgacatatctaaagaag							
<i>Lissemys punctata</i>	ccagtttgagataggtgaggtgtataagaaccctgatgcatctaaagaag							

TABLA 48. Caracteres 2350 - 2399

	2350	2355	2360	2365	2370	2375	2380	2385
2390 2395								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcacctcaggaagaagatg							
<i>Chelodina longicollis</i>	agagaaagaggtggcagtcgactcttgacaagcacctcaggaagaagatg							
<i>Elseya latisternum</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcacctcaggaagaagatg							
<i>Chelonia mydas</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Dermochelys coriacea</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Chelydra serpentina</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aaaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Sternotherus odoratus</i>	aaaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Dermatemys mawii</i>	aaaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Trachemys scripta</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Platysternon megacephalum</i>	agaggaagaggtggcagtcgacacttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Carettochelys insculpta</i>	agaggaagaggtggcagttgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Apalone spinifera</i>	agaggaagaggtggcagtcgactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							
<i>Lissemys punctata</i>	agagaaagaggtggcaatcaactcttgacaagcaccttaggaagaagatg							

TABLA 49. Caracteres 2400 - 2449

	2400	2405	2410	2415	2420	2425	2430	2435
2440 2445								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Chelodina longicollis</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Elseya latisternum</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Chelonia mydas</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Dermochelys coriacea</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Chelydra serpentina</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Sternotherus odoratus</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Dermatemys mawii</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaacttttctagaaagcttat							
<i>Trachemys scripta</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Platysternon megacephalum</i>	aacctgaaaccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Carettochelys insculpta</i>	aacttgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Apalone spinifera</i>	aacctgaagcccataatgaggatgaatggaaactttgctagaaagcttat							
<i>Lissemys punctata</i>	aacctgaagcctataatgaggatgaatggaaactttgcaagaaagcttat							

TABLA 50. Caracteres 2450 - 2499

	2450	2455	2460	2465	2470	2475	2480	2485
2490 2495								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Chelodina longicollis</i>	gagcaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Elseya latisternum</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Chelonia mydas</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Chelydra serpentina</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Dermatemys mawii</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Trachemys scripta</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Apalone spinifera</i>	gaccaaagagacagtggaagcagctctgtgaattaataacgggtgaggaaa							
<i>Lissemys punctata</i>	gaccaaagaaacagtagaagctgtatgtgaattaataacgggtgaggaaa							

TABLA 51. Caracteres 2500 - 2549

	2500	2505	2510	2515	2520	2525	2530	2535
2540 2545								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Chelodina longicollis</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Elseya latisternum</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Chelonia mydas</i>	ggcatgatgcactaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Dermochelys coriacea</i>	ggcatgatgcactaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Chelydra serpentina</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Sternotherus odoratus</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaaaatgaaacca							
<i>Dermatemys mawii</i>	ggcatgaagtcctaagagaactgatggacctttaccttaaaatgaaacca							
<i>Trachemys scripta</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttatcttaagatgaaacca							
<i>Platysternon megacephalum</i>	ggcatgaagccctaagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Carettochelys insculpta</i>	ggcatgaagccctaaagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Apalone spinifera</i>	ggcatgaagcccttagagaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							
<i>Lissemys punctata</i>	ggcatgaagccctaaggaactgatggacctttaccttaagatgaaacca							

TABLA 52. Caracteres 2550 - 2599

	2550	2555	2560	2565	2570	2575	2580	2585
2590 2595								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Chelodina longicollis</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Elseya latisternum</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Chelonia mydas</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Chelydra serpentina</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Dermatemys mawii</i>	gtttggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Trachemys scripta</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgggtgtgtca							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Apalone spinifera</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							
<i>Lissemys punctata</i>	gtgtggaggtcttcatgcccagccaaagagtgccagaactgctgtgtca							

TABLA 53. Caracteres 2600 - 2649

	2600	2605	2610	2615	2620	2625	2630	2635
2640 2645								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Podocnemis expansa</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Pelomedusa subrufa</i>	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????	????????????????????
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Chelodina longicollis</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Elseya latisternum</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Chelonia mydas</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgaactcctgtccacaaagttca							
<i>Dermochelys coriacea</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Chelydra serpentina</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaaattca							
<i>Sternotherus odoratus</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaaattca							
<i>Dermatemys mawii</i>	gtatagcttcaactcacaacgatttgctgagctcctatccacaaagttca							
<i>Trachemys scripta</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Platysternon megacephalum</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccaccaagttca							
<i>Carettochelys insculpta</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctatctacaaagttca							
<i>Apalone spinifera</i>	gtatagcttcaactcacaacgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							
<i>Lissemys punctata</i>	atatagcttcaactcacagcgttttgctgagctcctgtccacaaagttca							

TABLA 54. Caracteres 2650 - 2699

	2650	2655	2660	2665	2670	2675	2680	2685
2690 2695								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	agtacagatatgagggcaagattacaaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Chelodina longicollis</i>	agtacagatatgagggcaagattacaaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Elseya latisternum</i>	agtatagatatgagggcaagattacaaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Chelonia mydas</i>	agtacagatatgaaggcaagattacaaattattttcacaaaactccttgct							
<i>Dermochelys coriacea</i>	agtacagatatgagggcaagattacgaattattttcacaaaactccttgct							
<i>Chelydra serpentina</i>	agtacagatatgagggcaaaaattacgaattattttcacaaaactccttgct							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	agtacagatatgagggcaagatcacgaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Sternotherus odoratus</i>	agtacagatatgagggcaagatcacgaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Dermatemys mawii</i>	agtacagatatgacggcaagatcacgaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Trachemys scripta</i>	agtacagatatgagggcaagattacgaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Platysternon megacephalum</i>	agtacagatatgagggcaagattacgaattactttcacaaaactccttgct							
<i>Carettochelys insculpta</i>	agtacagatacgaaggcaagattacaaattattttcacaaaactccttgct							
<i>Apalone spinifera</i>	agtacagatatgagggcaaaaattacaaattattttcacaaaactccttgct							
<i>Lissemys punctata</i>	agtatagatatgagggcaagattacaaattattttcacaaaactccttgct							

TABLA 55. Caracteres 2700 - 2749

	2700	2705	2710	2715	2720	2725	2730	2735
2740 2745								
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggggcctgggcaag							
<i>Chelodina longicollis</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggggcctgggcaag							
<i>Elseya latisternum</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggggcctgggcaag							
<i>Chelonia mydas</i>	catgttcctgaaattattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Dermochelys coriacea</i>	catgttcctgaaattattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Chelydra serpentina</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggg'tccattggg'gcctgggcaag							
<i>Sternotherus odoratus</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Dermatemys mawii</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Trachemys scripta</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Platysternon megacephalum</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatggctccattggg'gcctgggcaag							
<i>Carettochelys insculpta</i>	cacgttcctgaaatcattgaaagagatgg'ttccattggg'gcctgggcaag							
<i>Apalone spinifera</i>	cacgttcctgaaatcattgaaagagatgg'ttccattggg'gcctgggcaag							
<i>Lissemys punctata</i>	catgttcctgaaatcattgaaagagatgg'ttccattggg'gcctgggcaag							

TABLA 56. Caracteres 2750 - 2789

	2750	2755	2760	2765	2770	2775	2780	2785
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	??							
<i>Podocnemis expansa</i>	??							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	??							
<i>Chelus fimbriatus</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaactgtttaggcgtttc							
<i>Chelodina longicollis</i>	tgaaggggaatgagtcctgggaacaaattgtttaggcgtttc							
<i>Elseya latisternum</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattgtttaggcgtttc							
<i>Chelonia mydas</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Dermochelys coriacea</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Chelydra serpentina</i>	tgaaggggaatgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Sternotherus odoratus</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Dermatemys mawii</i>	tgaaggggaacgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Trachemys scripta</i>	tgaaggggaatgaatcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Platysternon megacephalum</i>	tgaaggggaatgagtcctgggaacaaattattttaggcgtttc							
<i>Carettochelys insculpta</i>	tgaaggggaatgaatcctgggaacaaactgtttaggcgtttc							
<i>Apalone spinifera</i>	tgaaggggaatgagtcctgggaataaactattttaggcgtttc							
<i>Lissemys punctata</i>	tgaaggggaatgagtcctgggaataagttattttaggcgtttc							

Apéndice 4.15. Matriz molecular gen R 35 (990x18)

TABLA 1. Caracteres 0 - 53

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	gatgcatgctagt-tatccag-cagt-tatgaacagcataaatcatatccataa										
<i>Chelus fimbriatus</i>	-acgcatgctagt-tatccag-cagt-tatgaatagcataaatcatatccataa										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gatgcacgctagt-tatatag-cagt-tatgaacagcataaatcatatccataa										
<i>Podocnemis expansa</i>	gatgcacactagt-tatccag-cagt-tatgaaccacataaatcatctccataa										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tatgcatgctatt-tctctag-cagt-tatgaacagcattaatcatctccacaa										
<i>Sternotherus odoratus</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-gatgaacagcagaaatcatatccatag										
<i>Dermatemys mawii</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-gatgaacagcataaatcatatccatag										
<i>Chrysemys picta</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-tatgagcagcataaatcatatccatak										
<i>Trachemys scripta</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-tatgagcagcataaatcatatccatag										
<i>Platysternon megacephalum</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-tatgagaagcataaattatgcatag										
<i>Chelydra serpentina</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-tatgaacagcataaatcatatctatag										
<i>Chelonia mydas</i>	aattgaaac-agt-catccag-caat-tatgaatagcataaatcacatccatag										
<i>Dermochelys coriacea</i>	aattgaaac-aat-catccag-caat-tatgaacagcataaatcacatccatag										
<i>Apalone spinifera</i>	gatgcatgctagt-tatccag-caat-tatgaacagtgtaaacataaccatag										
<i>Lissemys punctata</i>	gatgcatgctagt-tatccag-cagt-tacaaacagtgtaaacgctgcacacag										
<i>Carettochelys insculpta</i>	gatgcatgctagtgtatctagtcaatgtatgaacagcataaatcatatctatag										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	??										

TABLA 2. Caracteres 54 - 107

	54	59	64	69	74	79	84	89	94	99	104
<i>Eleya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	aatcatttcaaacagatctatgtttcagtgat-----gt										
<i>Chelus fimbriatus</i>	aagtcatttcaaacagatc-tgtttcagtgat-----gt										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	aagtcatttcaaacagatctgtgtttcagtgat-----gt										
<i>Podocnemis expansa</i>	aagtcatttcaaacataatctgcatttcagtgat-----gt										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aagtcatttcaaacagagccgtgttt--gtgtat-----at										
<i>Sternotherus odoratus</i>	aagtcatttcaaacagagccgtgttt--gtgtat-----at										
<i>Dermatemys mawii</i>	aagtcatttcaaacagagacgtgttt--gtgtat-----gt										
<i>Chrysemys picta</i>	aastcatttcaaacwkagctgtgttt--gtgtat-----gt										
<i>Trachemys scripta</i>	aagtcatttcaaacagagctgtgttt--gtgtat-----gt										
<i>Platysternon megacephalum</i>	aagtcatttcaaacagagctgtgttt--gtgtat-----gt										
<i>Chelydra serpentina</i>	aagtcatttcaaacagagctgtgttt--gtgtat-----gt										
<i>Chelonia mydas</i>	aagtcatttcaactagagctgtgttt--g-----gt										
<i>Dermochelys coriacea</i>	aagtcatttcaactagagctgtgttt--g-----gt										
<i>Apalone spinifera</i>	aagtcatttcaaacagagctctgtgtgtgtgtatctggctttcatcaggattgt										
<i>Lissemys punctata</i>	aactcatt-caaacagagctctgtgtgtgtat-----gc										
<i>Carettochelys insculpta</i>	aagncatttccaacagggctgtgncctgngnat-----gt										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	??										

TABLA 3. Caracteres 108 - 161

	108	113	118	123	128	133	138	143	148	153	158
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Chelus fimbriatus</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Pelomedusa subrufa</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Podocnemis expansa</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Staurotypus triporcatus</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Sternotherus odoratus</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Dermatemys mawii</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Chrysemys picta</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Trachemys scripta</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Platysternon megacephalum</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Chelydra serpentina</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Chelonia mydas</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Dermochelys coriacea</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Apalone spinifera</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Lissemys punctata</i>	at	tt	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Carettochelys insculpta</i>	at	ct	at	ct	gg	ct	tt	tc	ag	ca	gg
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

TABLA 4. Caracteres 162 - 215

	162	167	172	177	182	187	192	197	202	207	212
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Chelus fimbriatus</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Pelomedusa subrufa</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Podocnemis expansa</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Sternotherus odoratus</i>	gaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Dermatemys mawii</i>	gaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Chrysemys picta</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Trachemys scripta</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Platysternon megacephalum</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Chelydra serpentina</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Chelonia mydas</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Dermochelys coriacea</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Apalone spinifera</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Lissemys punctata</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Carettochelys insculpta</i>	aaa	at	gaaa	ag	cc	ag	at	tc	at	tc	at
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

TABLA 5. Caracteres 216 - 269

	216	221	226	231	236	241	246	251	256	261	266
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	cactga	accag	catag	aggt	tagg	ctagt	gatag	gggt	gaacc	cagat	ccaat
<i>Chelus fimbriatus</i>	caccga	accag	catag	aggt	tagg	ctagt	gatag	gggt	gaatc	cagat	ccagt
<i>Pelomedusa subrufa</i>	cactga	accag	catan	aggt	tagg	ctagt	gatag	gggt	gaatc	ggat	ccaat
<i>Podocnemis expansa</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cagat	ccagc
<i>Staurotypus triporcatus</i>	cactga	accag	cataga	actag	ggt	taag	ggt	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Sternotherus odoratus</i>	cactga	accag	cataga	actag	ggt	taag	ggt	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Dermatemys mawii</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Chrysemys picta</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Trachemys scripta</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Platysternon megacephalum</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Chelydra serpentina</i>	cactga	accag	cctag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Chelonia mydas</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	can	-----
<i>Dermochelys coriacea</i>	cactga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	cag	-----
<i>Apalone spinifera</i>	caatga	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	caag	gt
<i>Lissemys punctata</i>	cgctg	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	caag	gt
<i>Carettochelys insculpta</i>	aatg	accag	catag	aggt	aaag	---	gtgac	aggg	gtgat	caag	gt
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????

TABLA 6. Caracteres 270 - 323

	270	275	280	285	290	295	300	305	310	315	320
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ttt	gtgt	ttca	agca	atct	ggtag	gcatt	aggt	tg--	act	ctat
<i>Chelus fimbriatus</i>	ttt	gtgt	ttca	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctac
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ttt	gtgt	ttca	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctg
<i>Podocnemis expansa</i>	ntt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	taca
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	agt	ctat
<i>Sternotherus odoratus</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Dermatemys mawii</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Chrysemys picta</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ct--
<i>Trachemys scripta</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ct--
<i>Platysternon megacephalum</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ct--
<i>Chelydra serpentina</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Chelonia mydas</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Dermochelys coriacea</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	ggcag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Apalone spinifera</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	gggag	gcatt	aggt	tg--	att	ctct
<i>Lissemys punctata</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	gggag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Carettochelys insculpta</i>	ttt	gtgt	ttta	agca	atct	gggag	gcatt	aggt	tg--	act	ctct
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????	????

TABLA 7. Caracteres 324 - 377

	324	329	334	339	344	349	354	359	364	369	374
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ggttttactaaggcagat-ttttttc-c-ttcatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Chelus fimbriatus</i>	agttttactaaggcagat-ttttttc-ccttcatccttgacagttctgagtcacg										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	agttttactaaggcagat-ttttttc-c-tccatcctcacagttctgagtcaca										
<i>Podocnemis expansa</i>	agttttactaaggcaggt-tttttta-c-tccatcctcccagttctgagtcacg										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	agttttactaaggcagat-ttttttc-cctccatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Sternotherus odoratus</i>	agttttactnaggcagat-ttttttc-cctccatcctc--agttctgagtcacg										
<i>Dermatemys mawii</i>	agttttactaaggcagat-ttttttttcctccatcctcacaattct-----										
<i>Chrysemys picta</i>	agttttactaaggcagat-ttttttt-cctccgtcctcacagttctgagtcacg										
<i>Trachemys scripta</i>	agttttactaaggcagat-ttttttt-cctccgtcctnacagttctgagtcacg										
<i>Platysternon megacephalum</i>	agttttactaaggcagat-ttttttt-cctccatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Chelydra serpentina</i>	agttttactaaggcagat-ttttttt-cctccatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Chelonia mydas</i>	agttttactaaggcagat-tgttttt-cctccatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Dermochelys coriacea</i>	agttttactaaggcagat-tgttttt-cctccatcctcacagttctgagtcacg										
<i>Apalone spinifera</i>	agttta-tgaaggcag---ttttttcccctctatccccatgattctgagtcaca										
<i>Lissemys punctata</i>	agaat--cagaggcagat-tttttttcccctctattctcacggttctgagtcacg										
<i>Carettochelys insculpta</i>	agttttactaaggcaga---tatttttccttcatcctcatagttctgagtcaca										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	??										

TABLA 8. Caracteres 378 - 431

	378	383	388	393	398	403	408	413	418	423	428
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgactgagaagtgagg										
<i>Chelus fimbriatus</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgactgagaagcgagg										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgactgagaagtgagg										
<i>Podocnemis expansa</i>	ccc-ttngccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagcaagg										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagcaagg										
<i>Sternotherus odoratus</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Dermatemys mawii</i>	----tttgctagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Chrysemys picta</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Trachemys scripta</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Platysternon megacephalum</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Chelydra serpentina</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Chelonia mydas</i>	ccc-tttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Dermochelys coriacea</i>	ccc-tttgacagtcattctctgggtaagaaacctaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Apalone spinifera</i>	ccc-tttgccagtcatttgctgaataagaaattgaagcttgatgagaagtgatg										
<i>Lissemys punctata</i>	ccc-tttgccagtcatttgctggataagaaactgaatcttgatgagaagtgatg										
<i>Carettochelys insculpta</i>	ccc-attac-agtcagctctgggtaagaaactgaatcttgatgagaagtgatg										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	cccttttgccagtcattctctgggtaagaaactgaagcttgatgagaagtgatg										

TABLA 9. Caracteres 432 - 485

	432	437	442	447	452	457	462	467	472	477	482	
<i>Elseya latisternum</i>												
<i>Chelodina longicollis</i>	aagaatg	tttata	tatc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	ttttg	
<i>Chelus fimbriatus</i>	aagaatg	tttata	tatc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	ttttg	
<i>Pelomedusa subrufa</i>	aaaaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttact	gaagc	attt	ctgca	---	
<i>Podocnemis expansa</i>	aaggatg	tttata	tatc	tttg	taa-	ttact	gaagc	acaact	gca-	---	ttttg	
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Sternotherus odoratus</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa	attatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Dermatemys mawii</i>	aagaat	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaag	attg	ctaca	---	
<i>Chrysemys picta</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	tgatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Trachemys scripta</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Platysternon megacephalum</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Chelydra serpentina</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttact	gaag	attg	ctaca	---	
<i>Chelonia mydas</i>	aagaatg	tttg	cat	-----								tttg
<i>Dermochelys coriacea</i>	aagaatg	tttg	cat	ctttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	ttttg	
<i>Apalone spinifera</i>	atgaat	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaaac	attg	ctaca	---	
<i>Lissemys punctata</i>	acaaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Carettochelys insculpta</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttatt	gaagc	attg	ctaca	---	
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	aagaatg	tttg	tg	tc	tttg	taa-	ttg	ttgaagc	attg	ctaca	---	

TABLA 10. Caracteres 486 - 539

	486	491	496	501	506	511	516	521	526	531	536
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	aatg	tatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggac	acttaca	agtg	agtc
<i>Chelus fimbriatus</i>	aatg	tatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggac	gcttaca	aggg	agtc
<i>Pelomedusa subrufa</i>	aatg	tatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggaa	atttag	caggg	agtc
<i>Podocnemis expansa</i>	aatg	tatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggaa	ataact	tata	aggg
<i>Staurotypus triporcatus</i>	aat	ttatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	acttaca	agtg	agtc
<i>Sternotherus odoratus</i>	aat	ttatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aggat	anttaca	agtg	agtc
<i>Dermatemys mawii</i>	aat	ttatg	gaa	aggata	aaatata	aa	caa	aatg	ataact	taca	agtg
<i>Chrysemys picta</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatg	ta	caa	aggata	acctaca	agtg	agtc
<i>Trachemys scripta</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	acctaca	agtg	agtc
<i>Platysternon megacephalum</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggatt	cttaca	agtg	agtc
<i>Chelydra serpentina</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	atttaca	agtg	agtc
<i>Chelonia mydas</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	acttaca	agtg	agtc
<i>Dermochelys coriacea</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	acttaca	agtg	agtc
<i>Apalone spinifera</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	aa---	caag	tgag
<i>Lissemys punctata</i>	aatg	tatg	ggag	aggata	aaatg	ta	caa	aggata	aa---	caag	taag
<i>Carettochelys insculpta</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	act--	caag	tgag
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	aatg	tatg	gga	aggata	aaatata	aa	caa	aggata	acttaca	agtg	agtc

TABLA 11. Caracteres 540 - 593

	540	545	550	555	560	565	570	575	580	585	590
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	gggcacgtgaacaggttgggaattgtccaagggtcatttttgtcctatggatgtg										
<i>Chelus fimbriatus</i>	gggcacgtgaacatggttgggaattgttcagggtcatttttgtcctatggatgtg										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gggcacgtgaacgtggttgggaattgttaagcgtcatttttgtcctatggatgtg										
<i>Podocnemis expansa</i>	gggcacatgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctacggctgtg										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gggygtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgca										
<i>Sternotherus odoratus</i>	gggtgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgca										
<i>Dermatemys mawii</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Chrysemys picta</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Trachemys scripta</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Platysternon megacephalum</i>	g-----tgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Chelydra serpentina</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Chelonia mydas</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Dermochelys coriacea</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Apalone spinifera</i>	gggcgtgtgacatggtcgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Lissemys punctata</i>	-----taacacgttgggaattgttctgtatcgtccttgtccgatgga----										
<i>Carettochelys insculpta</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	gggcgtgtgaacatggttgggaattgttcagtgatcattcttgtcctatggatgtg										

TABLA 12. Caracteres 594 - 647

	594	599	604	609	614	619	624	629	634	639	644
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	tctggagtcagcctctcagctcctttccatgaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Chelus fimbriatus</i>	tctggagtcagcctctcagctcctttccatgaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Pelomedusa subrufa</i>	catggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Podocnemis expansa</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Staurotypus triporcatus</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Sternotherus odoratus</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Dermatemys mawii</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Chrysemys picta</i>	tctggagtcagc-----ttctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Trachemys scripta</i>	tatggagtcagc-----ttctttccatataagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Platysternon megacephalum</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Chelydra serpentina</i>	tctggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Chelonia mydas</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Dermochelys coriacea</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Apalone spinifera</i>	tttgaactcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Lissemys punctata</i>	-----cagcttctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Carettochelys insculpta</i>	tttggactcagcctctcagctcctttctgtaagaatgagaa-ttataatgcat										
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	tatggagtcagcctctcagctcctttccataaagaatgagaa-ttataatgcat										

TABLA 13. Caracteres 648 - 701

	648	653	658	663	668	673	678	683	688	693	698
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	gtgacgtccagtc	cccgcctggaact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttrgg						
<i>Chelus fimbriatus</i>	gtgaagcccagtc	cctgcctggaact	gtgtgccctcaa	acccccattgact	tttggg						
<i>Pelomedusa subrufa</i>	atgaagccaggt	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttgag						
<i>Podocnemis expansa</i>	gtgaaacccagtc	cttgcccttgccc	----agccctcaa	atccca-----							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	gtgaagtccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccattgact	tttggg						
<i>Sternotherus odoratus</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acgccattgact	tttggg						
<i>Dermatemys mawii</i>	atgaagctcaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccattgact	tttggg						
<i>Chrysemys picta</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tcggg						
<i>Trachemys scripta</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tcggg						
<i>Platysternon megacephalum</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttggg						
<i>Chelydra serpentina</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttgg-						
<i>Chelonia mydas</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttggg						
<i>Dermochelys coriacea</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgact	tttggg						
<i>Apalone spinifera</i>	gtgaagcccaat	cctgtcgggtact	gagtgctctcaa	acccccattgact	tttgag						
<i>Lissemys punctata</i>	gtgaagcccagtc	cctgactgggtgct	gagtgctctcaa	acccccattgac	atagag						
<i>Carettochelys insculpta</i>	gtgaagcccaat	cctgcctgggact	gagtgctctcaa	acccccattaact	ctggg						
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	gtgaagcccaat	cctgcctggcact	gagtgccctcaa	acccccattgatt	tttggg						

TABLA 14. Caracteres 702 - 755

	702	707	712	717	722	727	732	737	742	747	752
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	agtt--gtagatgct	cagcatctcac--	cggattggctcaat	ggctcccctaaga							
<i>Chelus fimbriatus</i>	agtt--gcagatgct	cagcatctcac--	tggatttgctcaat	ggtaacctaaga							
<i>Pelomedusa subrufa</i>	agtc--acagatgct	cagcatctcac--	cggattggctcaat	ggctcatctaaga							
<i>Podocnemis expansa</i>	-----gatgctcag	cacctcac--	cggattggctcganct	ttcccctaaga							
<i>Staurotypus triporcatus</i>	-----gatcctcag	cacctcacactgg	tttgctcaatg	tttctctgaca							
<i>Sternotherus odoratus</i>	aggg--gaggatgct	cagcacctccc--	cagattggctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Dermatemys mawii</i>	aggg--gaagatgct	cagcacctccc--	cagattggctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Chrysemys picta</i>	aggg--gaggatgct	cagcatctcac--	cggattggcacagtc	cat--ccntaaga							
<i>Trachemys scripta</i>	agtg--gaggatgct	cagcacctcac--	cggattggctcagtt	at--ccctaaga							
<i>Platysternon megacephalum</i>	agtg--gaggatgct	cagcacctcac--	cggattggctcagtt	at--ccctaaga							
<i>Chelydra serpentina</i>	agtg--gggatgct	cagcacctcac--	cggattggctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Chelonia mydas</i>	agtg--gaggatgct	cagcgcctcac--	tggattggctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Dermochelys coriacea</i>	agtg--gaggatgct	cagcacctcac--	aggattggctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Apalone spinifera</i>	aaa--gggcatact	cagcacctcac--	cggattagctcagtc	cat--ccctaaga							
<i>Lissemys punctata</i>	atgactgagccaat	ccggtaaggtgc--	tgagtatgctc--	ctct--ctctaaga							
<i>Carettochelys insculpta</i>	agag--gagggact	cagcatctcac--	tggaacggctctgt	cat--ccctaaga							
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	agtg--gaggatgct	cagcacctcac--	cggattgattcagta	at--ccctaaga							

TABLA 15. Caracteres 756 - 809

	756	761	766	771	776	781	786	791	796	801	806
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	attg	tttag	ag	tc	g	gag	ct	g	ctt	ctt	ggc
<i>Chelus fimbriatus</i>	attg	tttag	aat	g	gag	cc	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Pelomedusa subrufa</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Podocnemis expansa</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Staurotypus triporcatus</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Sternotherus odoratus</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Dermatemys mawii</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Chrysemys picta</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Trachemys scripta</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Platysternon megacephalum</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Chelydra serpentina</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Chelonia mydas</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Dermochelys coriacea</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Apalone spinifera</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Lissemys punctata</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Carettochelys insculpta</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	attg	tttag	aat	cg	ag	ct	g	ctt	ctt	ggc	ca

TABLA 16. Caracteres 810 - 863

	810	815	820	825	830	835	840	845	850	855	860
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Chelus fimbriatus</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Pelomedusa subrufa</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Podocnemis expansa</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Staurotypus triporcatus</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Sternotherus odoratus</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Dermatemys mawii</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Chrysemys picta</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Trachemys scripta</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Platysternon megacephalum</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Chelydra serpentina</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Chelonia mydas</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Dermochelys coriacea</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Apalone spinifera</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Lissemys punctata</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Carettochelys insculpta</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	at	ttc	att	gc	ag	c	ata	agg	c	att	ct

TABLA 17. Caracteres 864 - 917

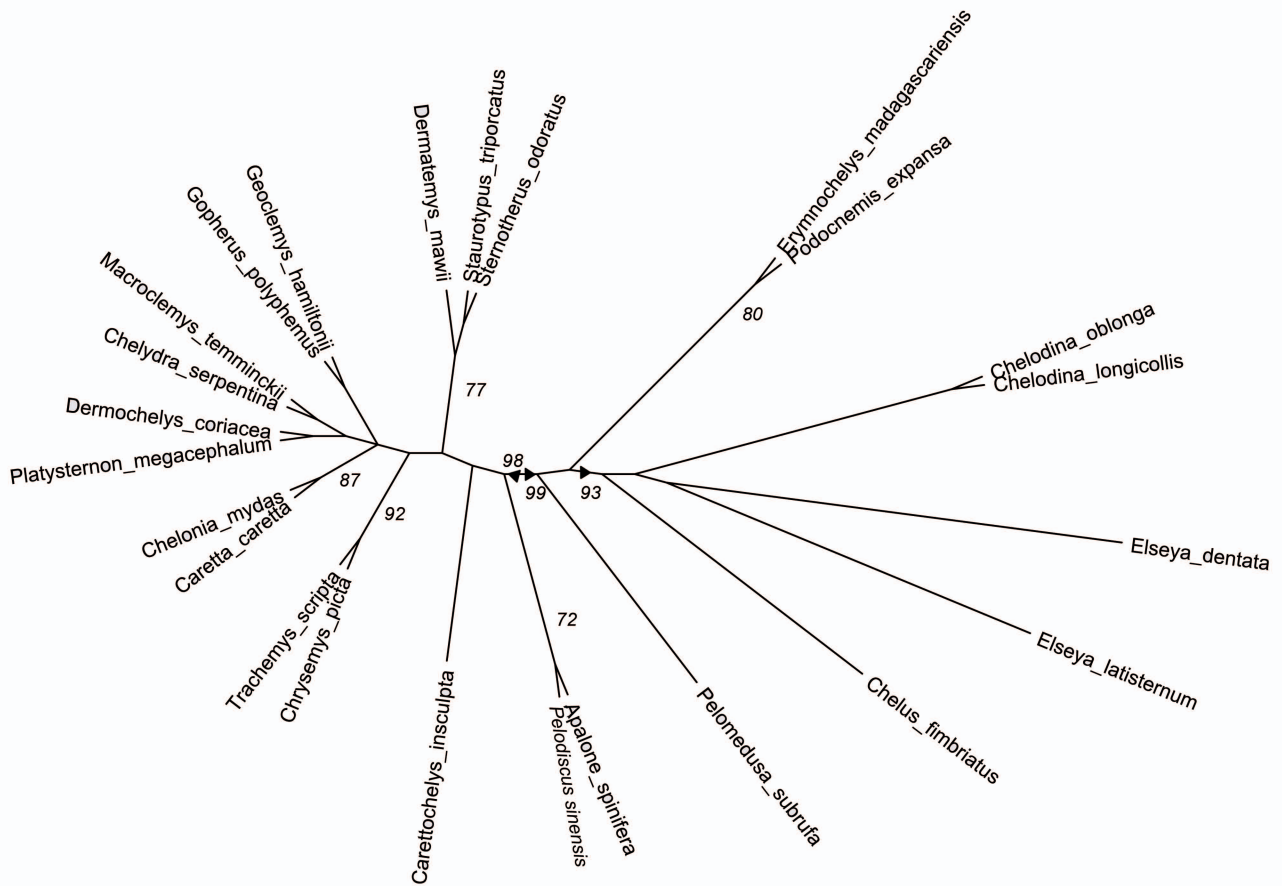
	864	869	874	879	884	889	894	899	904	909	914
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	act-ttaggaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	ttaaca					
<i>Chelus fimbriatus</i>	act-atatgaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	caccaagc	ttaaca					
<i>Pelomedusa subrufa</i>	gct-gtatgaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	ttaaca					
<i>Podocnemis expansa</i>	tt--gtatgagaacattt	gtc	tcttctagcatctnt	caaagtc	cacaaag	-----ca					
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ttttgtatgagggcattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaatc	cacaaag	-----ca					
<i>Sternotherus odoratus</i>	act-gta----gacattt	gtc	tcttctagcgtctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagca					
<i>Dermatemys mawii</i>	act-gta----gacattt	gtc	tcttctagcatctgt	cagagtc	cacaaagc	cctagca					
<i>Chrysemys picta</i>	act-gtataaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagt	????????	????????					
<i>Trachemys scripta</i>	agt-gtataaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagcg					
<i>Platysternon megacephalum</i>	act-gtataaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagca					
<i>Chelydra serpentina</i>	act-gtatgaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagca					
<i>Chelonia mydas</i>	act-gtatgaggacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagca					
<i>Dermochelys coriacea</i>	act-gtatgaggacattt	gtc	tcttctagcgtctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagcg					
<i>Apalone spinifera</i>	gactgtatgagcacattt	gtc	tcttctagcatctg	ccaaagtc	cacaaagc	taagca					
<i>Lissemys punctata</i>	gactgtatgagcacattt	gtc	tcttctaccatcygt	caaagtc	cacaaagc	taagca					
<i>Carettochelys insculpta</i>	aaccgtatgagcacattt	gtc	tcttctagcatctgt	caaagtc	cgaaagc	ttaaca					
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	gactgtataaggacattt	gtc	tcttccagcatctgt	caaagtc	cacaaagc	cctagcg					

TABLA 18. Caracteres 918 - 971

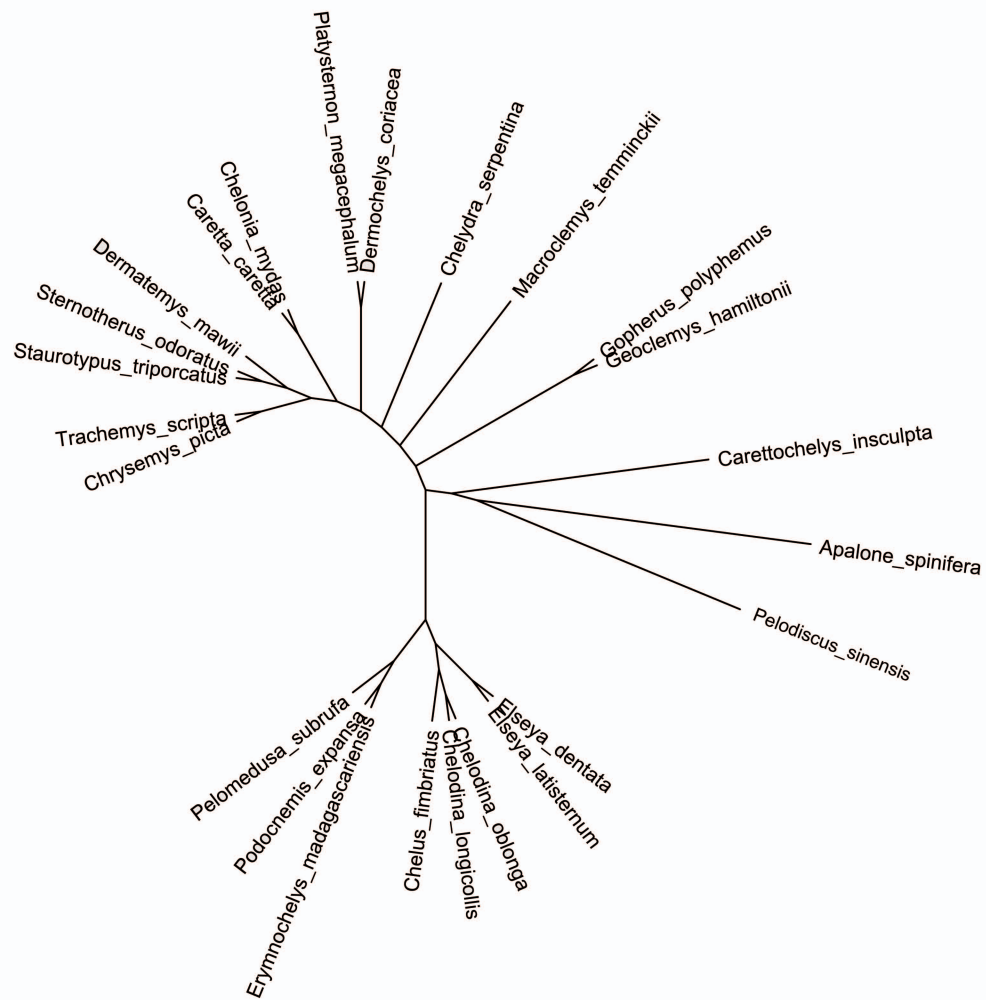
	918	923	928	933	938	943	948	953	958	963	968
<i>Elseya latisternum</i>											
<i>Chelodina longicollis</i>	ggaa-tcaatgaaaatct	gtg	acttctat	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Chelus fimbriatus</i>	ggaa-tcaatgaaa-tct	gtg	at	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Pelomedusa subrufa</i>	ggaa-tcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Podocnemis expansa</i>	ggaa-tcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Staurotypus triporcatus</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Sternotherus odoratus</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Dermatemys mawii</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Chrysemys picta</i>	????????????????	????	????	????	????	????	????	????			
<i>Trachemys scripta</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Platysternon megacephalum</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Chelydra serpentina</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Chelonia mydas</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Dermochelys coriacea</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Apalone spinifera</i>	ggaaatgaatgaaaatct	atg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Lissemys punctata</i>	ggaaatgaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Carettochelys insculpta</i>	ggaaatgaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			
<i>Geoclemys hamiltonii</i>	ggaaatcaatgaaaatct	gtg	gac	ttttt	-gtc	atattaaa	agtg	gatg			

TABLA 19. Caracteres 972 - 989

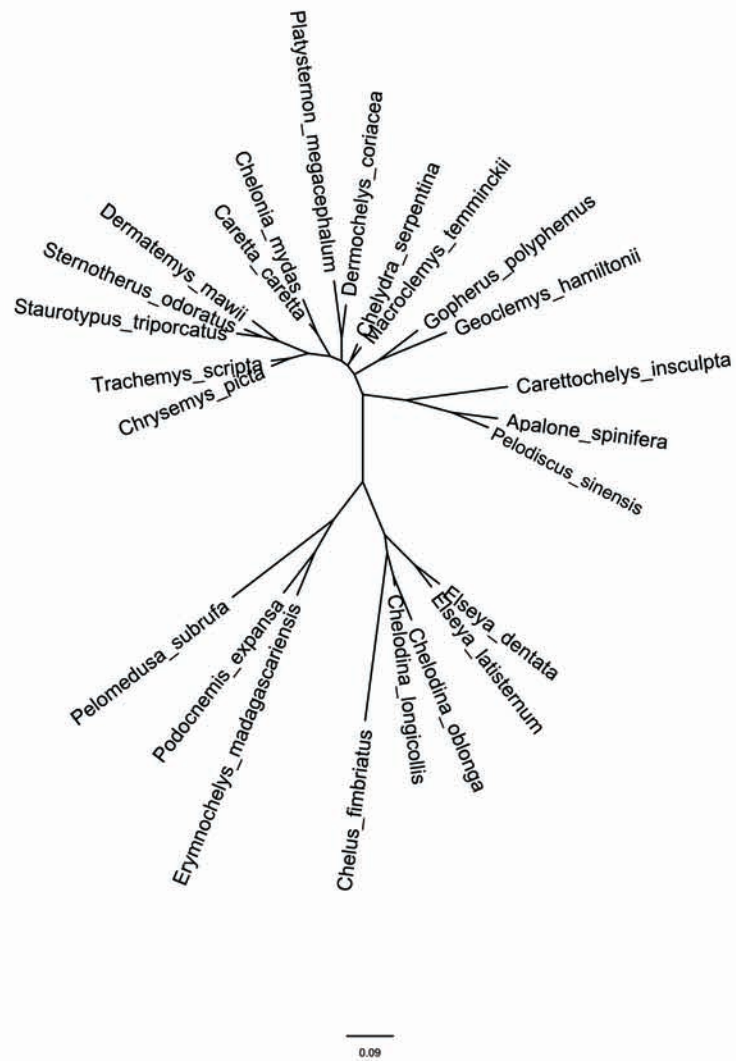
	972	977	982	987
Elseya latisternum				
Chelodina longicollis	tttttgttattcctggaa			
Chelus fimbriatus	tttttgtttttctggaa			
Pelomedusa subrufa	tttttgttattcctggaa			
Podocnemis expansa	tctttggttattcctggaa			
Sturotypus triporcatus	gttttggttattccaggaa			
Sternotherus odoratus	attttggttattcctggaa			
Dermatemys mawii	attttggttattcctggaa			
Chrysemys picta	????????????????			
Trachemys scripta	tttttggttattcctggaa			
Platysternon megacephalum	tttttggttattcctggaa			
Chelydra serpentina	tttttggttattcctggaa			
Chelonia mydas	tttttggttattcctggaa			
Dermochelys coriacea	tttttggttattcctggaa			
Apalone spinifera	tttttggttattcctggaa			
Lissemys punctata	tttttggttattcctggaa			
Carettochelys insculpta	ttgttggttattcctggaa			
Geoclemys hamiltonii	cttttggttattcctggaa			



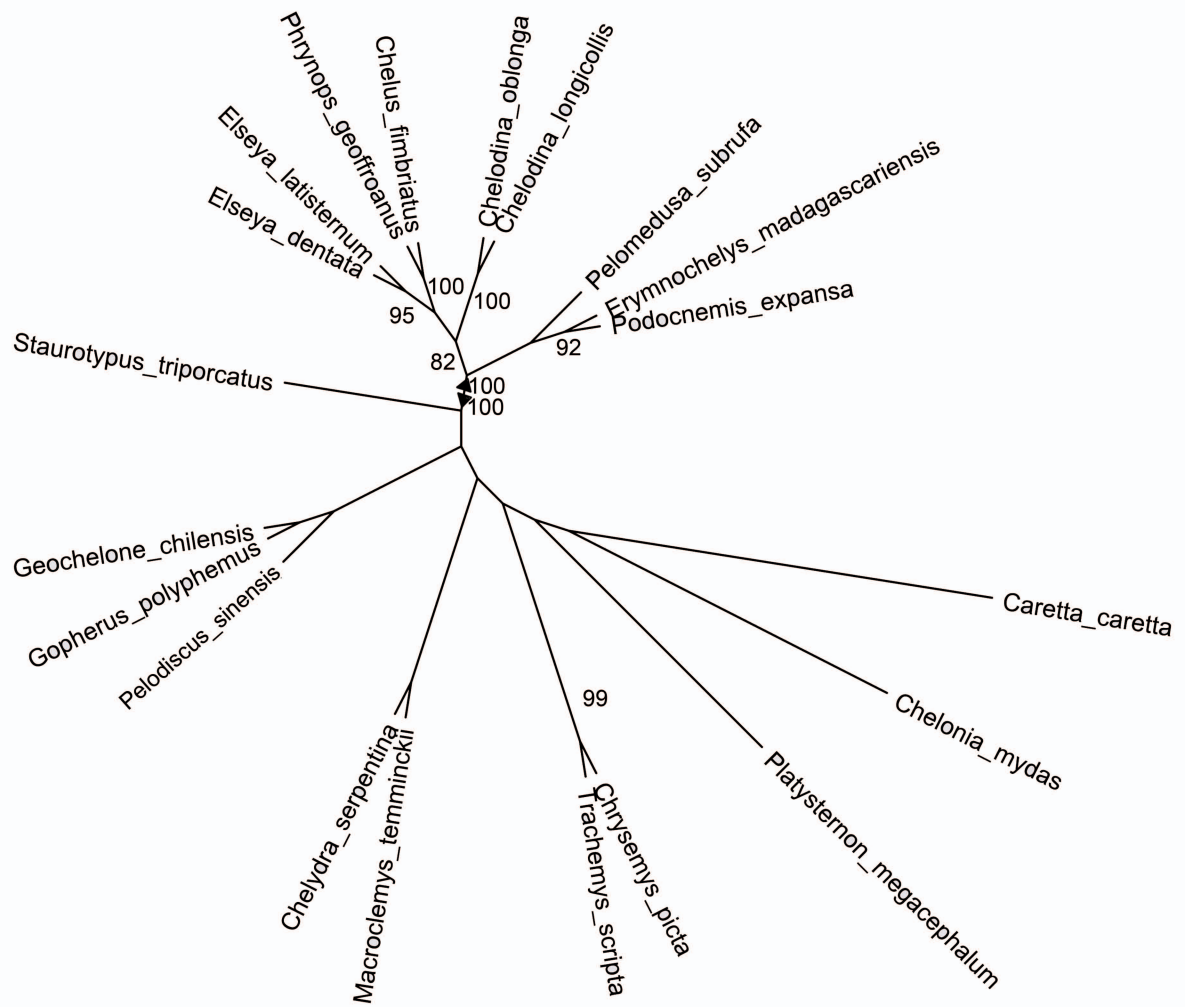
Apéndice 4.16: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con MP analizando el gen 12S. Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no son mostrados).



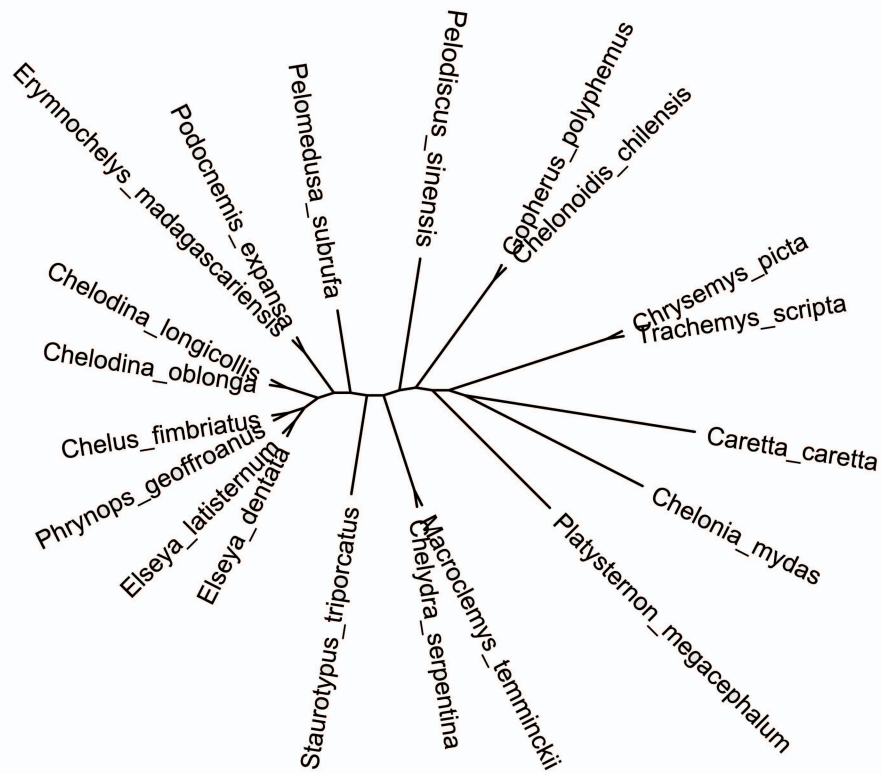
Apéndice 4.17: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con ML analizando el gen 12S.



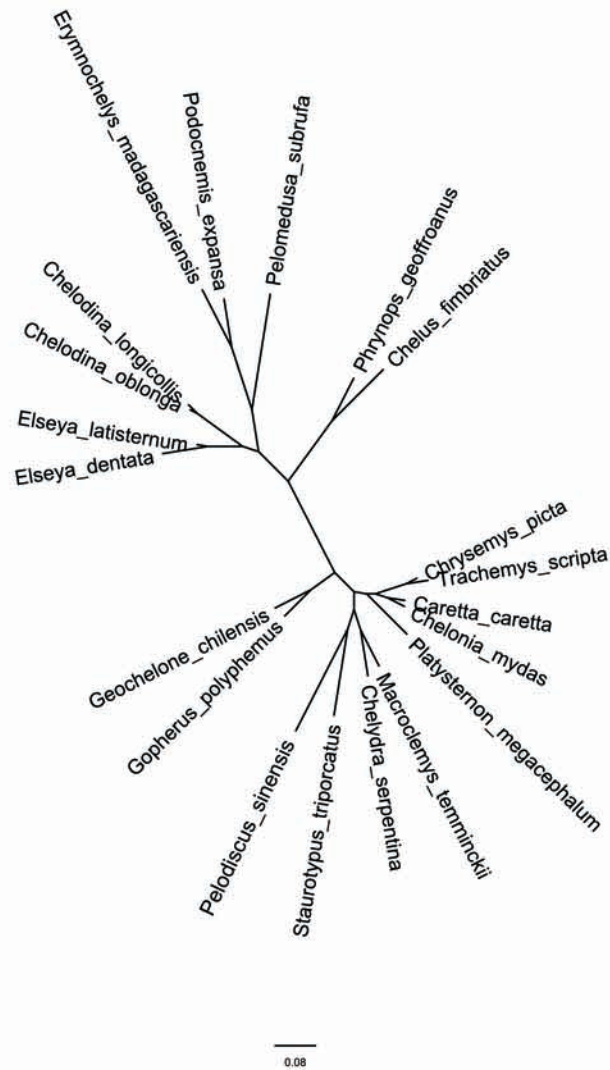
Apéndice 4.18: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis bayesianos analizando el gen 12S.



Apéndice 4.19: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con MP analizando el gen 16S. Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



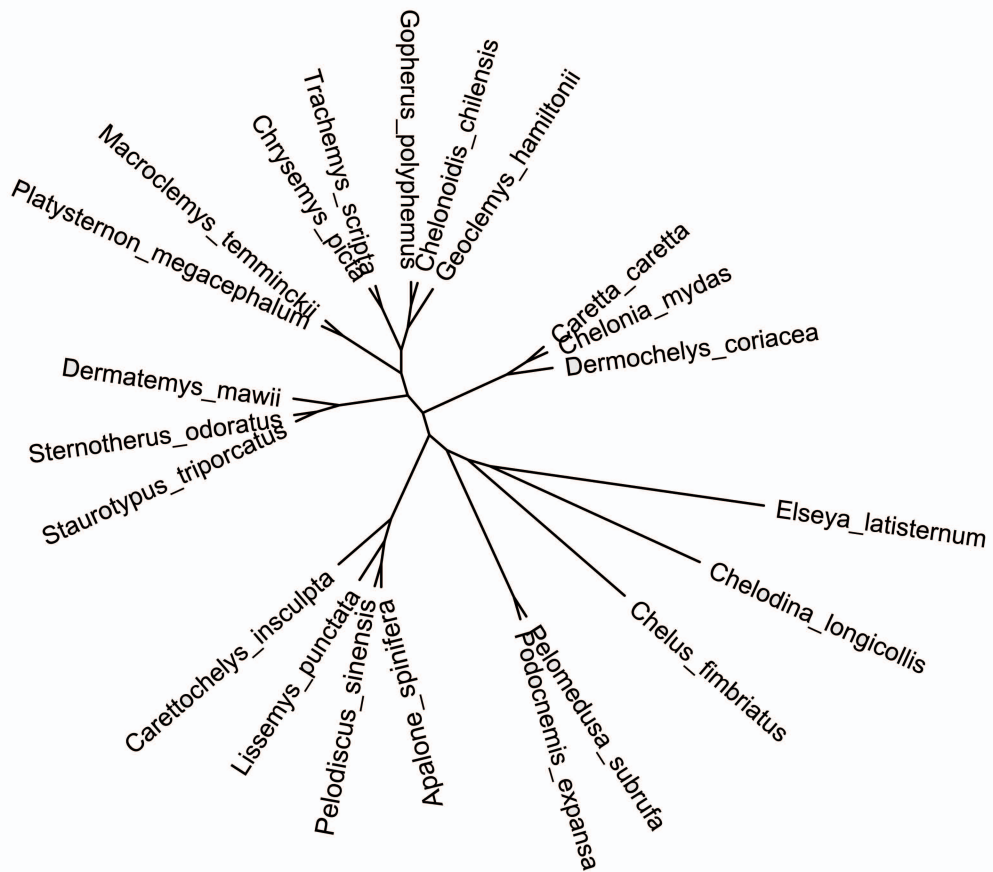
Apéndice 4.20: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con ML analizando el gen 16S.



Apéndice 4.21: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis bayesianos analizando el gen 16S.



Apéndice 4.22: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con MP analizando el gen citocromo b. Valores de Jackknife (GC) en *italicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



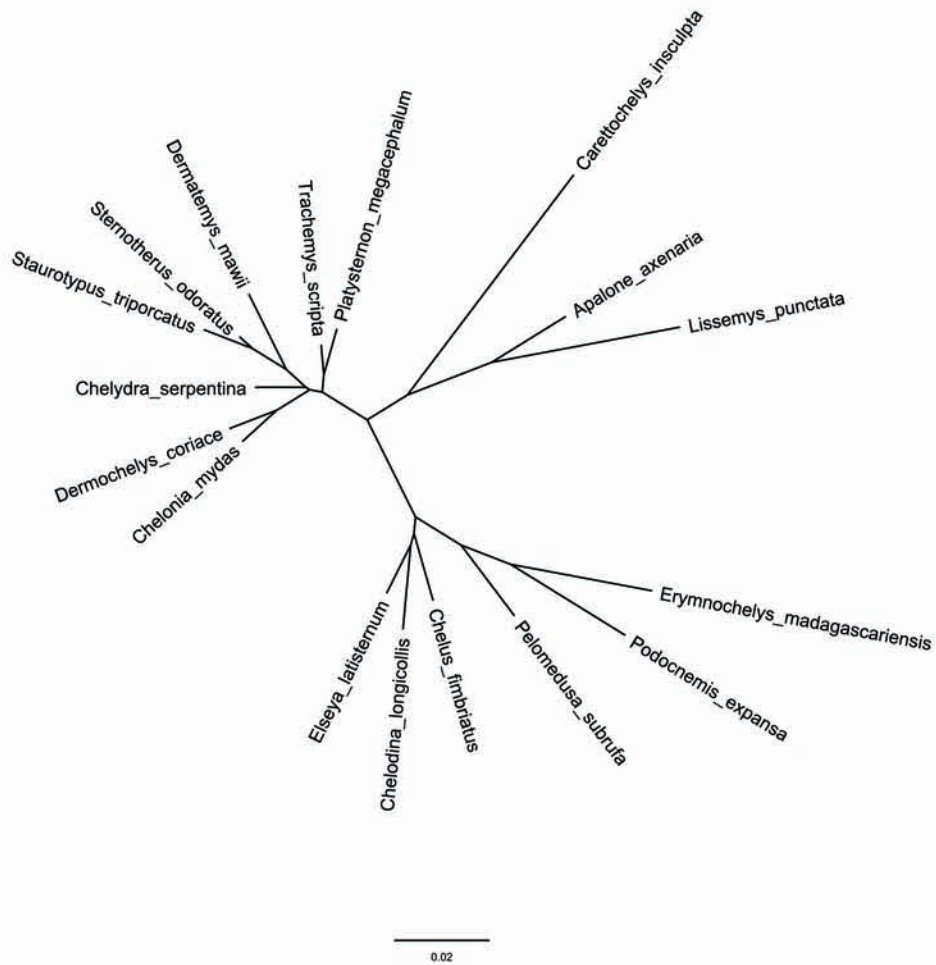
Apéndice 4.23: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con ML analizando el gen citocromo b.



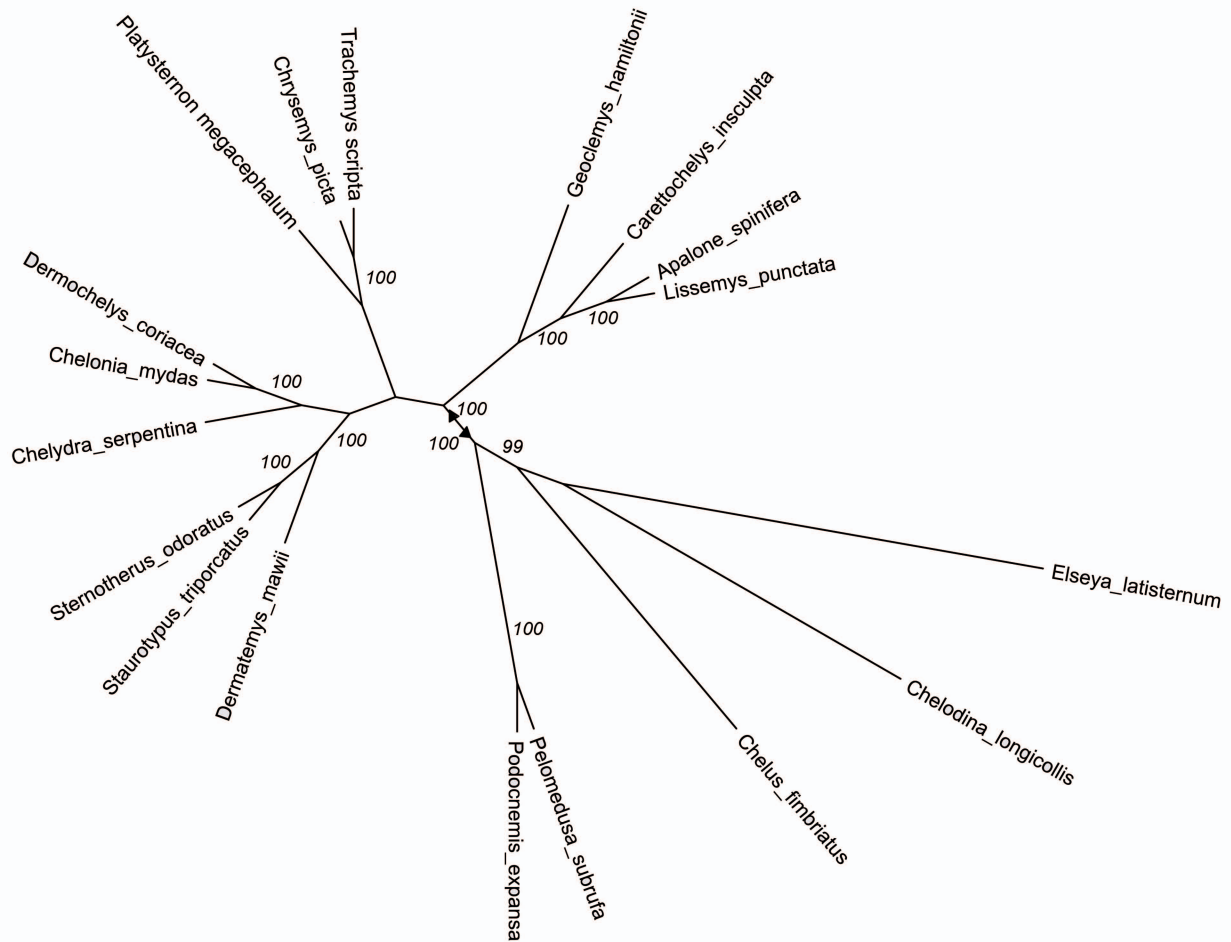
Apéndice 4.24: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis bayesianos analizando el gen citocromo b.



Apéndice 4.26: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con ML analizando el gen RAG-1.



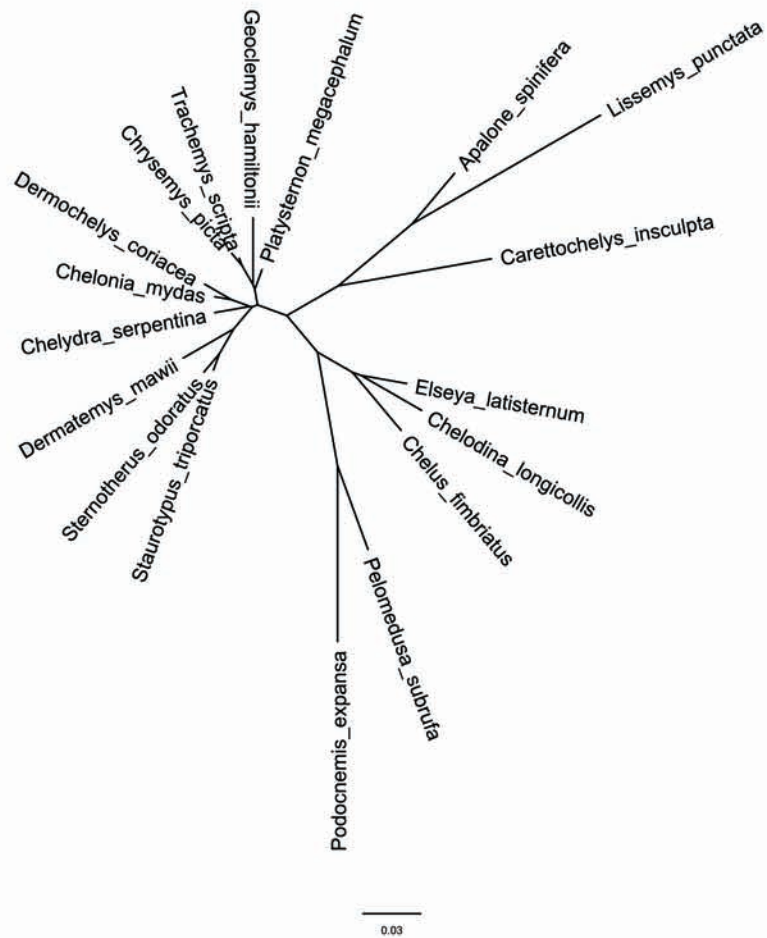
Apéndice 4.27: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis bayesianos analizando el gen RAG-1.



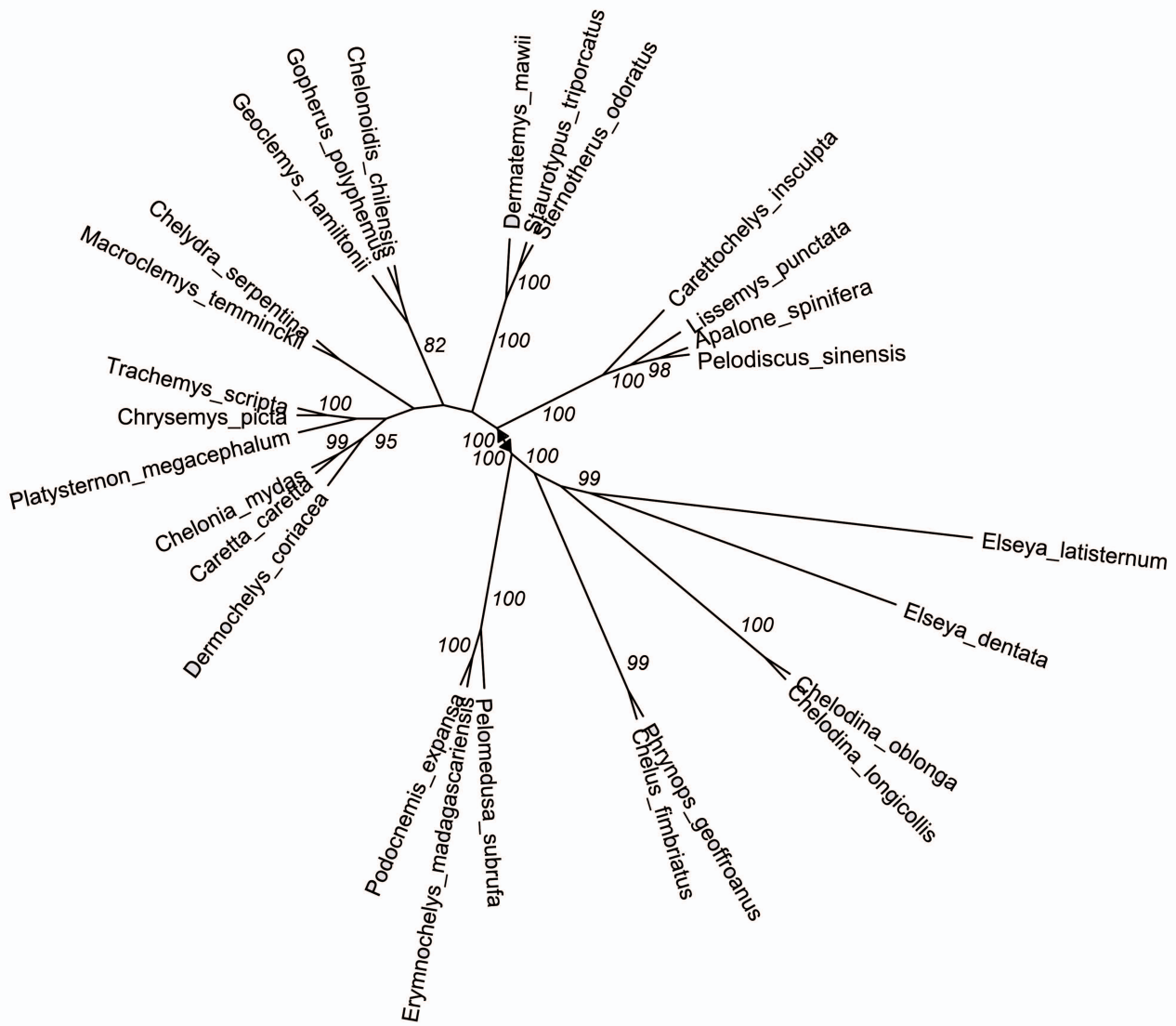
Apéndice 4.28: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con MP analizando el intrón del gen que codifica la proteína R35. Valores de Jackknife (GC) en *italicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



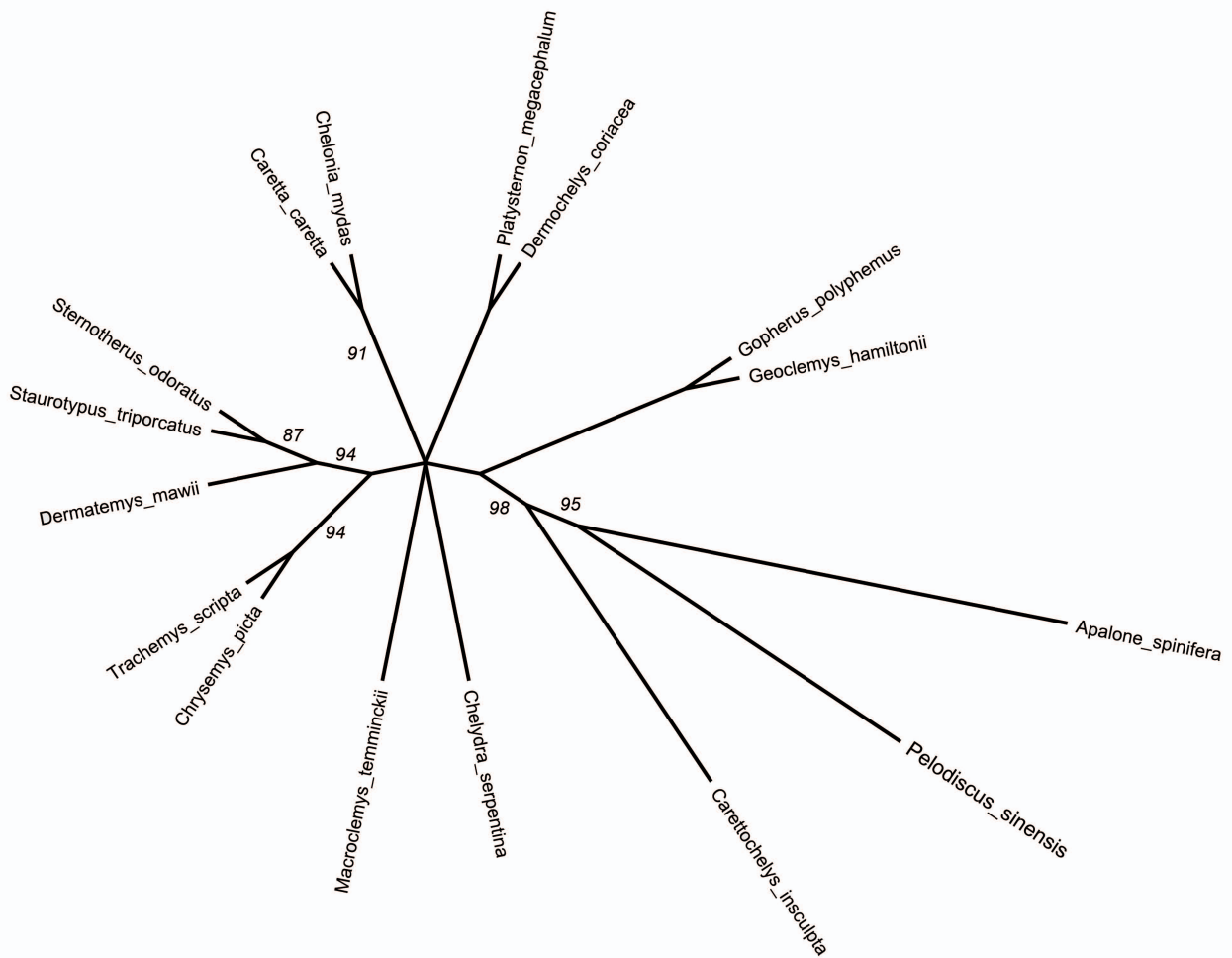
Apéndice 4.29: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con ML analizando el intrón del gen que codifica la proteína R35.



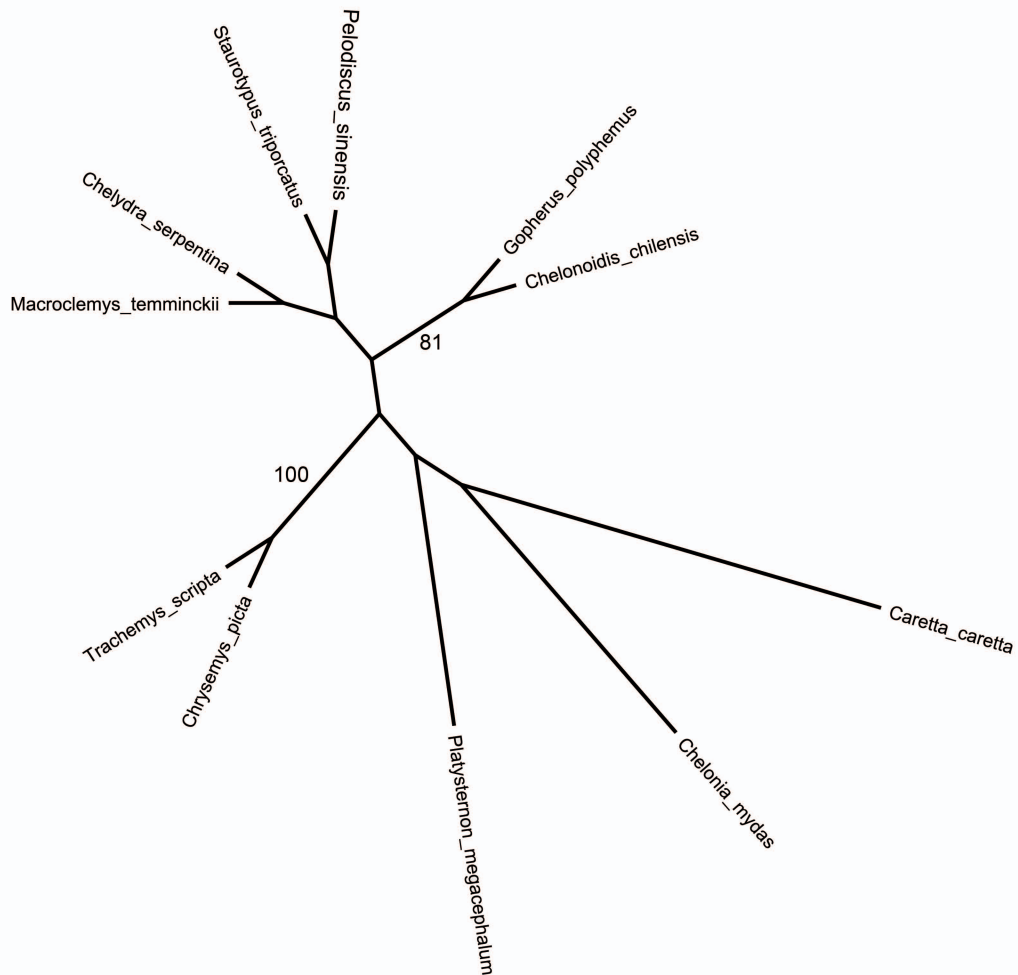
Apéndice 4.30: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis bayesianos analizando el intrón del gen que codifica la proteína R35.



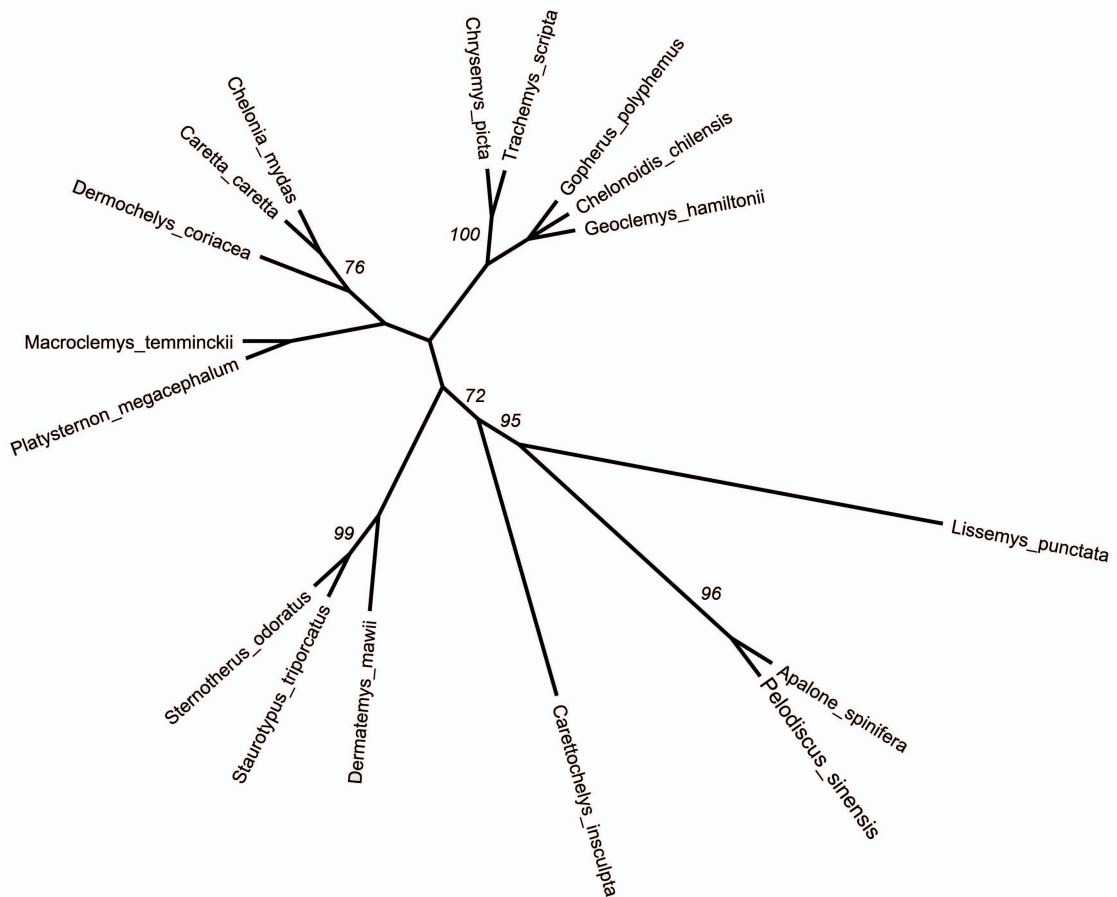
Apéndice 4.31: Red mostrando las relaciones entre las tortugas actuales recuperadas con análisis de máxima parsimonia analizando conjuntamente todos los datos moleculares (12S, 16S, citocromo b, RAG-1 y R35). Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



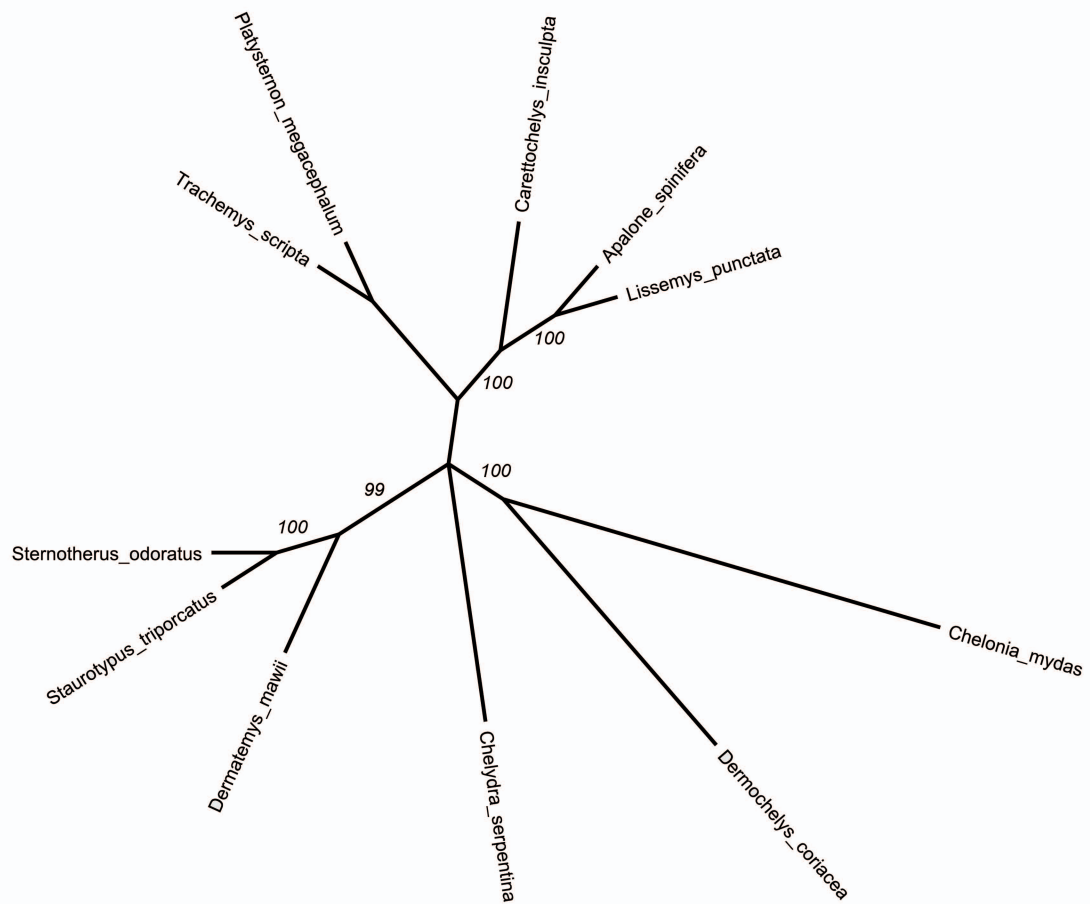
Apéndice 4.32: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP del gen 12S. Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



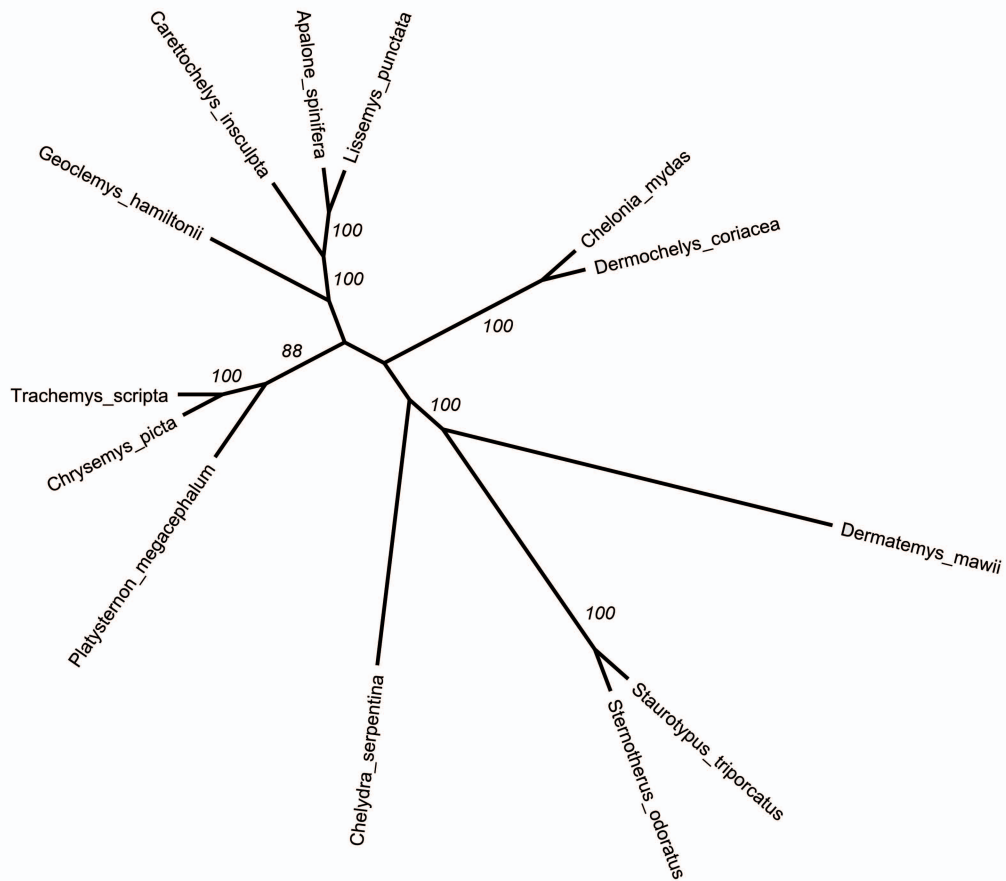
Apéndice 4.33: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP del gen 16S. Valores de Jackknife (GC) en *italicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



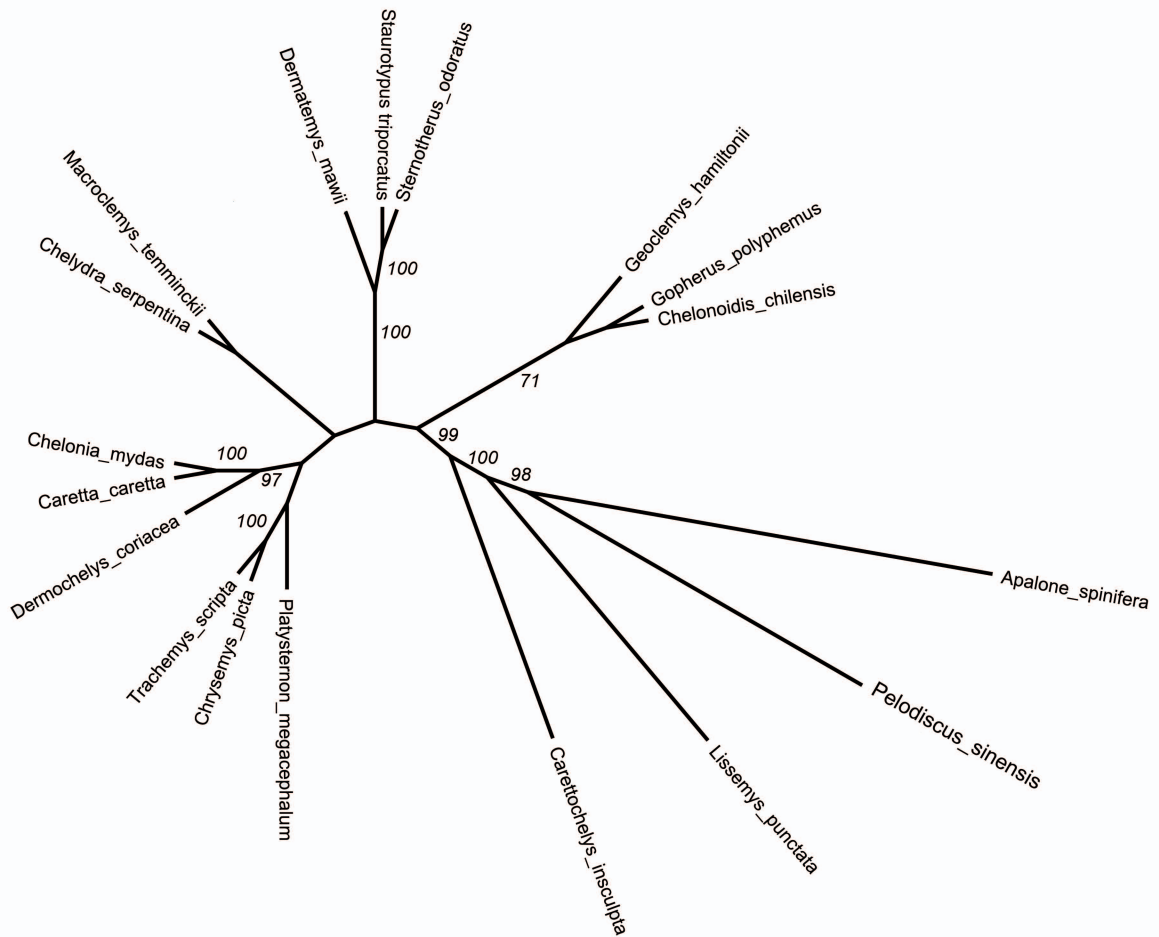
Apéndice 4.34: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP del gen citocromo b. Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



Apéndice4.35: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP del gen RAG-1. Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



Apéndice 4.36: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP del instrón del gen que codifica la proteína R35. Valores de Jackknife (GC) en *italicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).



Apéndice 4.37: Red mostrando las relaciones entre las Cryptodira recuperadas con el análisis de MP de todos los genes combinados (12S, 16S, citocromo b, RAG-1 y R35). Valores de Jackknife (GC) en *itálicas* en los clanes correspondientes (los valores menores al 70% no se muestran).